



GOVERNO DO ESTADO DO CEARÁ

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI – URCA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE – CCBS

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E RECURSOS
NATURAIS – PPGDR**

CARLOS ANTONIO MUNIZ MARTINS

**Investigações no tamanho e na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda,
Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce, endêmico e potencialmente ameaçado
de extinção da Chapada do Araripe**

CRATO-CE

2024

CARLOS ANTONIO MUNIZ MARTINS

Investigações no tamanho e na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce, endêmico e potencialmente ameaçado de extinção da Chapada do Araripe

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri-URCA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológicas e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar

Coorientador: Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro

CRATO-CE

2024

Eu, Carlos Antonio Muniz Martins, autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citar fonte.

Ficha Catalográfica

Serviço de Biblioteca e Documentação da URCA/Campus Pimenta

Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais – PPGDR

Dados fornecidos pelo autor

Ficha Catalográfica elaborada pelo autor através do sistema
de geração automático da Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri - URCA

Martins, Carlos Antonio Muniz

M386i Investigações no tamanho e na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae) Um caranguejo de água doce, endêmico e potencialmente ameaçado de extinção da Chapada do Araripe / Carlos Antonio Muniz Martins. Crato - CE, 2024.

92p. il.

Dissertação. Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri - URCA.

Orientador(a): Prof. Dr. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar

Coorientador(a): Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro

1.Semiárido brasileiro, 2.Morfometria, 3.Caranguejos dulcícolas; I.Título.

CDD: 570

CARLOS ANTONIO MUNIZ MARTINS

Investigações no tamanho e na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce, endêmico e potencialmente ameaçado de extinção da Chapada do Araripe. Dissertação do Mestrado em Diversidade Biológicas e Recursos Naturais apresentada a Universidade Regional do Cariri-URCA, para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

APROVADO EM 28/08/2024

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar (Presidente da banca)

Instituição de vínculo: Universidade Regional do Cariri – URCA

Assinatura: _____

 Documento assinado digitalmente
CARLOS EDUARDO ROCHA DUARTE ALENCAR
Data: 01/10/2024 11:10:56-0300
Verifique em: <https://validar.fgov.br/>

Prof. Dr. Fabrício Lopes de Carvalho (Membro externo)

Instituição de vínculo: Universidade Federal do Sul da Bahia - UFSB

Assinatura: _____

 Documento assinado digitalmente
FABRICIO LOPES DE CARVALHO
Data: 01/10/2024 10:00:10-0300
Verifique em: <https://validar.fgov.br/>

Prof. Dr. Rafael Campos Duarte (Membro interno)

Instituição de vínculo: Universidade Regional do Cariri - URCA

Assinatura: _____

 Documento assinado digitalmente
RAFAEL CAMPOS DUARTE
Data: 28/09/2024 13:18:49-0300
Verifique em: <https://validar.fgov.br/>

DECICATÓRIA

Para aqueles que tiverem interesse. Mas é claro que também dedico esse trabalho aos meus progenitores, em especial minha mãe, e a meus irmãos e amigos.

AGRADECIMENTOS

O regimento do programa diz: “Os agradecimentos devem ser dirigidos àqueles que realmente contribuíram de maneira relevante à elaboração do trabalho”. Sinto dizer que isso não torna mais fácil escrever esse tópico, até porquê assim como o bater de asas de uma borboleta pode gerar um tornado, a mais simples palavra, proferida no momento certo, pode contribuir preciosamente para a elaboração direta ou indireta do trabalho.

Sem sombra de questionamento, gostaria de iniciar agradecendo aos meus progenitores, e em especial a minha mãe que sempre esteve ao meu lado, me ajudando sempre que possível e rezando pelo meu sucesso. Assim como também, não poderia deixar de agradecer aos meus irmãos que sempre estão na torcida por mim.

Amigos, não posso esquecer desses. O quão difícil seria percorrer qualquer caminho sem esses? Com certeza, sem vocês eu não conseguiria.

Começo esse ponto agradecendo a população ribeirinha mais promissora do Crato, Juju do RGB, vulgo Juliana Gonçalves de Araújo, e Sensei Whanderson Machado do Nascimento. Vocês foram e são parte fundamental disso. Sem seus conselhos, ajuda, conversas, brigas e tentativas de me tornar um ser humano melhor, eu não teria conseguido chegar até aqui. Agradeço demais a vocês, por tudo.

Não poderia esquecer de agradecer imensamente a Lucinha e ao seu esposo Dr. Carlito Alves do Nascimento. Vocês não fazem ideia do quanto me ajudaram, seja ao abrir as portas de sua residência para mim, assim como também com conselhos e conversas. A vibe que vocês passam é coisa de outro mundo.

Não poderia deixar de agradecer aos amigos que o Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACURUSE) me proporcionou, e em especial, agradeço a equipe que esteve presente ativamente comigo em todos os campos necessários para a execução desse trabalho. Carla Jane, Maria das Graças, Carlito Alves do Nascimento, Paulo Henrique Pereira Nobre, Juliana Gonçalves de Araújo e Whanderson Machado do Nascimento, vocês foram e são amigos de grande valia para mim e foram peças fundamentais para execução desse trabalho. Devo relatar que essa equipe é composta por verdadeiros desbravadores destemíveis e que dão verdadeiras gargalhadas, talvez de nervosismo, na cara do perigo. Sair de casa às 14h da tarde e muitas das vezes chegar em casa após as 4h da manhã, não é para muitos. Principalmente porquê não era só a distância ou horário que fizeram parte dessa árdua provação. Não posso esquecer que foi essa equipe que enfrentou frio e que arriscaram suas valorosas vidas em encontros com animais peçonhentos e humanos indesejados. Que caminharam por locais de baixa mobilidade, escorregando e se machucando sobre pedras, troncos, espinhos, água gelada e pinçadas de caranguejo. Foi essa equipe que aguentou desagradáveis ou agradáveis caminhadas em lugares

estranhos, sem um resquício de vida humana provida de boa fé e estando por muitas das vezes praticamente sobre a luz ingênua de nossas esperanças em um mundo melhor, pois as lanternas estavam fracas. Foi essa equipe que até mesmo enfrentou armas de fogo sobre nossas faces formosas, trêmulas e esperançosas, apenas para realizar uma pesquisa científica. Às vezes me pego pensando se somos corajosos ou apenas ingênuos, mas de qualquer forma, os deuses tendem a proteger os ignorantes. Só não vamos permanecer nessa ignorância! Por fim, meus mais sinceros agradecimentos, não poderia passar por nada disso sem vocês.

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar, por me proporcionar conhecimento necessário para execução desse trabalho, assim como também depositar confiança no que foi feito ao longo desses 25 meses. Agradeço também ao meu coorientador, Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro, esse que acompanha meu desenvolvimento acadêmico desde o início e que depositou em mim confiança, além de me ensinar sobre ciência e como ser um pesquisador.

Quero agradecer ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais - PPGDR principalmente pela oportunidade de realizar o mestrado, e dentro do PPG gostaria de agradecer especialmente a pessoa de Cy (ex-assistente administrativa do PPGDR) que nunca mediu esforços para resolver todo e qualquer problema para mim ou para qualquer outro aluno. Cy, você é sensacional!

Por fim, mas não menos importante, gostaria de agradecer fervorosamente a minha agência de fomento a Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pelo grande investimento que me proporcionou experiências acadêmicas sensacionais.

Meus mais sinceros agradecimentos a todos que fizeram parte desse momento.

EPÍGRAFE

Você é o mais forte porque é Satoru Gojo? Ou você é Satoru Gojo por ser o mais forte?
Suguru Geto – JK

RESUMO

O Pseudoscorpionidae *Kingsleya attenboroughi* é endêmico da Chapada do Araripe, apresentando distribuição restrita a córregos dessa região, porém muitas das suas poucas áreas de ocorrência apresentam impactadas pelas ações antrópicas, o que contribui para seu status de criticamente ameaçado de extinção. Sobre essa espécie, apenas a sua distribuição, avaliação das suas áreas de ocorrência e comportamento são relatados, não havendo nenhum relato de informações morfométricas. A ausência de estudos morfométricos em *K. attenboroughi* se torna preocupante, pois esses tipos de estudos desempenham um papel fundamental na compreensão da evolução, ecologia, biologia e conservação desse organismo. No primeiro artigo, encontram-se informações relacionadas ao tamanho de *K. attenboroughi*, são elas: dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade. Como resultado, evidenciamos claro dimorfismo sexual de tamanho com fêmeas maiores em corpo e pléon enquanto os machos apresentam maior tamanho nas medidas do quelípodo. O crescimento relativo é caracterizado pela alometria positiva nos quelípodos dos machos, enquanto nas fêmeas o crescimento alométrico positivo é visto no pléon. Evidenciamos a heteroquelia e lateralidade destra em machos adultos e juvenis, porém em fêmeas esses eventos só estão presentes nas fêmeas juvenis. No segundo artigo, encontram-se informações relacionadas à forma corporal de *K. attenboroughi*, são elas: Dimorfismo sexual de forma, alometria ontogenética e variação populacional. Fêmeas adultas e juvenis apresentam margem posterior mais robusta que os machos adultos e juvenis, e machos adultos e juvenis apresentam margens laterais mais robustas que as fêmeas adultas e juvenis. A alometria ontogenética é caracterizada por um expressivo efeito de tamanho sobre a forma, adicionalmente relatamos a conservação na forma corporal ao longo da ontogenia em ambos os sexos. Sobre a variação populacional, dois cenários foram analisados: Desconsiderando a variação intersexual, a forma corporal da população do Araripe difere da do Cocos e Gameleira, porém a Gameleira não difere da do Cocos; considerando a variação intersexual, fêmeas de ambas as populações apresentam formas corporais distintas, assim como os machos. De forma geral, nossos resultados são discutidos levando em consideração alguns preceitos da seleção sexual em crustáceos e princípios básicos da seleção natural e processos que podem levar a plasticidade fenotípica e especiação. Nossos resultados, além de ampliar os conhecimentos sobre a história de vida de *K. attenboroughi*, ainda podem ser usados para auxiliar ações de preservação e conservação da espécie.

Palavras-chave: Semiárido brasileiro, morfometria, caranguejos dulcícolas.

ABSTRACT

The Pseudothelphusidae *Kingsleya attenboroughi* is endemic to the Chapada do Araripe, with a distribution restricted to streams in this region. However, many of its few areas of occurrence have been impacted by anthropogenic actions, contributing to its status as critically endangered. Regarding this species, only its distribution, assessment of occurrence areas, and behavior have been reported, with no records of morphometric information. The absence of morphometric studies on *K. attenboroughi* is concerning, as these studies play a fundamental role in understanding the evolution, ecology, biology, and conservation of this organism. In the first article, information related to the size of *K. attenboroughi* is provided, including size sexual dimorphism, relative growth, heterochely, and laterality. As a result, we found clear sexual dimorphism in size, with females having larger bodies and pleons, while males have larger cheliped measurements. Relative growth is characterized by positive allometry in the chelipeds of males, while in females, positive allometric growth is observed in the pleon. We noted heterochely and right-side laterality in adult and juvenile males, but in females, these traits are only present in juveniles. In the second article, information related to the body shape of *K. attenboroughi* is provided, including sexual dimorphism in shape, ontogenetic allometry, and population variation. Adult and juvenile females have a more robust posterior margin than adult and juvenile males, and adult and juvenile males have more robust lateral margins than adult and juvenile females. Ontogenetic allometry is characterized by a significant size effect on shape. Additionally, we report conservation in body shape throughout ontogeny in both sexes. Regarding population variation, two scenarios were analyzed: disregarding intersexual variation, the body shape of the Arajara population differs from that of Cocos and Gameleira, although Gameleira does not differ from Cocos; considering intersexual variation, females from both populations show distinct body shapes, as do males. Overall, our results are discussed in light of some principles of sexual selection in crustaceans and basic principles of natural selection, as well as processes that may lead to phenotypic plasticity and speciation. Our findings, in addition to expanding knowledge about the life history of *K. attenboroughi*, can also be used to support conservation and preservation efforts for the species.

Keywords: Brazilian Semiarid, freshwater crabs, morphometry.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	13
LISTA DE TABELAS.....	16
LISTA DE SÍMBOLOS E SIGLAS.....	18
INTORDUÇÃO GERAL	20
REFERÊNCIAS.....	22
ARTIGO 1: Início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade do caranguejo de água doce endêmico e potencialmente ameaçado <i>Kingsleya attenboroughi</i> (Decapoda, Pseudothelphusidae)	
RESUMO.....	25
INTRODUÇÃO.....	25
METODOLOGIA.....	28
<i>Coleta e processamento do material.....</i>	<i>28</i>
<i>Início da maturidade sexual morfológica.....</i>	<i>30</i>
<i>Dimorfismo sexual de tamanho e crescimento relativo.....</i>	<i>30</i>
<i>Heteroquelia e lateralidade.....</i>	<i>31</i>
RESULTADOS.....	32
<i>Início da maturidade sexual morfológica.....</i>	<i>32</i>
<i>Dimorfismo sexual de tamanho e crescimento relativo.....</i>	<i>33</i>
<i>Heteroquelia e lateralidade.....</i>	<i>36</i>
DISCUSSÃO.....	39
<i>Início da maturidade sexual morfológica.....</i>	<i>39</i>
<i>Dimorfismo sexual de tamanho e crescimento relativo.....</i>	<i>40</i>
<i>Heteroquelia e lateralidade.....</i>	<i>41</i>
REFERÊNCIAS.....	43
ARTIGO 2: Variações na forma corporal de <i>Kingsleya attenboroughi</i> (Decapoda, Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce em crítico risco de extinção e endêmico da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil	
RESUMO.....	51
INTRODUÇÃO.....	52
METODOLOGIA.....	54
<i>Locais de coleta.....</i>	<i>54</i>
<i>Amostragem.....</i>	<i>54</i>
<i>Aquisição dos dados.....</i>	<i>55</i>

<i>Análise de forma</i>	57
RESULTADOS	
<i>Número de espécimes</i>	60
<i>Mensuração de erro</i>	60
<i>Análise de Componentes Principais (PCA)</i>	61
<i>Dimorfismo Sexual de Forma e Alometria Ontogenética</i>	64
<i>Variação Populacional</i>	70
DISCUSSÃO	
<i>Dimorfismo Sexual de Forma e alometria ontogenética</i>	79
<i>Variação Populacional</i>	81
REFERÊNCIAS	85
CONCLUSÃO GERAL	91

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1: Início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade do caranguejo de água doce endêmico e potencialmente ameaçado *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae).

Figura 1: Locais de coleta de 2 PINHEIRO & SANTANA 2016. A: Brasil, com ênfase no estado do Ceará. No estado do Ceará, destaque para a área de estudo em azul. B: Área de estudo com os locais de amostragem.

Figura 2: Medições de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016. A) Largura da carapaça (CW); B) Comprimento do própodo do quelípodo direito (RPL) e altura do própodo do quelípodo direito (RPH); C) Comprimento do própodo do quelípodo esquerdo (LPL) e altura do própodo do quelípodo esquerdo (LPH); D) Largura do pleon masculino (PW) (entre o 4º e o 5º somito do pleon); E) Largura do pleon feminino (PW) (entre o 3º e o 4º somito do pleon); F) Largura do própodo do quelípodo direito (RPW); G) Largura do própodo do quelípodo esquerdo. Barra de escala (LPW) = 1 mm.

Figura 3: Maturidade sexual morfológica de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016. A) Tamanho no início da maturidade sexual morfológica para fêmeas; B) Tamanho no início da maturidade sexual morfológica para machos.

Figura 4: Crescimento relativo de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016. Gráfico de dispersão mostrando as relações morfométricas entre juvenis e fêmeas de ambos os sexos.

ARTIGO 2: Variações na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce em crítico risco de extinção e endêmico da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil

Figura 1: Mapa hipsométrico mostrando os locais de coleta de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016 na Chapada do Araripe. A: Brasil, com ênfase no estado do Ceará. No estado do Ceará, destaque para a área de estudo em azul. B: Área de estudo com os locais de coletas.

Figura 2: Processo de obtenção dos *landmarks* e *semi-landmarks* para representar a forma de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A: Seleção de *landmarks* (pontos vermelhos com numeração) e processo de obtenção das curvas de *semi-landmarks* (linhas azuis); B: *Landmarks* (pontos vermelhos com numeração) e *semi-landmarks* convertidos em *landmarks* (pontos vermelhos sem numeração) após a conversão da curva.

Figura 3: Mapa de localização dos *landmarks* nas margens das regiões utilizadas para descrição das variações na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016.

Figura 4: Análise de Componentes Principais (PCA) para a forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A-C: Relações entre PC1 vs. PC2, PC1 vs. PC3 e PC2 vs. PC3 para os grupos (FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis, Machos Adultos e Machos Juvenis).

Figura 5: Análise de Componentes Principais (PCA) para a forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Relações entre PC1 vs. PC2, PC1 vs. PC3 e PC2 vs. PC3 para as populações (ARA: Arajara, COC: Cocos e GAM: Gameleira). O símbolo maior representa a média de cada grupo.

Figura 6: Regressão multivariada de forma vs. tamanho mostrando mudança de forma relacionada ao tamanho do centroíde de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. F: Fêmeas, M: Machos, A: Adultos, J: Juvenis, MA: Machos Adultos, MJ: Machos Juvenis, FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis; ARA: Arajara, COC: Cocos, GAM: Gameleira.

Figura 7: Resultados da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para o dimorfismo sexual e alometria ontogenética de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis, MA: Machos Adultos, MJ: Machos Juvenis. O símbolo maior representa a média de cada grupo.

Figura 8: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para o dimorfismo sexual e alometria ontogenética de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Fêmeas Adultas (FA) vs. Fêmeas Juvenis (FJ); B: Resultado da DFA para Machos Adultos (MA) vs. Machos Juvenis (MJ); C: Resultado da DFA para Fêmeas Adultas (FA) vs. Machos Adultos (MA); D: Resultado da DFA para Fêmeas Juvenis (FJ) vs. Machos Juvenis (MJ).

Figura 9: Resultados da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para a variação populacional de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A: Variação populacional desconsiderando a variação intersexual, B: Variação populacional para fêmeas, C: Variação populacional para machos. FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis, MA: Machos Adultos, MJ: Machos Juvenis. O símbolo maior representa a média de cada grupo.

Figura 10: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para a diferença populacional usando a forma consenso das populações de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Cocos (COC); B: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Gameleira (GAM); C: Resultado da DFA para Cocos (COC) vs. Gameleira (GAM).

Figura 11: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para a diferença populacional para as fêmeas de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Cocos (COC); B: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Gameleira (GAM); C: Resultado da DFA para Cocos (COC) vs. Gameleira (GAM).

Figura 12: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para a diferença populacional para os machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Cocos (COC); B: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Gameleira (GAM); C: Resultado da DFA para Cocos (COC) vs. Gameleira (GAM).

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1: Início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade do caranguejo de água doce endêmico e potencialmente ameaçado *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae).

Tabela 1: Variáveis morfométricas de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016 por grupos. FJ = fêmeas juvenis; FA = fêmeas adultas; MJ = machos juvenis; MA = machos adultos; CW = largura da carapaça; PL = comprimento do própodo; PH = altura do própodo; PW = largura do pleon. N = número de espécimes; Min = mínimo; Max = máximo; sd = desvio padrão; se = erro padrão.

Tabela 2: *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016. Crescimento relativo de fêmeas juvenis (FJ), fêmeas adultas (FA), machos juvenis (MJ), machos adultos (MA) para as variáveis morfométricas analisadas: CW = Largura da carapaça; PL = Comprimento do própodo; PH = Altura do própodo; PW = Largura do pleon; b = Coeficiente alométrico; R^2 = Coeficiente de determinação alométrica; t = Estatística; P = Probabilidade; alometria positiva (+); alometria negativa (-).

Tabela 3: *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016. Análise de covariância (ANCOVA) para o coeficiente alométrico (b) entre os grupos analisados. Fêmeas juvenis (FJ), fêmeas adultas (FA), machos juvenis (MJ), machos adultos (MA). CW = largura da carapaça; PL = comprimento do própodo; PH = altura do própodo; PW = largura do pleon; Ssq = soma dos quadrados; Df = graus de liberdade; F = estatística; P = probabilidade

Tabela 4: Variáveis morfométricas de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016 usadas para análise de heteroquelia e lateralidade. FJ = fêmeas juvenis, FA = fêmeas adultas, MJ = machos juvenis, MA = machos adultos. CW = largura da carapaça; RPL = comprimento do própodo do quelípodo direito; RPH = altura do própodo do quelípodo direito; RPW = largura do própodo do quelípodo direito; LPL = comprimento do própodo do quelípodo esquerdo; LPH = altura do própodo do quelípodo esquerdo; LPW = largura do própodo do quelípodo esquerdo; Min = mínimo; Max = máximo; sd = desvio padrão; se = erro padrão.

Tabela 5: Teste de heteroquelia e lateralidade em *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016. FJ = fêmeas juvenis; FA = fêmeas adultas; MJ = machos juvenis; MA = machos adultos; RPL = comprimento do própodo do quelípodo direito; RPH = altura do própodo do quelípodo direito; RPW = largura do própodo do quelípodo direito; LPL = comprimento do própodo do quelípodo esquerdo; LPH = altura do própodo do quelípodo esquerdo; LPW = largura do própodo do quelípodo esquerdo; NR = número de quelípodos direitos maiores; NL = número de quelípodos esquerdos maiores; %R = porcentagem de espécimes com heteroquelia

direita; %L = porcentagem de espécimes com heteroquelia esquerda; t = valor do teste T de Student; v = valor do teste de Wilcoxon; X^2 = valor do teste qui-quadrado; P = probabilidade.

ARTIGO 2: Variações na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce em crítico risco de extinção e endêmico da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil

Tabela 1: Descrição dos *landmarks* (1 a 8) e *semi-landmarks* (9 a 24) usados para representar a forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016.

Tabela 2: Resultados da Procrustes ANOVA para a mensuração de erro de captura das fotos (ErroF) e digitalização dos *landmarks/semi-landmarks* (ErroL) com base na forma de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. SS: Soma dos quadrados; MS: Média dos quadrados; df: Graus de liberdade; F: Valor estatístico; P : probabilidade.

Tabela 3: Valores da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para os grupos, locais, fêmeas e machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis, MA: Machos Adultos e MJ: Machos Juvenis.

Tabela 4: Matriz de validação cruzada com percentual de classificação correta para os grupos, locais, fêmeas e machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. FA: Fêmeas adultas; FJ: Fêmeas Juvenis; MA: Machos Adultos; MJ: Machos Juvenis; %: Percentual de classificação correta.

Tabela 5: Valores da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) e da Análise de Função Discriminantes para os grupos, locais, fêmeas e machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. ARA: Arajara; COC: Cocos; GAM: Gameleira.

Tabela 6: Matriz de validação cruzada com percentual de classificação correta para os grupos, locais, fêmeas e machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. ARA: Arajara; COC: Cocos; GAM: Gameleira; %: Porcentagem de classificação correta.

LISTA DE SÍMBOLOS E SIGLAS

?: Percentual de classificação correta

%L: Porcentagem de espécimes com heteroquelia esquerda

%R: Porcentagem de espécimes com heteroquelia direita

-: Crescimento alométrico negativo

+: Crescimento alométrico positivo

=: Isometria

ARA: Arajara

b = Coeficiente alométrico

CE: Ceará

COC: Cocos

CVA: Análise de Variáveis Canônicas

CW: Largura da carapaça

Df: Graus de liberdade

DFA: Análise de Função Discriminante

Dr.: Doutor

ErroF: Erro de obtenção de imagem

ErroL: Erro de digitalização de *landmarks*

F : Estatística

FA: Fêmeas Adultas

FJ: Fêmeas Juvenis

GAM: Gameleira

LPH: Altura do própodo do quelípodo esquerdo

LPH: Altura do própodo do quelípodo esquerdo

LPL: Comprimento do própodo do quelípodo esquerdo

LPL: Comprimento do própodo do quelípodo esquerdo

LPW: Largura do própodo do quelípodo esquerdo

LPW: Largura do própodo do quelípodo esquerdo.

MA: Machos Adultos

Max: Máximo

Max: Máximo

Min: Mínimo

Min: Mínimo

MJ: Machos Juvenis

mm: Milímetro

MS: Média dos quadrados

N: Número de espécimes

NL: Número de quelípodos esquerdos maiores

NR: Número de quelípodos direitos maiores

P: Probabilidade

PC: Componente Principal

PCA: Análise de Componentes Principais

PH: Altura do própodo

PL: Comprimento do própodo

PPGDR: Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais

Prof.: Professor

PW: Largura do pleon

PW: Largura do pleon feminino

PW: Largura do pleon masculino

R^2 : Coeficiente de determinação alométrica

RPH: Altura do própodo do quelípodo direito

RPH: Altura do própodo do quelípodo direito

RPL: Comprimento do própodo do quelípodo direito

RPL: Comprimento do própodo do quelípodo direito

RPW: Largura do própodo do quelípodo direito

RPW: Largura do própodo do quelípodo direito

Sd: Desvio padrão

Se: Erro padrão.

SS: Soma dos quadrados

Ssq: Soma dos quadrados

T: alor do teste T de Studente

URCA: Universidade Regional do Cariri

V: valor do teste de Wilcoxon

X^2 : valor do teste qui-quadrado

INTRODUÇÃO GERAL

A relevância ecológica dos caranguejos de água doce é frequentemente atribuída à sua integração na teia trófica dos ecossistemas em que habitam, bem como ao seu papel na dinâmica de reciclagem de nutrientes, além de serem considerados bioindicadores da qualidade da água (Magalhães et al., 2016; Cumberlidge et al., 2009; Campos, 2014; Acevedo-Alonso & Cumberlidge, 2021). Além disso, também é relatada a importância desses crustáceos em aspectos alimentares, medicinais e culturais (Cumberlidge et al., 2009; Campos, 2014; Magalhães et al., 2016; Acevedo-Alonso & Cumberlidge, 2021).

Existem duas categorias para os caranguejos de água doce. Os caranguejos de água doce primários, também conhecidos como verdadeiros caranguejos de água doce, são aqueles que habitam predominantemente ambientes de água doce, terrestres ou semiterrestres, sem dependerem da água salgada, e se reproduzem através de desenvolvimento direto, ou seja, do ovo eclode uma forma de vida semelhante aos adultos (Yeo et al., 2008; Ng, 2016; Votg, 2012). Por outro lado, os caranguejos de água doce secundários passam a maior parte de suas vidas em ambientes de água doce, terrestre ou semiterrestre, mas precisam retornar ao ambiente de água salgada para completar parte de seu ciclo reprodutivo (Yeo et al., 2008; Ng, 2016; Votg, 2012).

No Brasil, os verdadeiros caranguejos de água doce pertencem a duas famílias: Trichodactylidae e Pseudothelphusidae (Magalhães, 2003). Os Pseudothelphusidae geralmente têm uma distribuição geográfica restrita a áreas de elevação entre 300 e 3000 metros, onde habitam uma variedade de ambientes, como nascentes, rios, riachos, córregos e terra firme (Rodriguez, 1982). Apesar de possuir maior número de espécies descritas, a família Pseudothelphusidae ainda carece de estudos que abordem aspectos morfométricos de forma abrangente. Até o momento, apenas quatro estudos exploraram aspectos morfométricos em Pseudothelphusidae. Wehrtmann et al. (2010) investigaram a fecundidade das espécies *Kingsleya latifrons* (RANDALL, 1840) e *Kingsleya ytipora* MAGALHÃES 1989; Martinelli-Filho et al. (2019) analisaram a heteroquelia e a lateralidade de *Kingsleya castrenses* PEDRAZA, MARTINELLI-FILHO & MAGALHÃES, 2015, e Santos et al. (2023) e Nobre et al. (2024) investigaram o início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade de *Fredius ibiapaba* SANTOS, TAVARES, SILVA, CERVINE, PINHEIRO & SANTANA, 2020.

Embora a maioria dos registros de Pseudothelphusidae no Brasil provenham da região Amazônica (Magalhães, 2016), esforços recentes de amostragem realizados no Semiárido brasileiro têm ampliado a distribuição dessa família, resultando também na descrição de novas espécies (Pinheiro e Santana, 2016; Santos et al., 2020; Pralon et al., 2020).

Uma das espécies de Pseudothelphusidae descritas na região do Semiárido brasileiro é a *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Essa espécie é endêmica da Chapada do Araripe, sua distribuição está limitada a apenas quatro córregos, estando potencialmente ameaçada de extinção devido às atividades humanas em suas áreas de ocorrência (Pinheiro e Santana, 2016; Araújo et al., 2022). Até o momento, apenas estudos etológicos foram realizados sobre essa espécie (Nascimento et al., 2020, 2021), não havendo relatos de estudos morfométricos.

A ausência de estudos morfométricos em *K. attenboroughi* se torna preocupante, pois esses tipos de estudos desempenham um papel fundamental na compreensão da evolução, ecologia, biologia e conservação desse organismo. Dessa forma, considerando a importância e escassez de informações morfométricas, objetivamos avaliar eventos biológicos relacionados tamanho e forma corporal, afim destacar alguns atributos da história de vida de *Kingsleya attenboroughi*.

REFERÊNCIAS

- Acevedo-Alonso, Cumberlidge, N. (2022). Conservation Status of the Neotropical Mountain Freshwater Crabs (Pseudothelphusoidea). Imperiled: The Encyclopedia of Conservation, Elsevier. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00091-X>
- Araújo, J. G., Nascimento, W. M., Martins, C. A., Nobre, P. H., & Pinheiro, A. P. (2022). An observational record of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016 (Decapoda, Pseudothelphusidae), an endemic species from the Chapada do Araripe, southern Ceará, Brazil. *Check List*, 18(2), 363-367. <https://doi.org/10.15560/18.2.363>
- Cumberlidge, N., Ng, P. K., Yeo, D. C., Magalhães, C., Campos, M. R., Alvarez, F., & Ram, M. (2009). Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, 142(8), 1665-1673. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.038>
- Hurlbert, S. H., Rodriguez, G., & Santos, N. D. D. (1981). Aquatic biota of tropical South America: being a compilation of taxonomic bibliographies for the fauna and flora of inland waters of the tropical portion of South America.
- Magalhães, C. (2016). Avaliação dos pseudotelfusídeos (Decapoda: Pseudotelfusidae), Cap. 25, p. 325-336. In: Pinheiro, M.A.A. & Boos, H. (Org.). *Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014*. Porto Alegre, RS: Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, p. 466.
- Martinelli Filho, J. E., Dos Santos, T. M. T., Petracco, M., De Lima-Gomes, R. C., & Magalhães, C. U. (2019). Heterochely and laterality in *Kingsleya castrensis* Pedraza, Martinelli-Filho & Magalhães, 2015 (Decapoda, Pseudothelphusidae). *Crustaceana*, 92(4), 415-427. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003890>
- Nobre, P. H. P., do Nascimento, W. M., Martins, C. A. M., de Araújo, J. G., Pinheiro, A. P., Silva, J. R. F., & dos Santos, L. C. (2023). Heterochely and laterality in *Fredius ibiapaba* Santos, Tavares, Silva, Cervini, Pinheiro and Santana, 2020 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae), endemic species from the Ibiapaba plateau, Northeast Brazil. *Journal of Natural History*, 57(45-48), 2114-2125. <https://doi.org/10.1080/00222933.2023.2285482>
- Nascimento, C. A. D., Nascimento, W. M. D., Lima, L. D. S., Araújo, J. G. D., & Pinheiro, A. P. (2020). Mating behavior of the freshwater crab *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro and Santana, 2016 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Nauplius*, 28, e2020035. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2020035>
- Nascimento, C. A., Do Nascimento, W. M., Dos Santos Lima, L., De Macêdo, R. S., Alves Filho, F. M., & Pinheiro, A. P. (2020). Behavioral repertoire of *Kingsleya attenboroughi*

Pinheiro and Santana 2016 (Crustacea Brachyura) under laboratory conditions. *Ethology Ecology & Evolution*, 32(3), 227-236. <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1693431>

Ng, P. K. (2016). Collecting and processing freshwater shrimps and crabs. *The Journal of Crustacean Biology*, 37(1), 115-122. <https://doi.org/10.1093/jcabi/ruw004>

Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2016). A new and endangered species of *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4171(2), 365-372. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4171.2.9>

Pralon, B., Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2020). New species of freshwater crab genus *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Piauí, northeastern Brazil. *Nauplius*, 28, e2020021. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2020021>

Rocha, C. M. H. (2014). *Crustáceos decápodos de agua dulce de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales.

Santos, L. C., Nascimento, W. M., Alencar, D. R., Pinheiro, A. P., & Feitosa Silva, J. R. (2023). Onset of morphological sexual maturity, sexual dimorphism and relative growth of the freshwater crab *Fredius ibiapaba* (Decapoda: Pseudothelphusidae) from a humid enclave area of Northeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 67(3-4), 92-100. <https://doi.org/10.1080/07924259.2023.2238668>

Santos, L. C., Tavares, M., Silva, J. R., Cervini, M., Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2020). A new species of freshwater crab genus *Fredius* Pretzmann, 1967 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from a naturally isolated orographic forest enclave within the semiarid Caatinga in Ceará, northeastern Brazil. *PeerJ*, 8, e9370. <https://doi.org/10.7717/peerj.9370/fig-1>

Vogt, G. (2013). Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews*, 88(1), 81-116. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00241.x>

Wehrtmann, I. S., Magalhães, C., Hernáez, P., & Mantelatto, F. L. (2010). Offspring production in three freshwater crab species (Brachyura: Pseudothelphusidae) from the Amazon region and Central America. *Zoologia (Curitiba)*, 27, 965-972. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000600019>

Yeo, D. C., Ng, P. K., Cumberlidge, N., Magalhaes, C., Daniels, S. R., & Campos, M. R. (2008). Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Freshwater animal diversity assessment*, 275-286. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7_30

ARTIGO 1: Início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade do caranguejo de água doce endêmico e potencialmente ameaçado *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae)



Revista: Invertebrate Biology Qualis Capes: A3 (Biodiversidade) Percentil: 58%

AUTORES: Carlos Antonio Muniz Martins, Carlito Alves do Nascimento, Whanderson Machado do Nascimento, Paulo Henrique Pereira Nobre, Juliana Gonçalves de Araújo, Allysson Pontes Pinheiro, Carlos Eduardo Rochaduarte

Alencar

ARTIGO 1: Início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade do caranguejo de água doce endêmico e potencialmente ameaçado *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae)

Carlos Antonio Muniz Martins, Carlito Alves do Nascimento, Whanderson Machado do Nascimento, Paulo Henrique Pereira Nobre, Juliana Gonçalves de Araújo, Allysson Pontes Pinheiro, Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar

RESUMO

Estudos morfométricos sobre caranguejos de água doce da família Pseudothelphusidae ainda são escassos, resultando em uma lacuna significativa de informações biológicas e ecológicas sobre seus constituintes. Assim, aqui avaliamos o início da maturidade sexual morfológica, o dimorfismo sexual de tamanho, o crescimento relativo, a heteroquelia e a lateralidade do caranguejo Pseudothelphusidae endêmico e potencialmente ameaçado, *Kingsleya attenboroughi*. O conjunto de dados morfométricos foi obtido a partir de quatro campanhas de amostragem, nas quais não foi necessário eutanasiar os espécimes para as medições morfométricas. As fêmeas atingem a maturidade sexual morfológica mais tarde do que os machos, com uma largura da carapaça de 42,1 mm e 34,9 mm, respectivamente. O dimorfismo sexual de tamanho é caracterizado por fêmeas adultas e juvenis exibindo maior largura da carapaça (CW) e largura do pléon (PW), enquanto os machos adultos exibem maior comprimento do quelípodo (PL) e altura do quelípodo (PH). O crescimento relativo foi caracterizado por machos adultos e juvenis exibindo alometria positiva do quelípodo, enquanto fêmeas juvenis exibem alometria positiva do abdômen, com uma diminuição na taxa de crescimento do abdômen na fase adulta. Machos juvenis, e fêmeas juvenis exibem heteroquelia e lateralidade do quelípodo maior com uma tendência à destro, mas essas características persistem apenas em machos adultos. Discutimos nossos resultados com base na importância dessas estruturas nas atividades ecológicas e biológicas associadas a cada sexo. Por fim, nossos resultados contribuem na ampliação dos conhecimentos sobre a espécie e esses são de grande valia para trabalhos futuros que visem a preservação ou conservação de *K. attenboroughi*.

Palavras-chave: Alometria, Semiárido brasileiro, espécies endêmicas, morfometria, caranguejo Neotropical.

INTRODUÇÃO

O início da maturidade sexual morfológica traz mudanças significativas no tamanho e na forma das estruturas sexuais secundárias nos caranguejos Brachyura (Hartnoll, 2001; Marochi et al., 2018). Nos machos, é comumente observado um aumento no crescimento dos quelípodos, enquanto nas fêmeas ocorre um aumento do pléon (Hartnoll, 2001). Essa variação no crescimento relativo de diferentes estruturas corporais ao longo da ontogenia é resultado da alometria ontogenética desses crustáceos, geralmente definida como a variação na forma e no tamanho das estruturas ao longo do desenvolvimento dos organismos (Cock, 1966).

Em muitas espécies de Brachyura, essa variação nas estruturas sexuais secundárias resulta em dimorfismo sexual, seja na forma ou no tamanho, associado à especialização e ajuste ecológico de cada sexo (Hartnoll e Gould, 1988; Hartnoll, 2001; Alencar et al., 2014; Marochi et al., 2018). Caranguejos machos de Brachyura usam seus quelípodos para funções como aquisição de alimento, construção de abrigo, combate agonístico, cortejo e cópula (Ng e Tan, 1985; Lee e Seed, 1992; Lee, 1995; Shigemiya, 2003; Juanes et al., 2008; Perez et al., 2015; Lim et al., 2015; Nascimento et al., 2019, 2020). Além disso, indivíduos bilaterais podem apresentar traços corporais assimétricos (Perez et al., 2015), o que, nos Brachyura, é principalmente evidenciado na heteroquelia, que pode ser acompanhada pela lateralidade do maior quelípodo.

Na região Neotropical, estudos investigando o tamanho no início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade em caranguejos de água doce são majoritariamente restritos a caranguejos da família Trichodactylidae (Mansur et al., 2005; Venâncio e Leme, 2010; Lima et al., 2012; Pescinelli et al., 2014, 2019; Herrera et al., 2013; Silva et al., 2014; Williner et al., 2014; Davanso et al., 2016; Pralon et al., 2018; Almeida et al., 2019; Rios et al., 2022). Por outro lado, a família Pseudothelphusidae, apesar de ter uma maior riqueza de espécies e uma distribuição geográfica mais ampla (Yeo et al., 2008; Cumberlidge et al., 2014; Acevedo-Alonso e Cumberlidge, 2021), permanece pouco estudada em termos de aspectos morfométricos, com apenas a heteroquelia e lateralidade relatadas para *Kingsleya castrensis* PEDRAZA, MARTINELLI-FILHO & MAGALHÃES, 2015 em uma população de Altamira, no norte do Brasil (Martinelli-Filho et al., 2019), e maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade para uma população de *Fredius ibiapaba* SANTOS, TAVARES, SILVA, CERVINE, PINHEIRO & SANTANA, 2020 de Ipu, no Nordeste do Brasil (Santos et al., 2023; Nobre et al., 2024).

No Brasil, a maioria das espécies dos Pseudothelphusidae ocorre na região Norte, concentrada na Bacia do Rio Amazonas (Magalhães, 2003a; Magalhães, 2016). No entanto, esforços de amostragem realizados em remanescentes isolados de floresta úmida na Região

Semiárida do Nordeste do Brasil expandiram o número de espécies e, consequentemente, os limites da distribuição geográfica dessa família (Pinheiro & Santana, 2016; Santos et al., 2020; Pralon et al., 2020). O aumento na diversidade de Pseudothelphusidae na região nordeste destaca a necessidade de uma melhor compreensão da biologia e ecologia dos Pseudothelphusidae, especialmente nessa região, já que estudos sobre esses caranguejos geralmente abordam apenas a descrição taxonômica e a distribuição geográfica (Magalhães, 2016).

Entre as espécies de Pseudothelphusidae descritas para a região semiárida brasileira, o caranguejo de água doce *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016 é endêmico da Chapada do Araripe, no sul do estado do Ceará. Sua distribuição é restrita a três riachos em áreas de floresta úmida (Araújo et al., 2022), estando potencialmente ameaçado de extinção (Pinheiro e Santana, 2016; Araújo et al., 2022). Estudos recentes realizados com *K. attenboroughi* revelaram novas e relevantes informações para a compreensão da biologia e ecologia da espécie, como o repertório comportamental (Nascimento et al., 2019), comportamento reprodutivo (Nascimento et al., 2020) e o comportamento agonístico dos machos (Cordeiro, 2022). Assim, este estudo investigou o tamanho no início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade de *K. attenboroughi*, visando revelar informações biológicas e ecológicas sobre a espécie, bem como expandindo o conhecimento sobre a biologia e ecologia dos Pseudothelphusidae, uma vez que esses aspectos ainda são pouco conhecidos para esses caranguejos.

METODOLOGIA

Coleta e processamento do material

Dados morfométricos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016 foram obtidos em quatro campanhas amostrais, realizadas sempre à noite, por meio de busca ativa nas seguintes localidades: Distrito de Arajara (07°20'15.73"S, 039°23'44.07"W) e Sítio Cocos (07°22'30.91"S, 039°16'23.92"W) no município de Barbalha, Ceará, Brasil; e Gameleira (07°23'27.71"S, 039°12'45.80"W) no município de Missão Velha, Ceará, Brasil (Figura 1).



Figura 1: Locais de coleta de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016.

A: Brasil, com ênfase no estado do Ceará. No estado do Ceará, destaque para a área de estudo em azul. B: Área de estudo com os locais de amostragem.

A primeira campanha amostral foi realizada de outubro a novembro de 2019, a segunda de setembro a outubro de 2020, a terceira de agosto a novembro de 2021 e a quarta de outubro de 2022 a janeiro de 2023. Durante as campanhas amostrais do ano de 2019 também foram utilizadas armadilhas conforme procedimentos descritos por Nascimento et al. (2019). Devido ao caráter endêmico e status provável de risco de extinção de *K. attenboroughi* (Pinheiro e Santana, 2016; Araújo et al., 2022), os espécimes utilizados no presente estudo foram capturados, triados, medidos, e posteriormente soltos nos córregos em que foram encontrados.

Com exceção dos espécimes utilizados em estudos comportamentais de Nascimento et al. (2019) que foram eutanasiados e depositados na Coleção Carcinológica do Laboratório de Crustáceos do Semiárido da Universidade Regional do Cariri (LACRUSE-URCA).

Durante a triagem, identificamos os espécimes capturados quanto ao sexo, com base na presença de gonópodos nos machos, e pleópodes nas fêmeas (Magalhães, 2003). Em seguida, mensuramos cada espécime com a utilização de paquímetro digital (0,01 mm de precisão), quanto a largura da carapaça (CW), largura do pléon (PW), comprimento do própodo do quelípodo direito (RPL), comprimento do própodo do quelípodo esquerdo (LPL), altura do própodo da quelípodo direito (RPH), altura do própodo do quelípodo esquerdo (LPH), largura do propódo da quelípodo direito (RPW) e largura do própodo do quelípodo esquerdo (LPW) (Figura 2).

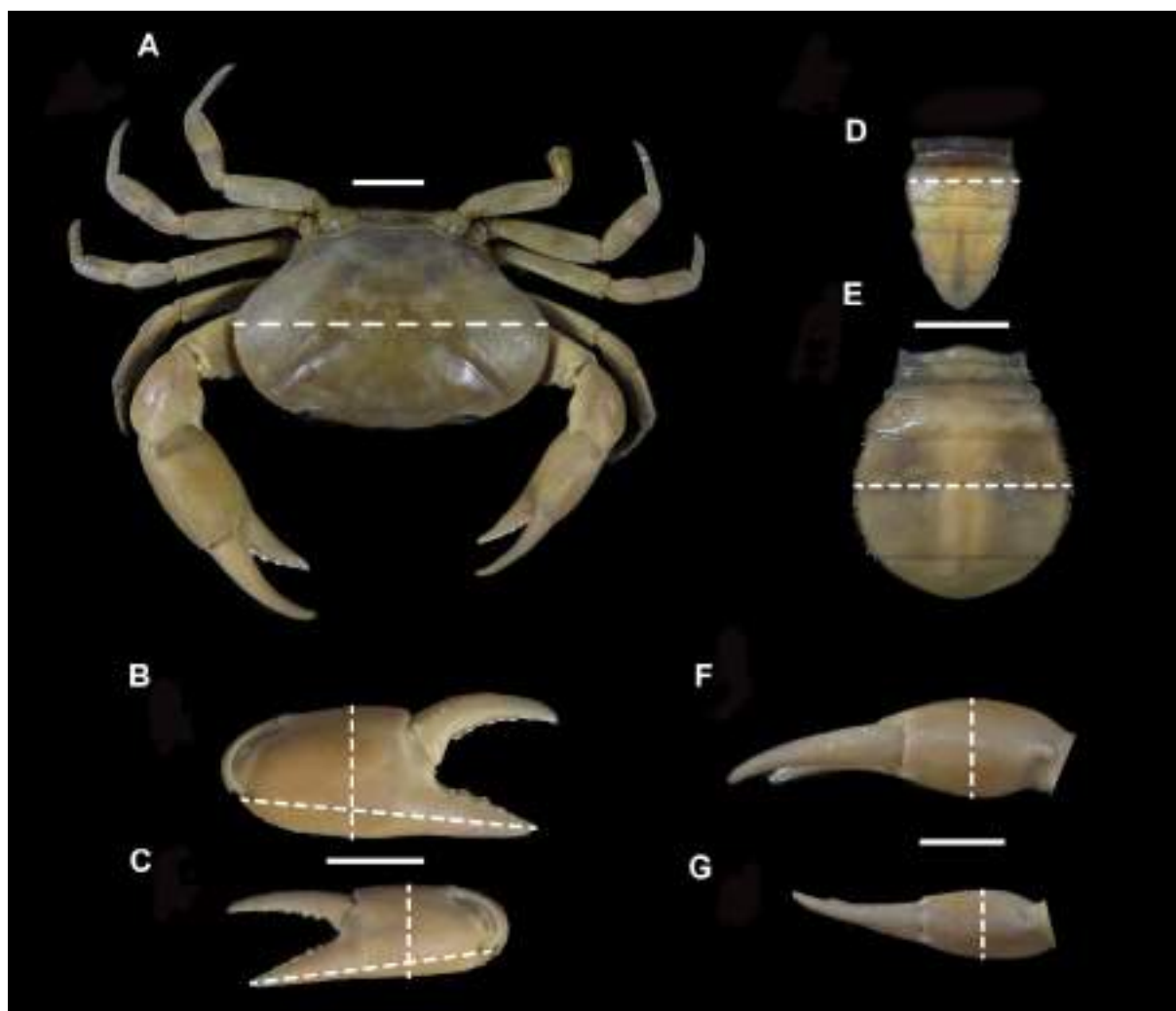


Figura 2: Medições de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A) Largura da carapaça (CW); B) Comprimento do própodo do quelípodo direito (RPL) e altura do própodo do quelípodo direito (RPH); C) Comprimento do própodo do quelípodo esquerdo (LPL) e altura do própodo do quelípodo esquerdo (LPH); D) Largura do pléon masculino (PW) (entre o 4º e o 5º somito do pleon); E) Largura do pléon feminino (PW) (entre o 3º e o 4º somito do

pleon); F) Largura do própodo do quelípodo direito (RPW); G) Largura do própodo do quelípodo esquerdo. Barra de escala = 1 mm.

Início da maturidade sexual morfológica

Para análise de maturidade sexual morfológica, agrupamos os espécimes de *K. attenboroughi* em juvenis e adultos, com a utilização da função “classify_mature” do pacote “sizeMat” (Torrejon-Magallanes, 2019) no software R (R Development Core Team, 2019). Essa função realiza uma análise de componentes principais para duas variáveis morfométricas, uma independente (CW) e outra dependente (PW para fêmeas e comprimento do própodo do quelípodo maior (PL) para machos), permitindo distinguir os perfis morfométricos dos indivíduos, em dois grupos, juvenis e adultos, onde cada indivíduo é atribuído a cada grupo por uso de agrupamento hierárquico aglomerativo de Ward com medida de distância euclidiana (Torrejon-Magallanes, 2019). Assim, qualquer indivíduo pode ser classificado como juvenil ou adulto com base no perfil morfométrico utilizado, bivariadamente, para cada grupo (Torrejon-Magallanes, 2019). Em seguida, obtivemos o tamanho de início da maturidade sexual morfológica (CW₅₀) de *K. attenboroughi* utilizando a função “morph_mature” do pacote “sizeMat” (Torrejon-Magallanes, 2019) no software R (R Development Core Team, 2019). Essa função utiliza uma equação logística para a variável independente (CW) e a informação a posteriori de agrupamento em juvenis e adultos, para cada avaliação bivariada, para estimar o tamanho em que 50% da população atingem a maturidade sexual morfológica (CW₅₀) (Torrejon-Magallanes, 2019).

Dimorfismo sexual de tamanho e crescimento relativo

Inicialmente, os dados foram avaliados quanto a normalidade através do teste de Shapiro-Wilk (Zar, 2010). Para verificarmos dimorfismo sexual de tamanho, aplicamos teste T de Student (Zar, 2010) para variáveis com distribuição normal e aplicamos teste de Mann Whitney (Zar, 2010) para as variáveis sem distribuição normal, ambos separadamente por sexo e grupo etário. Em seguida, analisamos o crescimento relativo de machos e fêmeas, separadamente, com a utilização da equação alométrica log-transformada ($\log y = \log a + b \cdot \log x$) (Hartnoll, 1974). Para isso, utilizamos o comprimento do própodo do quelípodo maior (PL), altura do própodo do quelípodo maior (PH) e PW como variáveis dependentes, e CW como variável independente. O coeficiente angular da regressão alométrica (b), foi utilizado como referencial para o teste de hipótese alométrica, onde H0: $b = 1$ foi utilizado como hipótese nula

(H0), e $b \neq 1$ foi utilizado como hipótese alternativa (H1). Dessa forma, consideramos os seguintes valores de b para o crescimento, sendo: $b = 1$, crescimento isométrico, $b < 1$, crescimento alométrico negativo; $b > 1$, crescimento alométrico positivo (Hartnoll, 1982). Além disso, o ajuste das variáveis na equação, foi avaliado pelo coeficiente de determinação da reta (R^2). Por fim, utilizamos uma análise de covariância (ANCOVA) (Zar, 2010), para avaliar se há distinção no desenvolvimento ontogenético de cada sexo entre juvenis e adultos de *K. attenboroughi*. Tanto para a análise de normalidade quanto para execução dos testes estatísticos usamos o software R (R Development Core Team, 2019), com valor de significância adotado de 5% (Zar, 2010).

Devido danos nas estruturas analisadas, não foi possível obter a medida da largura do pleon (PLW) de três espécimes (2 machos e 1 fêmea), sendo excluídos das análises que envolvem a respectiva variável.

Heteroquelia e Lateralidade

Para heteroquelia e lateralidade, usamos apenas os dados morfométricos obtidos na quarta campanha amostral. Os dados de maturidade sexual morfológica foram utilizados para classificar os grupos ontogenéticos. Inicialmente, inspecionamos cada variável morfométrica do quelípodo quanto à normalidade usando o teste de Shapiro-Wilk (Zar, 2010), separadamente por sexo e grupo ontogenético. A transformação logarítmica foi aplicada às variáveis para tentar alcançar a normalidade (Zar, 2010). Utilizamos o teste t de Student pareado (Zar, 2010) para variáveis com distribuição normal e o teste de Wilcoxon (Zar, 2010) para variáveis sem distribuição normal. Ambos os testes foram realizados separadamente entre machos e fêmeas, adultos e juvenis. Para verificar se machos e fêmeas, adultos e juvenis exibem lateralidade do maior quelípodo, verificamos a variação na proporção de ocorrência do quelípodo maior entre os lados direito e esquerdo usando o teste qui-quadrado de Pearson (X^2) (Zar, 2010) com 999 permutações baseadas no procedimento de permutação de Monte Carlo (B= 999) (Hope, 1968).

RESULTADOS

Início da maturidade sexual morfológica e dimorfismo sexual

Analizamos um total de 216 espécimes de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016, sendo 82 fêmeas e 134 machos, 92 espécimes do distrito de Arajara, 82 espécimes do Sítio Cocos e 42 espécimes de Gameleira. Cinquenta fêmeas juvenis e 32 fêmeas adultas foram categorizadas, com o tamanho no início da maturidade sexual morfológica (CW_{50}) estimado em $CW_{50} = 42,1$ mm (intervalos de confiança = 41,30 – 42,4; $R^2 = 0,98$) (Figura 3). Nos machos, 43 machos juvenis e 91 machos adultos foram categorizados, com o tamanho no início da maturidade sexual morfológica estimado em $CW_{50} = 34,9$ mm (intervalos de confiança = 34,1 – 35,7; $R^2 = 0,88$) (Figura 3). Os valores morfométricos para fêmeas e machos, juvenis e adultos, estão detalhados na Tabela 1.

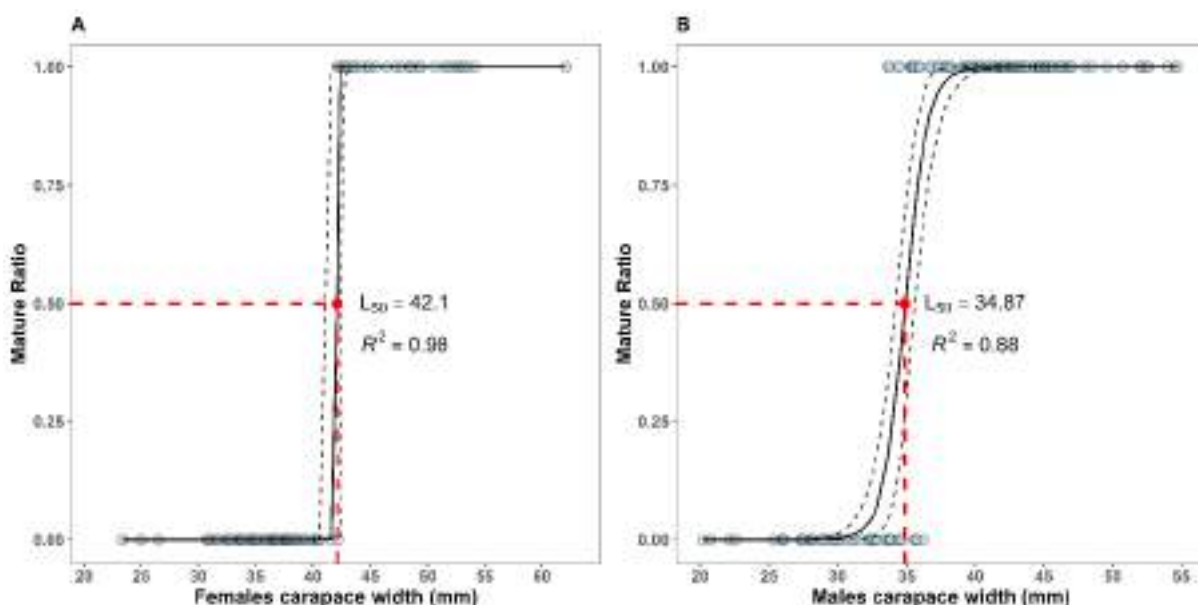


Figura 3: Maturidade sexual morfológica de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016. A) Tamanho no início da maturidade sexual morfológica para fêmeas; B) Tamanho no início da maturidade sexual morfológica para machos.

Grupos	Variáveis	N	Min	Max	Média $\pm$ sd	Mediana: se
FJ	CW	50	23.36	41.58	35.25 $\pm$ 3.97	35.88 : 0.49
	PL	50	15.62	28.83	23.72 $\pm$ 3.04	24.02 : 0.43
	PH	50	6.06	11.66	9.25 $\pm$ 1.24	9.29 : 0.16
	PW	49	7.44	23.32	16.66 $\pm$ 3.59	17.20 : 0.54
FA	CW	32	42.10	62.07	47.76 $\pm$ 4.77	47.49 : 1.08
	PL	29	26.80	38.26	32.17 $\pm$ 3.16	30.96 : 0.53
	PH	29	9.40	15.57	12.97 $\pm$ 1.54	13.10 : 0.29
	PW	32	19.22	31.57	25.20 $\pm$ 2.82	25.16 : 0.52
MJ	CW	43	20.21	34.67	30.04 $\pm$ 3.93	30.74 : 0.65
	PL	43	12.27	29.85	22.24 $\pm$ 4.10	22.78 : 0.54
	PH	43	3.95	12.25	9.13 $\pm$ 1.84	9.25 : 0.26
	PW	43	5.33	10.02	8.31 $\pm$ 1.20	8.69 : 0.15
MA	CW	91	35.30	54.71	42.44 $\pm$ 4.82	42.05 : 0.47
	PL	89	24.41	53.58	36.60 $\pm$ 6.35	36.02 : 0.65
	PH	89	9.47	21.79	15.11 $\pm$ 2.49	15.32 : 0.25
	PW	88	8.42	14.91	10.91 $\pm$ 1.24	10.85 : 0.14

Tabela 1: Variáveis morfométricas de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016 por grupos. FJ = fêmeas juvenis; FA = fêmeas adultas; MJ = machos juvenis; MA = machos adultos; CW = largura da carapaça; PL = comprimento do própodo; PH = altura do própodo; PW = largura do pleon. N = número de espécimes; Min = mínimo; Max = máximo; sd = desvio padrão; se = erro padrão.

Dimorfismo sexual de tamanho e crescimento relativo

Nossos resultados revelam dimorfismo sexual de tamanho em adultos de *K. attenboroughi* para as variáveis CW ($U = 4,85$; $P < 0,05$), PW ($U = 8,35$; $P < 0,05$), PL ($U = -3,57$; $P < 0,05$) e PH ($T = -5,48$; $P < 0,05$). Fêmeas adultas apresentaram tamanhos maiores de CW e PW, enquanto machos adultos apresentaram tamanhos maiores de PL e PH (Tabela 1). Juvenis mostraram dimorfismo sexual de tamanho apenas para as variáveis CW ($T = 6,35$; $P < 0,05$) e PW ($U = 7,69$; $P < 0,05$).

O crescimento de PL, PH e PW foi positivamente correlacionado com o crescimento de CW em *K. attenboroughi* (Figura 4). Observamos alometria positiva de PL e PH em machos

juvenis e machos adultos (Tabela 2), enquanto PW apresentou crescimento alométrico positivo em machos juvenis e crescimento alométrico negativo em machos adultos (Tabela 2). Em fêmeas juvenis, observamos alometria positiva de PL e PH, enquanto as fêmeas adultas mostraram crescimento alométrico positivo em PL e crescimento alométrico negativo em PH (Tabela 2). O crescimento de PW foi positivamente alométrico em fêmeas juvenis e negativamente alométrico em fêmeas adultas (Tabela 2). Finalmente, os machos apresentaram uma trajetória ontogenética diferente em PH e PW, enquanto as fêmeas mostraram variação ontogenética apenas para PW (Tabela 3).

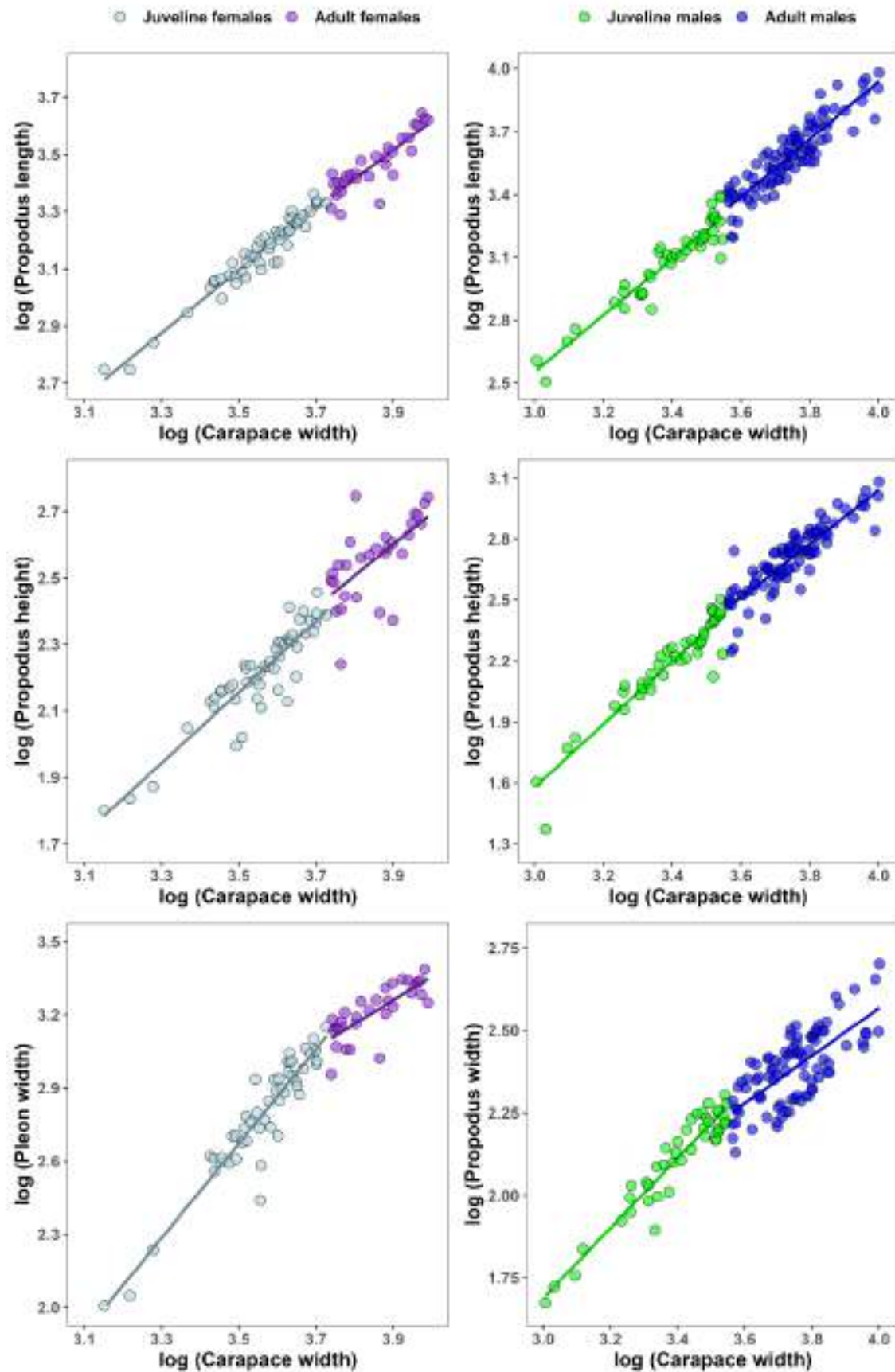


Figura 4: Crescimento relativo de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico de dispersão mostrando as relações morfométricas entre juvenis e adultos de ambos os sexos.

Relação	Grupo	b	R^2	t	P	Alometria
PL vs. CW	MJ	1.343	0.89	16.762	<0.05	+
	MA	1.379	0.81	19.395	<0.05	+
	FJ	1.102	0.94	28.322	<0.05	+
	FA	1.013	0.74	9.157	<0.05	+
PH vs. CW	MJ	1.548	0.88	18.070	<0.05	+
	MA	1.319	0.77	17.426	<0.05	+
	FJ	1.060	0.82	14.984	<0.05	+
	FA	0.936	0.39	4.313	<0.05	-
PW vs. CW	MJ	1.060	0.90	20.117	<0.05	+
	MA	0.721	0.51	9.550	<0.05	-
	FJ	1.934	0.87	18.640	<0.05	+
	FA	0.947	0.64	7.552	<0.05	-

Tabela 2: *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Crescimento relativo de fêmeas juvenis (FJ), fêmeas adultas (FA), machos juvenis (MJ), machos adultos (MA) para as variáveis morfométricas analisadas: CW = Largura da carapaça; PL = Comprimento do própodo; PH = Altura do própodo; PW = Largura do pléon; b = Coeficiente alométrico; R^2 = Coeficiente de determinação alométrica; t = Estatística; P = Probabilidade; alometria positiva (+); alometria negativa (-).

Grupo	Relação	Parâmetro	SSq	Df	F	P
MJ vs. MA	PL vs. CW	Intercepto	0.006	1	1.098	0.297
		Inclinação	0.001	1	0.117	0.733
	PH vs. CW	Intercepto	0.002	1	0.401	0.527
		Inclinação	0.025	1	3.978	<0.05
	AW vs. CW	Intercepto	0.008	1	1.704	0.194
		Inclinação	0.054	1	11.058	<0.05
FJ vs. FA	PL vs. CW	Intercepto	0.001	1	0.653	0.421
		Inclinação	0.001	1	0.782	0.379
	PH vs. CW	Intercepto	0.006	1	1.214	0.274
		Inclinação	0.002	1	0.453	0.503
	AW vs. CW	Intercepto	0.026	1	4.074	<0.05
		Inclinação	0.199	1	31.692	<0.05

Tabela 3: *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Análise de covariância (ANCOVA) para o coeficiente alométrico (b) entre os grupos analisados. Fêmeas juvenis (FJ),

fêmeas adultas (FA), machos juvenis (MJ), machos adultos (MA). CW = largura da carapaça; PL = comprimento do própodo; PH = altura do própodo; PW = largura do pléon; Ssq = soma dos quadrados; Df = graus de liberdade; F = estatística; P = probabilidade

Heteroquelia e lateralidade

Utilizamos um total de 108 espécimes de *K. attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016 para analisar heteroquelia e lateralidade: 50 fêmeas (19 adultas e 31 juvenis) e 58 machos (37 adultos e 21 juvenis). Os valores morfométricos, assim como a média, mediana, desvio padrão e erro padrão para cada variável, estão descritos na Tabela 4. Nossos resultados confirmam a heteroquelia do quelípodo maior em fêmeas juvenis, machos juvenis e machos adultos, enquanto fêmeas adultas não apresentam heteroquelia (Tabela 5). Fêmeas adultas não foram consideradas para o teste de lateralidade, pois não apresentaram heteroquelia. Finalmente, 77,41% das fêmeas juvenis, 75,67% dos machos adultos e 85,71% dos machos juvenis (Tabela 5) tinham um quelípodo direito invariavelmente maior em largura, comprimento e altura, resultando em lateralidade direita.

	FA				FJ			
	Min	Max	Média ± sd	Mediana : se	Min	Max	Média ± sd	Mediana : se
CW	42.1	53.39	46.51 ± 3.58	45.47 : 0.95	30.75	41.58	35.79 ± 3.05	36.26 : 0.59
RPH	7.38	15.57	11.67 ± 2.43	12.34 : 0.66	4.71	11.66	9.06 ± 1.38	8.84 : 0.16
RPL	20.05	36.83	29.63 ± 4.11	30.11 : 0.90	14.98	28.83	23.40 ± 2.93	23.22 : 0.47
RPW	5.07	10.03	7.87 ± 1.54	8.62 : 0.26	3.25	8.18	6.34 ± 1.01	6.32 : 0.14
LPH	9.36	15.25	11.01 ± 1.67	10.8 : 0.35	5.83	11.15	7.82 ± 1.33	7.55 : 0.24
LPL	24.56	37.53	29.81 ± 3.11	29.4 : 0.59	16.98	27.14	21.90 ± 2.63	21.46 : 0.49
LPW	5.91	10.42	7.55 ± 1.16	7.55 : 0.23	3.95	7.53	5.63 ± 0.82	5.66 : 0.17

	MA				MJ			
	Min	Max	Média ± sd	Mediana : se	Min	Max	Média ± sd	Median : se
CW	35.32	54.71	42.30 ± 5.20	42.25 : 0.93	27.31	34.49	31.33 ± 2.16	31.73 : 0.56
RPH	6.82	21.79	14.11 ± 3.48	14.38 : 0.59	6.82	12.25	9.44 ± 1.45	9.53 : 0.21
RPL	19.07	53.58	35.03 ± 7.95	34.44 : 1.18	18.26	29.55	23.12 ± 3.05	23.32 : 0.42
RPW	4.68	36.52	10.89 ± 5.81	9.99 : 0.38	4.66	8.77	6.56 ± 0.98	6.69 : 0.12
LPH	8.05	17.23	11.40 ± 2.38	11.13 : 0.32	5.8	10.27	7.62 ± 1.01	7.53 : 0.11
LPL	23.24	43.21	31.14 ± 5.78	30.01 : 0.86	16.3	24.48	20.71 ± 1.89	20.79 : 0.37
LPW	5.93	42.1	8.95 ± 5.85	7.75 : 0.23	4.2	7.51	5.47 ± 0.86	5.23 : 0.11

Tabela 4: Variáveis morfométricas de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016 usadas para análise de heteroquelia e lateralidade. FJ = fêmeas juvenis, FA = fêmeas adultas, MJ = machos juvenis, MA = machos adultos. CW = largura da carapaça; RPL = comprimento do própodo do quelípodo direito; RPH = altura do própodo do quelípodo direito; RPW = largura do própodo do quelípodo direito; LPL = comprimento do própodo do quelípodo esquerdo; LPH = altura do própodo do quelípodo esquerdo; LPW = largura do própodo do quelípodo esquerdo; Min = mínimo; Max = máximo; sd = desvio padrão; se = erro padrão.

Grupo	Heteroquelia					
	RPH - LPH		RPL - LPL		RPW - LPW	
	Valor do teste	<i>P</i>	Valor do teste	<i>P</i>	Valor do teste	<i>P</i>
FA	t = 0.77	0.25	t = -0,13	0.55	t = 0.55	0.29
FJ	t = 3.70	<0.05	t = 3.03	<0.05	t = 2.96	<0.05
MA	t = 3.52	<0.05	t = 3.07	<0.05	v = 533	<0.05
MJ	t = 4.40	<0.05	t = 3.64	<0.05	t = 3.69	<0.05

Grupo	Lateralidade				Valor do teste	<i>P</i>
	NR	NL	%R	%L		
FA	12	7	—	—	—	—
FJ	24	7	77.41	22.59	X ² = 9.32	<0.05
MA	28	9	75.67	24.33	X ² = 7.81	<0.05
MJ	18	3	85.71	14.29	X ² = 8.04	<0.05

Tabela 5: Teste de heteroquelia e lateralidade em *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. FJ = fêmeas juvenis; FA = fêmeas adultas; MJ = machos juvenis; MA = machos adultos; RPL = comprimento do própodo do quelípodo direito; RPH = altura do própodo do quelípodo direito; RPW = largura do própodo do quelípodo direito; LPL = comprimento do própodo do quelípodo esquerdo; LPH = altura do própodo do quelípodo esquerdo; LPW = largura do própodo do quelípodo esquerdo; NR = número de quelípodos direitos maiores; NL = número de quelípodos esquerdos maiores; %R = porcentagem de espécimes com heteroquelia direita; %L = porcentagem de espécimes com heteroquelia esquerda; t = valor do teste T de Student; v = valor do teste de Wilcoxon; X² = valor do teste qui-quadrado; *P* = probabilidade.

DISCUSSÃO

Início da maturidade sexual morfológica

Fêmeas e machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016, alcançam o início da maturidade sexual morfológica em tamanhos diferentes, com os machos atingindo o tamanho de início da maturidade sexual morfológica em tamanho menor do que as fêmeas. A diferença de tamanho no início da maturidade sexual morfológica entre os sexos em *K. attenboroughi* é comum em outros caranguejos Brachyura de água doce. Tanto as fêmeas (Pescinelli et al., 2014; Silva et al., 2014; Almeida et al., 2019; Fadlaoui et al., 2019) quanto os machos (Venâncio & Leme, 2010; Herrera et al., 2013; Bandral & Langer, 2015; Davanso et al., 2016; Parvizi et al., 2017; Kalate et al., 2017; Pralon et al., 2018; Rios et al., 2022) podem ser o sexo que atinge a maturidade sexual morfológica mais tarde.

Nas fêmeas de *K. attenboroughi*, a maturação tardia pode indicar um maior foco no crescimento somático, o que proporciona uma capacidade ampliada de alocar e proteger ovos e juvenis (Hartnoll, 2001; Wehrtmann et al., 2010). Em um estudo realizado com o caranguejo *Fredius ibiapaba*, a única espécie de Pseudothelphusidae previamente analisada quanto ao tamanho em que começa a maturidade sexual morfológica, os machos também alcançam a maturidade sexual morfológica com um tamanho corporal menor do que as fêmeas (Santos et al., 2023). A maturidade sexual morfológica precoce dos machos de *K. attenboroughi* pode ser atribuída à redistribuição de energia e subsequente investimento no crescimento dos quelípodos, devido à importância dessa estrutura no combate agonístico (Cordeiro, 2022) e para o cortejo e cópula durante a reprodução (Nascimento et al., 2020), resultando em maior aptidão reprodutiva.

Outros fatores podem afetar o início da maturidade sexual morfológica em caranguejos Brachyura, como temperatura, fotoperíodo, disponibilidade de alimentos e outros recursos, além de fatores genéticos e pressão de predação (Hines, 1989). Além disso, em crustáceos, a fisiologia reprodutiva das fêmeas envolve um gasto energético significativo na maturação gonadal e na produção de células reprodutivas, um processo geralmente menos pronunciado nos machos, o que pode levar a variações no início da maturidade sexual (Golpo & López-Greco, 2018). Portanto, tanto o investimento no crescimento somático quanto os fatores ambientais, ecológicos e genéticos, juntamente com a maturação gonadal e a produção de células reprodutivas, podem influenciar a assincronia da maturidade sexual em ambos os sexos.

Ressaltamos que, embora tenhamos proposto algumas hipóteses biológicas sobre as diferenças no início da maturidade sexual morfológica, não descartamos a possibilidade de que os valores da maturidade sexual morfológica possam ser afetados pelo método de amostragem utilizado. Infelizmente, enfrentamos dificuldades significativas na coleta de espécimes de *K. attenboroughi* de fevereiro a julho, pois este período coincide com a estação chuvosa na região.

Isso resulta em um aumento significativo no fluxo de água nos locais de coleta, juntamente com uma grande quantidade de matéria em suspensão na água, o que dificulta a visualização dos espécimes. Como o método de análise da maturidade morfológica é influenciado pelo tamanho da população amostrada, a falta de amostragem contínua pode levar à não detecção de algumas mudanças na estrutura populacional, como recrutamento ou épocas de reprodução, durante as quais indivíduos menores e maiores são encontrados com mais frequência.

Dimorfismo sexual de tamanho e crescimento relativo

O dimorfismo sexual de tamanho em *K. attenboroughi* é caracterizado por um tamanho maior do quelípodo nos machos, enquanto as fêmeas são maiores em tamanho corporal e largura do pléon. Nos machos, o maior tamanho do quelípodo pode ser resultante da seleção sexual, pois machos com armas maiores são selecionados ao longo da evolução (Shine, 1989; Andersson, 1994; Lee, 1995). Além disso, o crescimento alométrico positivo dos quelípodos durante o estágio juvenil pode ser resultado desse tipo de seleção, já que machos com quelípodos maiores e mais robustos podem ter vantagem em disputas agonísticas, como observado nos machos do caranguejo da família Pseudothelphusidae, *F. ibiapaba*, durante amostragens de campo (Santos et al., 2023).

Os machos adultos de *K. attenboroughi* também utilizam seus quelípodos durante o cortejo e a cópula, tanto para realizar movimentos elaborados quanto para posicionar corretamente as fêmeas durante a fertilização (Nascimento et al., 2020). Além de proporcionar vantagens na reprodução, um quelípodo mais robusto em caranguejos Brachyura está diretamente relacionado ao sucesso em disputas agonísticas, seja por alimento, território ou fêmeas (Lee & Seed, 1992; Lee, 1995; Mariappan et al., 2000). Portanto, o tamanho maior do quelípodo e o maior gasto energético no crescimento relativo dessas estruturas estão fortemente ligados à biologia dos machos desta espécie, provavelmente conferindo vantagens biológicas e ecológicas aos machos com quelípodos maiores. Assim, uma alta taxa de crescimento dos quelípodos na fase juvenil é crucial para os machos de *K. attenboroughi*, proporcionando tamanhos maiores de quelípodos na fase adulta, resultando em maiores vantagens em eventos de reprodução.

O maior tamanho corporal e pléon nas fêmeas resulta da estratégia reprodutiva de alguns crustáceos de água doce, como os caranguejos de água doce, onde há um maior investimento energético na produção de ovos grandes, que eclodem em juvenis já em estágio avançado de desenvolvimento (Vogt, 2012). Em caranguejos da família Pseudothelphusidae, já foi revelado que o número de ovos e juvenis transportados está positivamente relacionado ao tamanho corporal das fêmeas (Wehrmann et al., 2010). Além disso, o crescimento alométrico positivo

da largura do pléon observado em fêmeas juvenis está presente antes da maturidade sexual morfológica, como observado em *F. ibiapaba* (Santos et al., 2023). No entanto, em nossos resultados, as fêmeas adultas de *K. attenboroughi* mostram alometria negativa no desenvolvimento da largura do pléon. Isso difere de *F. ibiapaba*, onde as fêmeas adultas mostram alometria positiva na largura do pléon (Santos et al., 2023). Em nossos resultados, acreditamos que a alometria negativa entre o pléon e o corpo nas fêmeas adultas de *K. attenboroughi* seja resultado de um maior investimento na produção de vitelo e ovócitos, resultando em menos investimento no crescimento somático após alcançar a maturidade sexual morfológica. Corroborando esta hipótese, a taxa de crescimento do quelípodo feminino também diminui após a maturidade sexual morfológica.

Heteroquelia e lateralidade

A heteroquelia é mais evidente nos machos de caranguejos de água doce, porém em algumas espécies, fêmeas também apresentam assimetria nos quelípodos, porém menos evidentes (Siegfried, 1972; Daniels, 2001; Scalici & Gherardi, 2008; Silva et al., 2014; Davanso et al., 2016; Pescinelli et al., 2019; Martineli-Filho et al., 2019; Silva & Nogueira, 2023; Nobre et al., 2024). Nossos resultados confirmam a heteroquelia em machos adultos e juvenis de *K. attenboroughi*, o que, junto com a importância do quelípodo maior para cortejo, cópula e eventos agonísticos, reforça a importância dessa estrutura para os machos. A heteroquelia em fêmeas juvenis, porém ausente em fêmeas adultas, pode estar relacionada ao processo de direcionamento de energia para o crescimento corporal e estruturas relacionadas à reprodução e proteção de ovos e juvenis. Além disso, a homoquelia em fêmeas adultas pode aumentar a taxa de alimentação, conforme observado por Mokhlesi et al. (2011) e Tina et al. (2015) em fêmeas de *Uca sindensis* (ALCOCK, 1900) e *Uca bengali* CRANE, 1975, respectivamente. Adicionalmente, fêmeas de *K. attenboroughi* têm uma taxa de forrageio maior que os machos (Nascimento et al., 2019). Acreditamos que a homoquelia em fêmeas adultas seja uma estratégia para aumentar seu sucesso na obtenção de alimentos durante o forrageamento.

Até o momento, em caranguejos de água doce, a lateralidade do quelípodo maior tem mostrado uma forte tendência para destreza (Siegfried, 1972; Daniels, 2001; Scalici & Gherardi, 2008; Silva et al., 2014; Davanso et al., 2016; Pescinelli et al., 2019; Martineli-Filho et al., 2019; Silva & Nogueira, 2023; Nobre et al., 2024). Essa preferência pela lateralidade do quelípodo maior pode surgir de diferenças na frequência de uso, bem como de predisposição genética (Ladle & Todd, 2006). Em termos de funcionalidade, Masunari et al. (2015) observaram que um quelípodo maior originalmente destro do caranguejo *Portunus trituberculatus* (MIERS, 1876) exerce maior força mecânica do que um quelípodo lateralmente sinistro originado de uma

reversão de lateralidade. Perez et al. (2015) notaram que a lateralidade pode afetar comportamentos, bem como os resultados de disputas agonísticas no caranguejo violinista *Uca mjoebergi* (RATHBUN, 1924). Em relação à alimentação, Shigemiya (2003) encontrou que a lateralidade destra do Xanthidae *Eriphia smithii* MACLEAY, 1838 contribui para uma maior eficiência na predação do caracol *Planaxis sulcatus* (BORN, 1778). No entanto, todos esses estudos foram conduzidos com espécies marinhas, destacando a necessidade de pesquisas que investiguem os efeitos da lateralidade e sua origem em caranguejos de água doce, com o objetivo de esclarecer as reais implicações da lateralidade do quelípodo maior nesse grupo, assim como em *K. attenboroughi*. Por fim, a presença de uma parcela de indivíduos portando lateralidade canhota, pode ser resultado do processo de reversão de heteroquelia após a autotomia do quelípodo direito, assim como ocorre no siri *Portunus trituberculatus* (MIERS, 1876) (Masunari et al., 2015b). Nesse caso, essa parcela de caranguejos canhotos seria originalmente destra.

REFERÊNCIAS

- Acevedo-Alonso, A., & Cumberlidge, N. (2021). Conservation Status of the Neotropical Mountain Freshwater Crabs (Pseudothelphusoidea). *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation*, 564-589 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00091-x>
- Alcock, A. (1900). Materials for a Carcinological Fauna of India. No. 6. The Brachyura Catametopa or Grapsoidea. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 69, 280-456.
- Alencar, C. E. R. D., Lima-Filho, P. A., Molina, W. F., & Freire, F. A. M. (2014). Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucridae) accessed through geometric morphometric. *The Scientific World Journal*, 2014, 1-8, Article ID 206168. <https://doi.org/10.1155/2014/206168>
- Almeida, P. R., Silva, L. N., & Shinozaki-Mendes, R. A. (2019). Reproductive biology of the freshwater crab *Goyazana castelnaui* (Brachyura: Trichodactylidae) in a semiarid region of Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 64(1), 1-9. <https://doi.org/10.1080/07924259.2019.1655104>
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Araújo, J. G., Nascimento, W. M., Martins, C. A., Nobre, P. H., & Pinheiro, A. P. (2022). An observational record of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016 (Decapoda, Pseudothelphusidae), an endemic species from the Chapada do Araripe, southern Ceará, Brazil. *Check List*, 18(2), 363-367. <https://doi.org/10.15560/18.2.363>
- Bandral, M., Gupta, K., & Langer, S. (2015). Morphometric studies of fresh water crab, *M. masoniana* from lower reaches of river Chenab (Gho-manhasan) Jammu, J&K (North India). *International Journal of Recent Scientific Research*, 6, 7209-7214.
- Born, I. V. (1778). Index rerum naturalium Musei Cæsarei Vindobonensis. Pars I.ma. Testacea. Verzeichniß der natürlichen Seltenheiten des k. k. Naturalien Cabinets zu Wien. Erster Theil. Schalthiere. [1-40], 1-458, [1-82]. Vindobonae [Vienna]; (Kraus)., available online at <http://www.biodiversitylibrary.org/item/43890> page(s): 251-252 [details].
- Cock, A. G. (1966). Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *The Quarterly Review of Biology*, 41(2), 131-190. <https://doi.org/10.1086/404940>
- Colpo, K. D., & López-Greco, L. S. (2018). Dynamics of energy reserves and the cost of reproduction in female and male fiddler crabs. *Zoology*, 126, 11-19. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.01.004>
- Cordeiro, G. S. A. (2014). COMPORTAMENTO AGONÍSTICO DE MACHOS DE *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016, SOB CONDIÇÕES DE LABORATÓRIO [Unpublished doctoral dissertation]. Universidade Regional do Cariri.

Crane, J. (1975). *Fiddler crabs of the world*. Ocypodidae: genus *Uca*: 1-736. Princeton University Press.

Cumberlidge, N., Alvarez, F., & Villalobos, J. L. (2014). Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. *ZooKeys*, (457), 133. <https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6598>

Daniels, S. R. (2001). Allometric Growth, Handedness, and Morphological Variation in *Potamonautes warreni* (Calman, 1918) (Decapoda, Brachyura, Potamonautidae) with a Redescription of the Species. *Crustaceana*, 74(3), 237–253. <https://doi.org/10.1163/156854001505488>

Davanso, T. M., Taddei, F. G., Hirose, G. L., & COSTA, R. C. (2016). Sexual maturity, handedness and sexual dimorphism of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in Southeastern Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42(2), 269-279. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2016v42n2p269>

Fadlaoui, S., Mahjoub, M., El Asri, O., & Melhaoui, M. (2019). Allometric growth of the freshwater crab *Potamon algeriense* (Bott, 1967) (Decapoda, Brachyura, Potamidae) in oued Zegzel, a mountain stream, in the northeast of Morocco. *International Journal of Zoology*, 2019, Article ID 5168639. <https://doi.org/10.1155/2019/5168639>

Hartnoll, R. G. (1974). Variation in Growth Pattern between Some Secondary Sexual Characters in Crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, 27(2), 131–136. <http://www.jstor.org/stable/20102127>

Hartnoll, R. G. (2001). Growth in Crustacea twenty years on. In Paula, J. P. M., Flores, A. A. V., & Fransen, C. H. J. M (Eds.), *Advances in Decapod Crustacean Research: Proceedings of the 7th Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranea, held at the Faculty of Sciences of the University of Lisbon, Portugal, 6–9 September 1999*. Springer Netherlands, (pp. 111-122). Springer Netherlands.

Herrera, D. R., Davanso, T. M., Costa, R. C., & Taddei, F. G. (2013). The relative growth and sexual maturity of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* (Brachyura, Trichodactylidae) in the northwestern region of the state of São Paulo. *Iheringia. Série Zoologia*, 103, 232-239. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212013000300004>

Hines, A. H. (1982). Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69, 309-320. <https://doi.org/10.1007/BF00397496>

Hope, A. C. (1968). A simplified Monte Carlo significance test procedure. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 30(3), 582-598. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1968.tb00759.x>

Juanes, F., Lee, K. T., McKnight, A., & Kellogg, K. (2008). Claw allometry in green crabs, *Carcinus maenas*: heterochely, handedness, and sex. *Marine Biology*, 153, 523-528. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0826-6>

Kalate, A., Keikhosravi, A., Naderloo, R., Hajjar, T., & Schubart, C. D. (2017). Morphometric characterization of the freshwater crab *Potamon elbursi* Pretzmann, 1962 in the Caspian Sea and Namak Lake hydrographic systems. *Journal of Crustacean Biology*, 38(1), 91-100. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/rux090>

Ladle, R. J., & Todd, P. A. (2006). A developmental model for predicting handedness frequencies in crabs. *Acta Oecologica*, 30(3), 283-287. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.06.004>

Lee, S. Y. (1995). Cheliped size and structure: the evolution of a multi-functional decapod organ. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193(1-2), 161-176. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00116-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00116-6)

Lee, S. Y., & Seed, R. (1992). Ecological implications of cheliped size in crabs: some data from *Carcinus maenas* and *Liocarcinus holsatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 84(2), 151–160. <http://www.jstor.org/stable/24829550>

Lim, S. S., Hew, G. M., & Yong, A. Y. (2015). Constraints imposed by the major cheliped on burrow construction in the male fiddler crab, *Uca Annulipes*. *Journal of Crustacean Biology*, 35(2), 149-154. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002306>

Lima, D. J. M., Cobo, V. J., Alves, D. F. R., Barros-Alves, S. D. P., & Fransozo, V. (2012). Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 57(2), 105-112. <https://doi.org/10.1080/07924259.2012.689263>

Macleay, W. S. (1838). On the Brachyurous Decapod Crustacea brought from the Cape by Dr. Smith. In: Smith A (ed) Illustrations of the zoology of South Africa. Smith, Elder & Co., London, pp 53–71, pls 52–53.

Magalhães, C. (2003a). The occurrence of freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae, Trichodactylidae) in the Rio Xingu, Amazon Region, Brazil, with description of a new species of Pseudothelphusidae. *Amazoniana*, 17(3/4), 377-386.

Magalhães, C. (2003b). Brachyura: Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. In Melo, G.A.S. (Ed.), *Manual de Identificação dos Crustáceos Decápodos de Água Doce Brasileiros* (pp. 143-297), Edições Loyola.

Magalhães, C. (2016). Avaliação dos pseudotelfusídeos (Decapoda: Pseudotelfusidae. In Pinheiro, M.A.A. & Boos, H. (Eds.), *Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014* (pp. 325-336). Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC.

Mansur, C. D. B., Hebling, N. J., & Souza, J. A. D. (2005). Relative growth of *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 and *Sylviocarcinus australis* Magalhães and Turkey, 1996 (Decapoda: Trichodactylidae) at Pantanal of Paraguay River, Porto Murtinho Mato Grosso do Sul. *B. Inst. Pesca*, 31(2), 103-107.

Mariappan, P., Balasundaram, C., & Schmitz, B. (2000). Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of biosciences*, 25, 301-313. <https://doi.org/10.1007/BF02703939>

Marochi, M. Z., Costa, M., Leite, R. D., Da Cruz, I. D. C., & Masunari, S. (2018). To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenetic allometry in two Sesarmidae species (Crustacea: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(2), 473-486. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000048>

Martinelli Filho, J. E., Dos Santos, T. M. T., Petracco, M., De Lima-Gomes, R. C., & Magalhães, C. U. (2019). Heterochely and laterality in *Kingsleya castrensis* Pedraza, Martinelli-Filho & Magalhães, 2015 (Decapoda, Pseudothelphusidae). *Crustaceana*, 92(4), 415-427. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003890>

Masunari, N., Hiro-Oku, M., Dan, S., Nanri, T., Kondo, M., Goto, M., Yoshitake, T., & Saigusa, M. (2015). Chela asymmetry in a durophagous crab: predominance of right-handedness and handedness reversal is linked to chela size and closing force. *Journal of Experimental Biology*, 218(22), 3658-3670. <https://doi.org/10.1242/jeb.120196>

Miers, E. J. (1876). XXII.—Descriptions of some new species of Crustacea, chiefly from New Zealand. *Annals and Magazine of Natural History*, 17(99), 218–229. <https://doi.org/10.1080/00222937608681934>

Mokhlesi, A., Kamrani, E., Backwell, P., & Sajjadi, M. (2011). Sexual differences in foraging behavior of fiddler crab, *Uca sindensis* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of the Persian Gulf*, 2(6), 37-44. <http://jpg.inio.ac.ir/article-1-47-en.html>

Nascimento, C. A., Nascimento, W. M., Lima, L. S., Araújo, J. G., & Pinheiro, A. P. (2020). Mating behavior of the freshwater crab *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro and Santana, 2016 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Nauplius*, 28, e2020035. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2020035>

Nascimento, C. A., Nascimento, W. M., Santos Lima, L., Macêdo, R. S., Alves Filho, F. M., & Pinheiro, A. P. (2019). Behavioral repertoire of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro and Santana 2016 (Crustacea Brachyura) under laboratory conditions. *Ethology Ecology & Evolution*, 32(3), 227-236. <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1693431>

Nobre, P. H. P., do Nascimento, W. M., Martins, C. A. M., de Araújo, J. G., Pinheiro, A. P., Silva, J. R. F., & dos Santos, L. C. (2024). Heterochely and laterality in *Fredius ibiapaba* Santos, Tavares, Silva, Cervini, Pinheiro and Santana, 2020 (Decapoda: Brachyura:

Pseudothelphusidae), endemic species from the Ibiapaba plateau, Northeast Brazil. *Journal of Natural History*, 57(45-48), 2114-2125. <https://doi.org/10.1080/00222933.2023.2285482>

Ng, P. K., & Tan, L. W. (1985). Right Handedness' in *Heterochelous Calappoid* and Xanthoid Crabs: Suggestion for a Functional Advantage. *Crustaceana*, 49(1), 98-100. <https://www.jstor.org/stable/20104068>

Parvizi, E., Naderloo, R., Keikhosravi, A., & Schubart, C. D. (2017). Life history traits and patterns of sexual dimorphism in the freshwater crab *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1809) (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from the western Alborz Mountains, Iran. *The Journal of Crustacean Biology*, 37(3), 323-331. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/rux029>

Pedraza, M., Martinelli-Filho, J. E., & Magalhães, C. (2015). A new species of *Kingsleya* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from the Xingu River and range extension for *Kingsleya junki*, freshwater crabs from the southern Amazon basin. *Zoologia (Curitiba)*, 32, 41-46. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702015000100006>

Perez, D. M., Heatwole, S. J., Morrell, L. J., & Backwell, P. R. Y. (2015). Handedness in fiddler crab fights. *Animal behaviour*, 110, 99-104. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.012>

Pescinelli, R. A., Mantelatto, F. L., & Costa, R. C. (2019). Population features, sexual dimorphism and handedness of the primary freshwater crab *Trichodactylus cf. fluviatilis* (Brachyura: Trichodactylidae) from southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 64(2), 95-105. <https://doi.org/10.1080/07924259.2019.1699176>

Pescinelli, R. A., Pantaleão, J. A. F., Davanzo, T. M., & Costa, R. C. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) from west central São Paulo State, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 58(2), 108-114.. <https://doi.org/10.1080/07924259.2013.849294>

Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2016). A new and endangered species of *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4171(2), 365-372. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4171.2.9>

Pralon, B. G. N., Pinheiro, J. S., Damasceno, V. E. S., Cavalcante, J. G. F., & Alves, D. F. R. (2018). Relative growth and onset of morphological sexual maturity of the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* in a river of the Caatinga of northeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 63(1), 23-29. <https://doi.org/10.1080/07924259.2018.1513874>

Pralon, B., Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2020). New species of freshwater crab genus *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Piauí, northeastern Brazil. *Nauplius*, 28, e2020021. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2020021>

R Development Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <https://www.rproject.org/>. Accessed on 02 November 2020.

Rathbun, M.J. (1924). *Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish scientific expeditions to Australia 1910-1913*. 37. *Brachyura, Albuneidae and Porcellanidae*. Arkiv för Zoologi.

Rios, D. P., Damasceno, V. E. S., Alves, D. F. R., Souto, W. M. S., & Pralon, B. G. N. (2022). Seasonal variation in population structure and sexual maturity of *Sylviocarcinus pictus* (Decapoda: Trichodactylidae) in a Neotropical intermittent river. *International Journal of Limnology*, 58, 5. <https://doi.org/10.1051/limn/2022007>

Santos, L. C., Nascimento, W. M., Alencar, D. R., Pinheiro, A. P., & Feitosa Silva, J. R. (2023). Onset of morphological sexual maturity, sexual dimorphism and relative growth of the freshwater crab *Fredius ibiapaba* (Decapoda, Pseudothelphusidae) from a humid enclave area of Northeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 1-9. <https://doi.org/10.180/07924259.2023.2238668>

Santos, L. C., Tavares, M., Silva, J. R., Cervini, M., Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2020). A new species of freshwater crab genus *Fredius* Pretzmann, 1967 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from a naturally isolated orographic forest enclave within the semiarid Caatinga in Ceara, northeastern Brazil. *PeerJ*, 8, e9370. <https://doi.org/10.7717/peerj.9370>

Scalici, M., & Gherardi, F. (2008). Heterochely and handedness in the river crab, *Potamon potamios* (Oliver, 1804) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 81(4), 507-511. <http://www.jstor.org/stable/20111412>

Silva, T. R. D., Rocha, S. S. D., & Costa Neto, E. M. (2014). Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 31, 20-27. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000100003>

Silva, A. R., & Nogueira, C. S. (2023). From color to shape: ontogenetic shifts in traits of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* (Brachyura: Trichodactylidae). *Canadian Journal of Zoology*, 101(8), 658-671. <https://doi.org/10.1139/cjz-2023-0039>

Shigemiya, Y. (2003). Does the handedness of the pebble crab *Eriphia smithii* influence its attack success on two dextral snail species?. *Journal of Zoology*, 260(3), 259-265. <https://doi.org/10.1017/S095283690300373X>

Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly review of biology*, 64(4), 419-461. <https://doi.org/10.1086/416458>

Siegfried, W. R. (1972). Handedness in the cape river crab *Potamon perlatum* (M. Edw.). *South African Journal of Science*, 68(4), 103-104.

Silva, T. R. D., Rocha, S. S. D., & Costa Neto, E. M. (2014). Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 31, 20-27. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702014000100003>

Tina, F. W., Jaroensutasinee, M., & Jaroensutasinee, K. (2015). Effects of sexual dimorphism and body size on feeding behaviour of the fiddler crab, *Uca bengali* Crane, 1975. *Crustaceana*, 88(2), 231-242. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003405>

Torrejon-Magallanes, J. (2019). sizeMat: Estimate Size at Sexual Maturity. R package version 1.1.0. Available at <https://CRAN.R-project.org/package=sizeMat>. Accessed on 28 May 2020.

Venâncio, F. A., & Leme, M. H. D. A. (2010). The freshwater crab *Trichodactylus petropolitanus* (Goeldi, 1886) (Decapoda, Trichodactylidae) associated with roots of *Hedychium coronarium* Koenig (Zingiberaceae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5(4), 501-501.

Vogt, G. (2012). Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews*, 88(1), 81-116. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00241.x>

Wehrtmann, I. S., Magalhães, C., Hernáez, P., & Mantelatto, F. L. (2010). Offspring production in three freshwater crab species (Brachyura: Pseudothelphusidae) from the Amazon region and Central America. *Zoologia (Curitiba)*, 27, 965-972. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000600019>

Williner, V., Torres, M. V., Carvalho, D. A., & König, N. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *ZooKeys*, (457), 159. <https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6821>

Yeo, D. C., Ng, P. K., Cumberlidge, N., Magalhaes, C., Daniels, S. R., & Campos, M. R. (2008). Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Freshwater animal diversity assessment*, 275-286. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9023-3>

Zar, J.H. (2010). *Biostatistical Analysis* (5nd Ed.). Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River.

ARTIGO 2: Variações na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce em crítico risco de extinção e endêmico da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil



Autores: Carlos Antonio Muniz Martins, Allysson Pontes Pinheiro & Carlos Eduardo Roca Duarte Alencar

Artigo 2: Variações na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* (Decapoda, Pseudothelphusidae): Um caranguejo de água doce em crítico risco de extinção e endêmico da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil

Carlos Antonio Muniz Martins, Allysson Pontes Pinheiro & Carlos Eduardo Rocha
Duarte Alencar

RESUMO

A variação da forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* foi avaliada frente ao dimorfismo sexual, alometria ontogenética e variação populacional. *Kingsleya attenboroughi* é uma espécie de caranguejo de água doce, em crítico risco de extinção e endêmica da Chapada do Araripe. A coleta de dados foi feita através de busca ativa realizada em três populações, sem a necessidade de eutanasiar os espécimes para obter os dados. Para representar a forma corporal de *K. attenboroughi*, *landmarks* foram distribuídos ao longo da face externa da carapaça. Como resultado, evidenciamos dimorfismo sexual de forma precoce, assim como também dimorfismo sexual de forma nos adultos. Fêmeas de ambas as ontogenias apresentam margem posterior mais expandidas que os machos, e isso provavelmente está ligado a um maior sucesso reprodutivo. Já os machos de ambas as ontogenias apresentam margens laterais mais dilatadas que as fêmeas, principalmente na região branquial, o que pode resultar em uma maior capacidade de obtenção de oxigênio que as fêmeas. A alometria ontogenética e caracterizada por um expressivo efeito do tamanho sobre a forma com conservação da forma corporal da fase juvenil para a adulta que pode estar relacionada a mesma ocupação de micro-habitat por adultos e juvenis o que levaria a pressões seletivas similares, ou a desvio energético para estruturas corporais mais susceptíveis as implicações da seleção natural e sexual. Quando levado em consideração as variações intrasexuais, machos de ambas as populações diferem em forma corporal, assim como as fêmeas, porém quando desconsideramos as variações intrasexuais, a populações do Arajara difere do Cocos e Gameleira, porem essas ultimas não variam entre si. Essas populações podem ser resultantes da adaptação às diferentes condições ambientais em que cada população provavelmente está sujeita, assim como também podem ser provenientes de barreiras geográficas e consequente isolamento genético. Não descartamos a hipótese de que *K. attenboroughi* seja uma espécie críptica o que na verdade possa vir se tratar de uma nova

espécie. Nossos resultados ampliam o conhecimento sobre *K. attenboroughi* assim como também podem ser usados para futuros planos de manejo e conservação da espécie.

Palavras-chave: Caranguejos neotropicais, dimorfismo sexual de forma, alometria ontogenética, variação populacional, Semiárido brasileiro.

INTRODUÇÃO

A família Pseudothelphusidae RATHBUN, 1893 é composta por caranguejos de água doce que ocupam uma ampla variedade de habitats aquáticos na região Neotropical, desde pequenos riachos a ambientes de alta altitude (Campos, 2014; Acevedo-Alonso & Cumberlidge, 2021). Esses crustáceos desempenham papéis ecológicos importantes, atuando como detritívoros e predadores, contribuindo para a ciclagem de nutrientes e o equilíbrio das cadeias alimentares dos ambientes em que estão inseridos (Cumberlidge et al., 2009; Campos, 2014; Magalhães et al., 2016; Acevedo-Alonso & Cumberlidge, 2021).

Embora a família Pseudothelphusidae seja bem representada em termos de número de espécies (Acevedo-Alonso & Cumberlidge, 2021), muitos aspectos da biologia, ecologia e comportamento desses caranguejos permanecem pouco estudados. Desse modo, investigações morfométricas se tornam cruciais para a compreensão da evolução e adaptação dos Pseudothelphusidae, bem como para a conservação das espécies, muitas das quais estão ameaçadas por atividades humanas como fragmentação de habitat, poluição e mudanças climáticas (Acevedo-Alonso & Cumberlidge, 2021).

Kingsleya attenboroughi PINHEIRO & SANTANA, 2016 apresenta distribuição restrita a córregos da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil, onde suas áreas de ocorrências se mostram impactadas pela atividade humana (Pinheiro & Santana, 2016; Araújo et al., 2022; Lima et al., no prelo). A distribuição restrita e os impactos antrópicos causados nas áreas de ocorrência são fatores geram um arcabouço poderoso de ameaça para *Kingsleya attenboroughi* (Pinheiro & Santana, 2016; Araújo et al., 2022) que em avaliação recente indicam risco crítico de extinção (Lima et al., no prelo). Recentemente, uma avaliação de tamanho corporal reportou o dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, alometria ontogenética, heteroquelia e lateralidade, revelando informações cruciais para um futuro plano de manejo ou conservação da espécie (Martins et al., Artigo 1). Até o momento, na literatura, nenhuma informação foi relatada para a

forma corporal de *K. attenboroughi* através de técnicas morfométricas, assim como para quaisquer taxa de Pseudotherphusidae, o que resulta em uma lacuna de informações biológicas e ecológicas sobre a espécie ou a família.

Variações na forma corporal podem ser advindas de diversos fenômenos. O dimorfismo sexual de forma refere-se a diferenças na forma corporal, ou de outras estruturas sexuais secundárias, entre machos e fêmeas de uma mesma espécie (Ralls & Mesnick, 2009; Mori et al., 2022). Essas diferenças podem resultar de pressões seletivas distintas enfrentadas por cada sexo, como a seleção sexual e a seleção natural, que promovem adaptações específicas (Anderson, 1982; Slarkin, 1983; Hedrick & Temeles, 1989; Frayer, 1985; Ralls & Mesnick, 2009; Mori et al., 2022).

Além do dimorfismo sexual de forma, a alometria ontogenética também desempenha um papel crucial na morfologia das espécies (Klingenberg, 1996; 1998). Alterações na forma corporal ao longo das diferentes fases do ciclo de vida são comuns e frequentemente refletem adaptações às mudanças nas necessidades ecológicas e biológicas em diferentes estágios de desenvolvimento (Cock, 1966; Gould, 1966; Klingenberg, 1996).

A variação morfológica entre populações é outra fonte fundamental de variação fenotípica que pode ser influenciada por fatores ambientais, genéticos e comportamentais (Fordyce, 2006; Sotka, 2012). Populações de uma mesma espécie que habitam diferentes locais podem desenvolver variações morfológicas como resposta adaptativa às condições locais (Ex: Rufino et al., 2006). Essas variações podem ocorrer devido à deriva genética, fluxo gênico, e seleção natural, refletindo a plasticidade fenotípica e a capacidade adaptativa da espécie (Fordyce, 2006; Scheiner, 1993; Pigliucci, 2005; Chevine & Hoffmann, 2017; Sommer, 2020).

Diante das informações supracitadas, nosso objetivo é avaliar a forma corporal de *K. attenboroughi* frente ao dimorfismo sexual de forma, a alometria ontogenética e a variação populacional.

METODOLOGIA

Locais de coleta

Os dados utilizados em nosso estudo foram obtidos em campanhas amostrais realizadas nas três localidades de ocorrência de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016: Distrito de Arajara (07°20'15.73"S, 039°23'44.07"W) e Sítio Cocos (07°22'30.91"S, 039°16'23.92"W) no município de Barbalha, Ceará, Brasil; e Gameleira (07°23'27.71"S, 039°12'45.80"W) no município de Missão Velha, Ceará, Brasil (Figura 1).

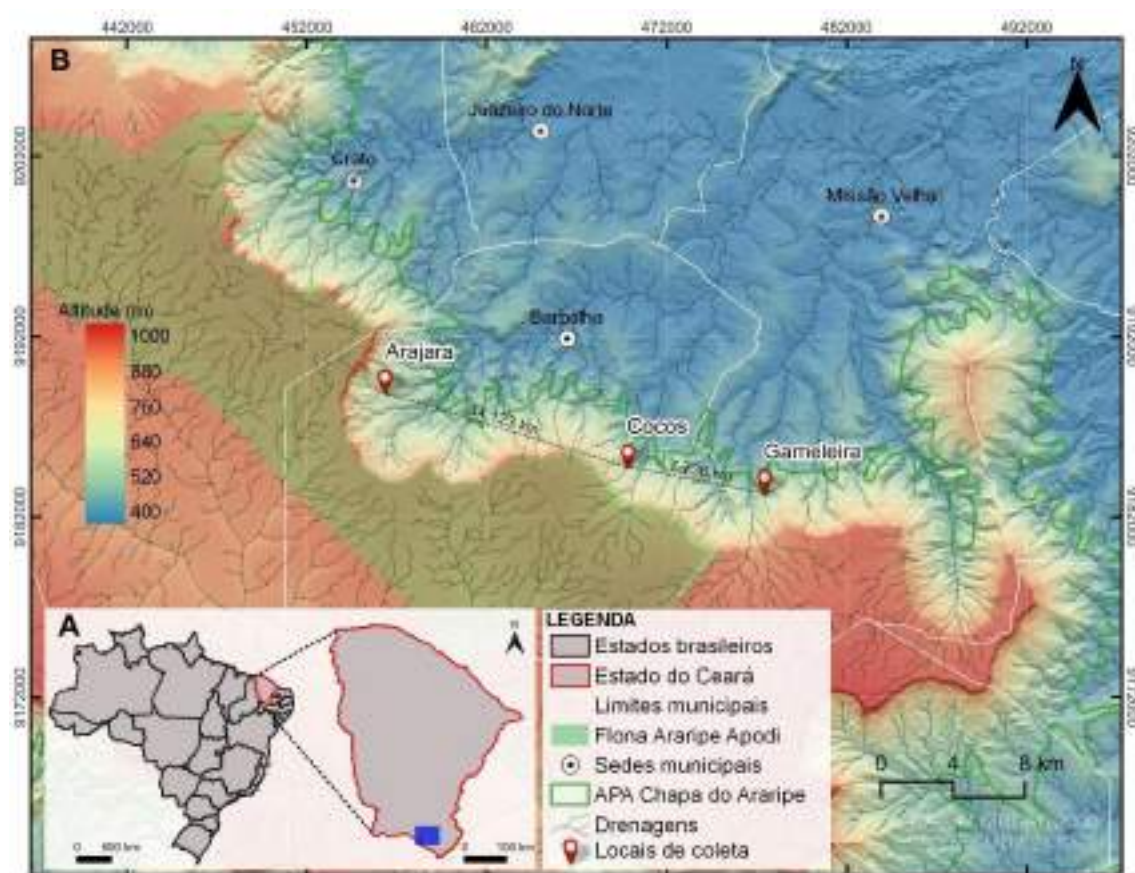


Figura 1: Mapa hipsométrico mostrando os locais de coleta de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA 2016 na Chapada do Araripe. A: Brasil, com ênfase no estado do Ceará. No estado do Ceará, destaque para a área de estudo em azul. B: Área de estudo com os locais de coletas.

Amostragem

Capturamos indivíduos de *K. attenboroughi* por método de busca ativa, sempre durante a noite, por serem mais ativos neste período (Nascimento et al., 2019, 2020;

Araújo et al., 2022; Lima et al., no prelo). Após a captura, o sexo de cada indivíduo foi identificado pela presença de gonópodos nos machos, e pleópodes nas fêmeas (Magalhães, 2003). Cada caranguejo foi acondicionado, individualmente, em potes plásticos contendo água do local de coleta e uma ficha de identificação com um código específico para cada indivíduo capturado. Posteriormente, encaminhamos os indivíduos a uma estação fixa para processo de crioanestesia. Nessa etapa, cada caranguejo foi colocado individualmente em caixa térmica com gelo, sendo monitorado em intervalos de 60 segundos, até ser constatada a sua imobilidade parcial ou total. Indivíduos com quaisquer danos na carapaça foram liberados imediatamente após a captura, para evitar estresse causado pela crioanestesia em indivíduos que não seriam utilizados nas análises.

Aquisição dos dados

Após o indivíduo apresentar imobilidade, realizamos a mensuração da largura da carapaça, com auxílio de paquímetro digital (precisão de 0,01 mm). Esses valores foram utilizados para classificar cada indivíduo em juvenil ou adulto, conforme valores de início da maturidade sexual morfológica de cada sexo estimados por Martins et al. (Artigo 1). Em seguida, foram obtidas imagens digitalizadas da região dorsal da carapaça. O processo de aquisição das imagens foi realizado por um único pesquisador, utilizando sempre a mesma configuração e equipamento. Para obtenção das imagens, foi utilizada uma câmera digital Canon PowerShot SX50 HS (12 MP) acoplada a mesa estativa. A distância focal, distância entre a lente e o objeto de estudo, de 25 cm foi padronizada para todos os indivíduos. Toda imagem foi composta por régua milimétrica, para futuro escalonamento dos pixels, e ficha contendo código de identificação do indivíduo. Não utilizamos zoom óptico ou digital durante a obtenção das imagens.

Por se tratar de uma espécie que apresenta risco crítico de ameaça de extinção (Lima et al., no prelo), após a obtenção das imagens, e constatação de passagem do efeito parcial ou total da crioanestesia, devolvemos os indivíduos no mesmo local que foram encontrados. Para isso, após a captura de cada indivíduo, foram fincadas bandeiras de identificação no local de coleta de cada indivíduo, e com base no código de identificação correspondente ao indivíduo, devolvemos ao mesmo local em que foi capturado.

Para a obtenção da forma de *K. attenboroughi* foram criados arquivos tps, a partir das imagens digitalizadas, com a utilização do software tpsUtil 1.78 (Rohlf, 2019). Em

seguida, no software tpsDig2 2.32 (Rohlf, 2021), apenas um pesquisador digitalizou 8 *landmarks* do tipo I (justaposição de tecidos, à base inserção de estruturas, ou comissuras laterais ou transversais) e tipo II (curvaturas máximas e mínimas de uma estrutura) e 16 *landmarks* do tipo III ou *semi-landmarks* (*Landmaks* que são obtidos a partir de *landmarks* do tipo I e II) (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2012), ambos bidimensionais na margem dorsal da carapaça (Tabela 1; Figura 2A). A digitalização dos *landmarks* seguiu o conceito de objeto simétrico (Klingenberg et al., 2002). Ressaltamos que *K. attenboroughi* apresenta região dorsal praticamente lisa, sem ornamentações e com regiões sem marcações profundas (Pinheiro & Santana, 2016), portanto, a digitalização de *landmarks* em regiões interiores a carapaça foi dificultada. Dessa forma, apenas digitalizamos *landmarks* nas margens do dorso da carapaça.

LANDMARKS	DESCRIÇÃO
1/5	Ângulo orbital interno;
2/6	Extremidade do dente pós-orbital;
3/7	Extremidade distal do sulco cervical na região posterolateral;
4/8	Curvatura máxima da extremidade lateral da região metabranquial;
9/17	Margem antero-lateral;
10/18	Margem antero-lateral;
11/19	Margem antero-lateral;
12/20	Margem pósterio-lateral;
13/21	Margem pósterio-lateral;
14/22	Margem pósterio-lateral;
15/23	Margem posterior;
16/24	Margem posterior.

Tabela 1: Descrição dos *landmarks* (1 a 8) e *semi-landmarks* (9 a 24) usados para representar a forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016.

As coordenadas de *semi-landmarks* foram obtidas com o uso da ferramenta *Draw background curves* do software tpsDig2 2.32 (Rohlf, 2021). Com isso, digitalizamos uma curva sobre a margem da estrutura desejada e posteriormente essa curva foi reamostrada para distribuir *semi-landmarks* equidistantemente (Figura 2A). Esse método foi aplicado

para obter 8 *semi-landmarks* entre os *landmarks* 3 e 4, e 8 *semi-landmarks* entre os *landmarks* 7 e 8 (Figura 2A). Os arquivos tps contendo as curvas com *semi-landmarks* equidistantes foram convertidas em *landmarks* através da função *Append tps curve to landmarks* do software tpsUtil (Rohlf, 2019) (Figura 2B).

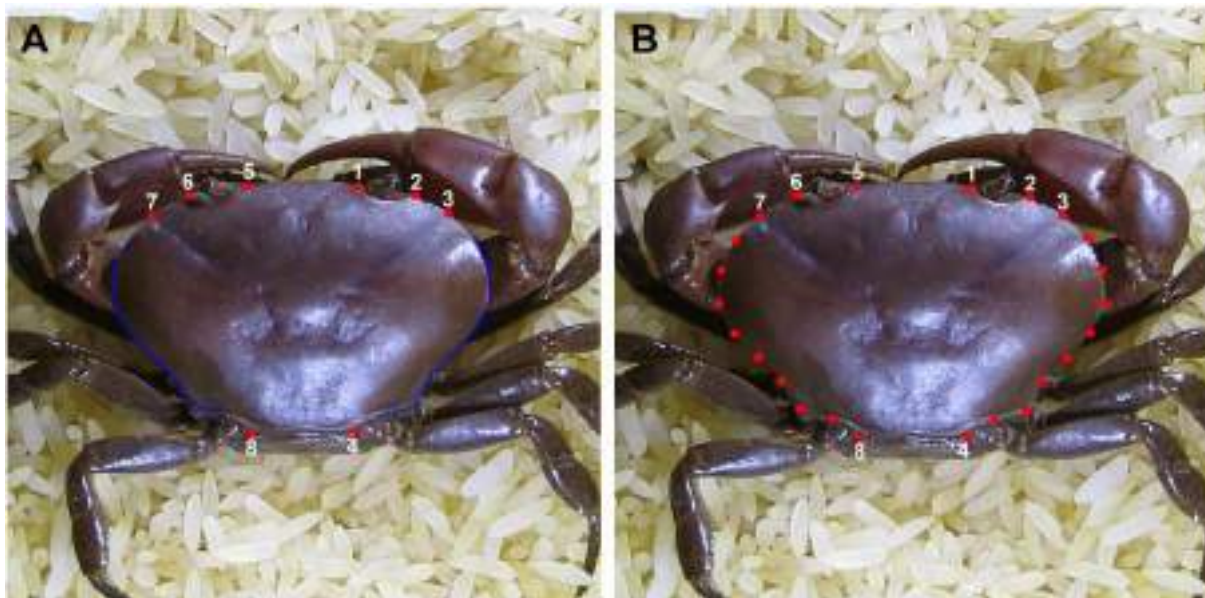


Figura 2: Processo de obtenção dos *landmarks* e *semi-landmarks* para representar a forma de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A: Seleção de *landmarks* (pontos vermelhos com numeração) e processo de obtenção das curvas de *semi-landmarks* (linhas azuis); B: *Landmarks* (pontos vermelhos com numeração) e *semi-landmarks* convertidos em *landmarks* (pontos vermelhos sem numeração) após a conversão da curva.

Análise de forma corporal

Inicialmente, a Análise Generalizada de Procrustes (GPA) para controlar os efeitos associados ao posicionamento, escalonamento e rotação (Rohlf & Slice 1990; Dryden & Mardia, 1998). A GPA cria dois componentes de variação da forma: o componente simétrico e o componente assimétrico (Klingenberg et al., 2002). Aqui descartamos o componente assimétrico, porque não consideramos avaliar assimetria flutuante ou direcional na forma corporal da espécie (Klingenberg et al., 2002). Portanto, apenas o componente simétrico foi utilizado nas análises subsequentes (Klingenberg et al., 2002).

Realizamos testes de medidas de erro de captura das imagens (ErroF), e de digitalização dos *landmarks* (ErroL) através de Procrustes ANOVA (Klingenberg &

McIntyre 1998), e comparamos se os valores médios dos quadrados (MS) para as variações naturais investigadas no presente estudo (Sexo, ontogenia, população e grupo) são maiores que o erro de captura das imagens e de digitalização dos *landmarks* conforme proposto por Mendes et al. (2022). Nos valores individuais resultantes da Procrustes ANOVA aplicamos uma Regressão multivariada de forma vs. tamanho do centróide, afim de controlar os efeitos de alometria, assim como proposto por Alencar et al. (2014). Os resultados da Regressão foram inspecionados afim de saber a influência do tamanho sobre a forma. Utilizamos os dados residuais da regressão nas análises subsequentes, conforme procedimentos utilizados por Alencar et al. (2014).

Uma matriz de covariância foi gerada com os dados residuais da Regressão e sobre essa matriz, a Análise de Componentes Principais (PCA) (Jolliffe, 2002) foi aplicada para observar tendências de ordenamento dos dados entre machos e fêmeas, adultos e juvenis, e por população. As variações na forma corporal em torno dos valores dos componentes principais foram avaliadas. O dimorfismo sexual de forma, alometria ontogenética e diferença populacional, foram avaliados através de testes multivariados com permutação ($n = 10.000$) (Timm, 2002). Realizamos Análise de Variáveis Canônicas (CVA) (Albrecht, 1980) sobre os resíduos da Regressão para observar diferenças estatísticas entre os grupos analisados (espécimes vs. ontogenia, espécimes vs. sexo, espécimes vs. população e sexo vs. população). As variações na forma corporal em torno dos valores das variáveis canônicas também foram avaliadas. As variações na forma corporal entre os sexos, ontogenias e entre as populações, foram observadas através de Análise de Função Discriminante (DFA) (Timm, 2002) aplicada sobre os resíduos da Regressão. Utilizamos a matriz de validação cruzada da DFA para avaliar o percentual de classificação correta. Por fim, observamos as variações na forma corporal entre os grupos, através de gráficos do tipo *Wireframe* (Klingenberg, 2002).

Todas as análises foram realizadas no software MorphoJ 1.08 (Klingenberg, 2011). O valor de significância estatísticas base utilizado foi de 5% (Zar, 2010), e para descrever as variações na forma, seguimos o mapa de posicionamento dos *landmarks* nas regiões, como mostrado na figura 3.

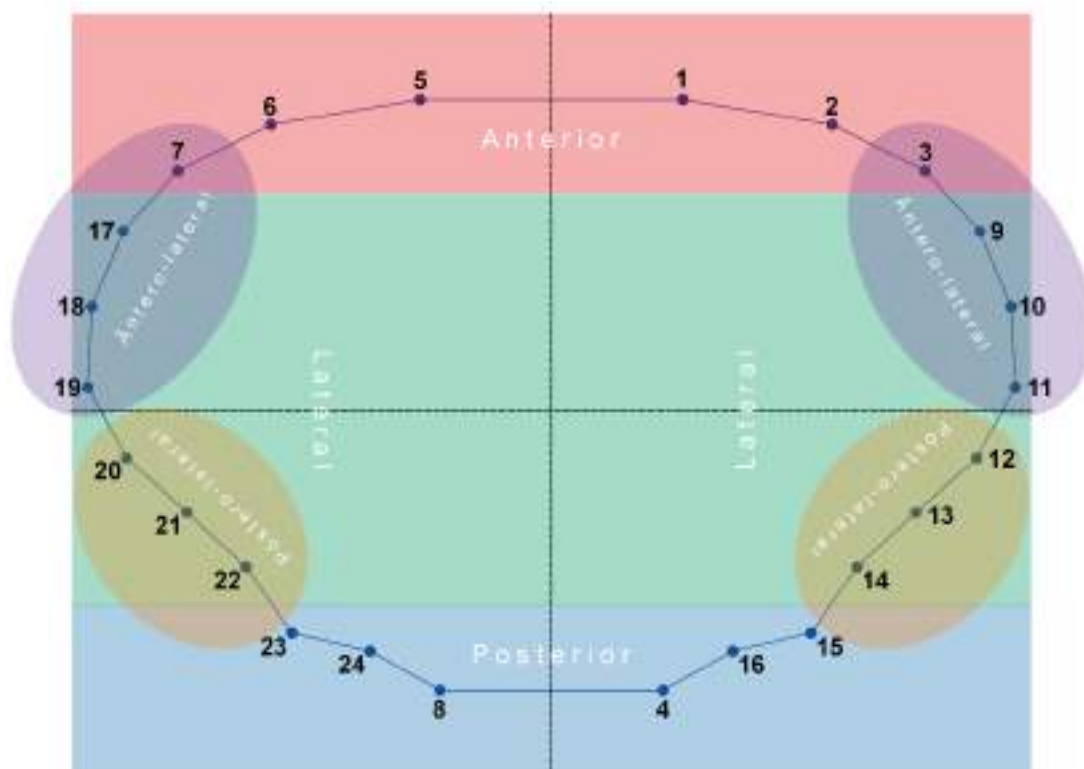


Figura 3: Mapa de localização dos *landmarks* nas margens das regiões utilizadas para descrição das variações na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016.

RESULTADOS

Número de espécimes

Analizamos um total de 89 espécimes de *Kingsleya attenboroughi*, sendo: 44 espécimes do Arajara (19 machos adultos, 6 machos juvenis, 10 fêmeas adultas e 9 fêmeas juvenis), 25 espécimes do Sítio Cocos (8 machos adultos, 5 machos juvenis, 5 fêmeas adultas e 7 fêmeas juvenis) e 20 espécimes da Gameleira (7 machos adultos, 5 machos juvenis, 2 fêmeas adultas e 6 fêmeas juvenis).

Mensuração de erro

A mensuração de erro na obtenção das imagens e digitalização dos *landmarks* mostrou que a média dos quadrados (MS) das variações naturais a serem investigadas (Sexo, local, ontogenia e grupo) são maiores que a média dos quadrados (MS) do erro de obtenção das imagens (ErroF) e de digitalização dos *landmarks* (ErroL) (Tabela 2). Dessa forma, seguimos as análises sabendo que as influências geradoras de erros na obtenção das fotos e da digitalização dos *landmarks* foram insignificantes.

Efeito	SS	MS	df	F	p (param.)
Sexo	0,07253629	0,0032971041	22	51,23	<.0001
Local	0,01057534	0,0002403487	44	3,73	<.0001
Ontogenia	0,03391720	0,0015416908	22	23,95	<.0001
Grupo	0,00353020	0,0000534879	66	0,83	0.8311
Individual	0,11468729	0,0000643588	1782	28,70	<.0001
Side	0,00144442	0,0000656556	22	29,28	<.0001
Ind * Side	0,00434135	0,0000022424	1936	5,68	<.0001
ErroF	0,00154602	0,0000003948	3916	0,10	1,0000
Residual	0,09471803	0,0000040312	23496		

Efeito	SS	MS	df	F	p (param.)
Sexo	0,07253629	0,0032971041	22	51,23	<.0001
Local	0,01057534	0,0002403487	44	3,73	<.0001
Ontogenia	0,03391720	0,0015416908	22	23,95	<.0001
Grupo	0,00353020	0,0000534879	66	0,83	0,8311
Indivíduo	0,11468729	0,0000643588	1782	28,70	<.0001
Side	0,00144442	0,0000656556	22	29,28	<.0001
Ind * Side	0,00434135	0,0000022424	1936	0,28	1,0000
ErroL	0,03191741	0,0000081505	3916	2,98	<.0001
Resíduos	0,06434664	0,0000027386	23496		

Tabela 2: Resultados da Procrustes ANOVA para a mensuração de erro de captura das imagens (ErroF) e digitalização dos *landmarks* (ErroL) com base na forma de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. SS: Soma dos quadrados; MS: Média dos quadrados; df: Graus de liberdade; F: Valor estatístico; P: probabilidade.

Análise de Componentes Principais (PCA)

Os resultados dos três primeiros eixos da PCA explicaram 84,12% da variação de forma de *K. attenboroughi* (PC1 = 51,30%, PC2 = 18,45% e PC3 = 14,37%). Os gráficos de dispersão da PCA mostraram uma forte tendência em formar dois grupos, levando em consideração o sexo, independente de ontogenia. Ao longo da PC1, fêmeas apresentam forma corporal mais arredondada e com margem posterior mais dilatada do que os machos, enquanto os machos apresentam forma corporal lateralmente mais robusta que as fêmeas e com constrição da região posterior (Figura 4A e B). Uma tendência de agrupamento também foi observada para os agrupamentos de machos adultos, machos juvenis, fêmeas adultas e fêmeas juvenis associada a PC2 e PC3, no entanto, as variações de forma corporal para machos adultos e juvenis tende a ser mais arredondados, mas ainda com constrição da margem posterior, enquanto as fêmeas apresentam forma corporal lateralmente dilatada, mas com margem posterior mais dilatada (Figura 4B e C). Não foi possível distinguir tendências de formação de grupos quanto a população (Figura 5A – C).

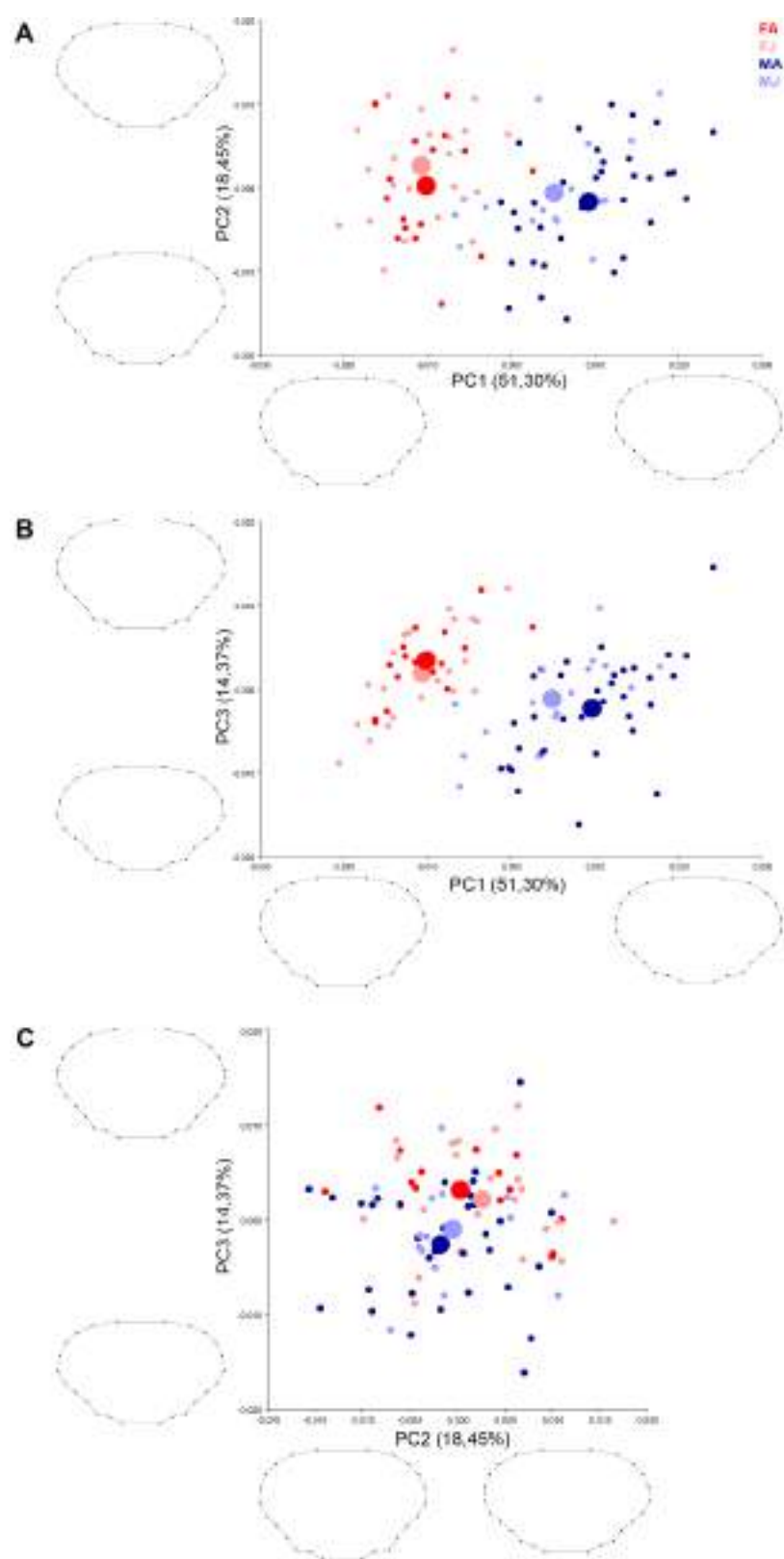


Figura 4: Análise de Componentes Principais (PCA) para a forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A-C: Relações entre PC1 vs.

PC2, PC1 vs. PC3 e PC2 vs. PC3 para os grupos (FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis, MA: Machos Adultos, MJ: Machos Juvenis).

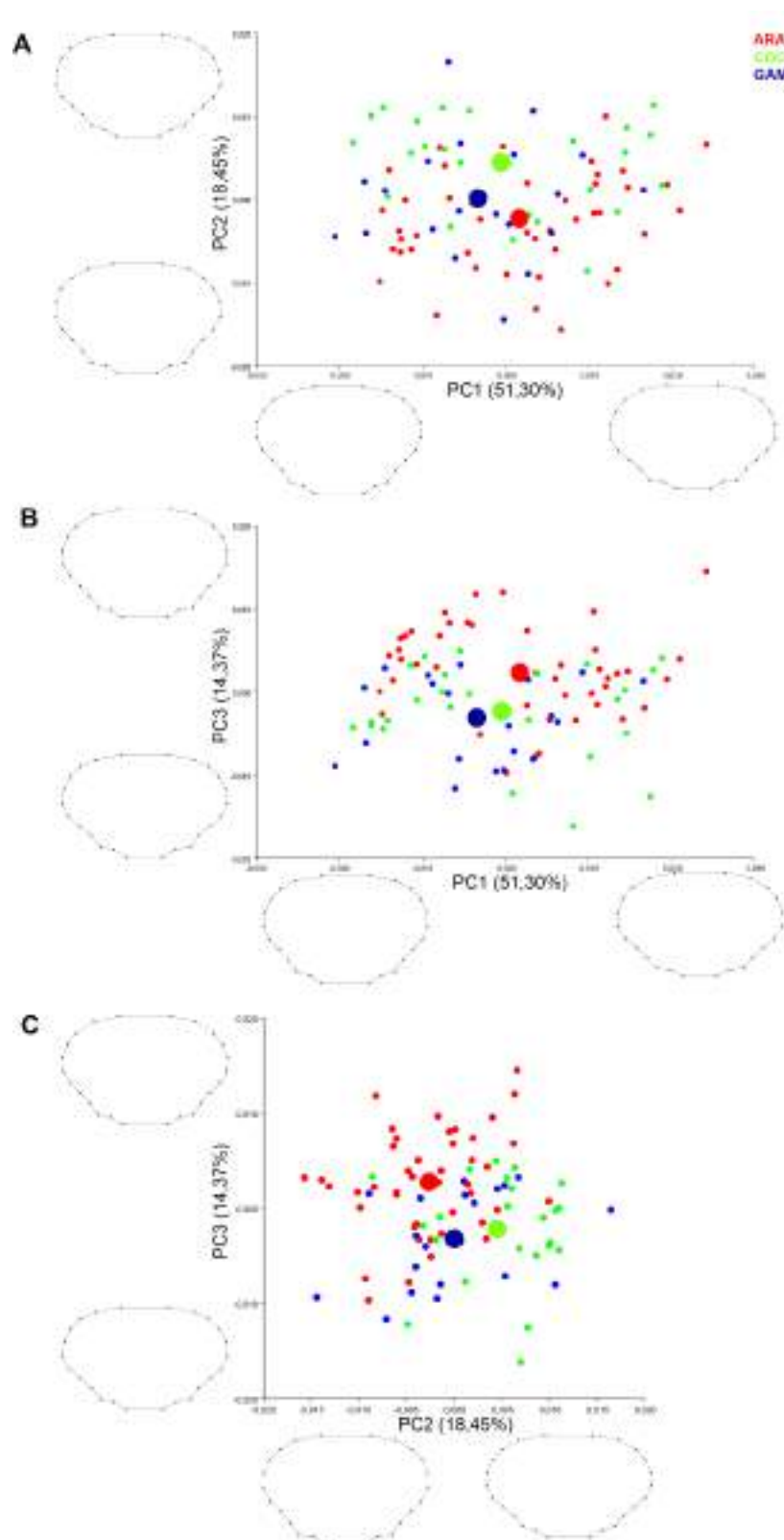


Figura 5: Análise de Componentes Principais (PCA) para a forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A-C: Relações entre PC1 vs. PC2, PC1 vs. PC3 e PC2 vs. PC3 para as populações (ARA: Arajara, GAM: Gameleira, COC: Cocos).

Dimorfismo Sexual de Forma e Alometria Ontogenética

Cerca de 26,47% de variação na forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* é influenciada pelo aumento de tamanho. O efeito do aumento de tamanho torna a carapaça de *K. attenboroughi* mais alargada lateralmente, sendo esse padrão observado para todos os grupos de interesse (Figura 6A – C). Quanto ao sexo independente de ontogenia, fêmeas apresentam faixa de dispersão de pontos com início em maiores tamanho de centróide que os machos (Figura 6A). Com relação a ontogenia independente de sexo, é possível observar uma nítida faixa de dispersão de juvenis e adultos com juvenis não ultrapassando a classe de 3,3 de tamanho de centróide (Figura 6B). Com relação aos grupos, é possível observar que machos juvenis estão distribuídos majoritariamente entre a classe 3 e 3,2 de tamanho de centróide enquanto os machos adultos apresentam dispersão dos pontos majoritariamente entre 3,2 a 3,4 de tamanho de centróide (Figura 6C). Fêmeas juvenis são as que apresentam maior amplitude de classe de tamanho de centróide, estando presentes majoritariamente entre 3,2 a 3,6 (Figura 6C). Por fim, fêmeas adultas se apresentam da classe 3,4 a 3,7, as maiores classes de tamanho de centróide (Figura 6C)

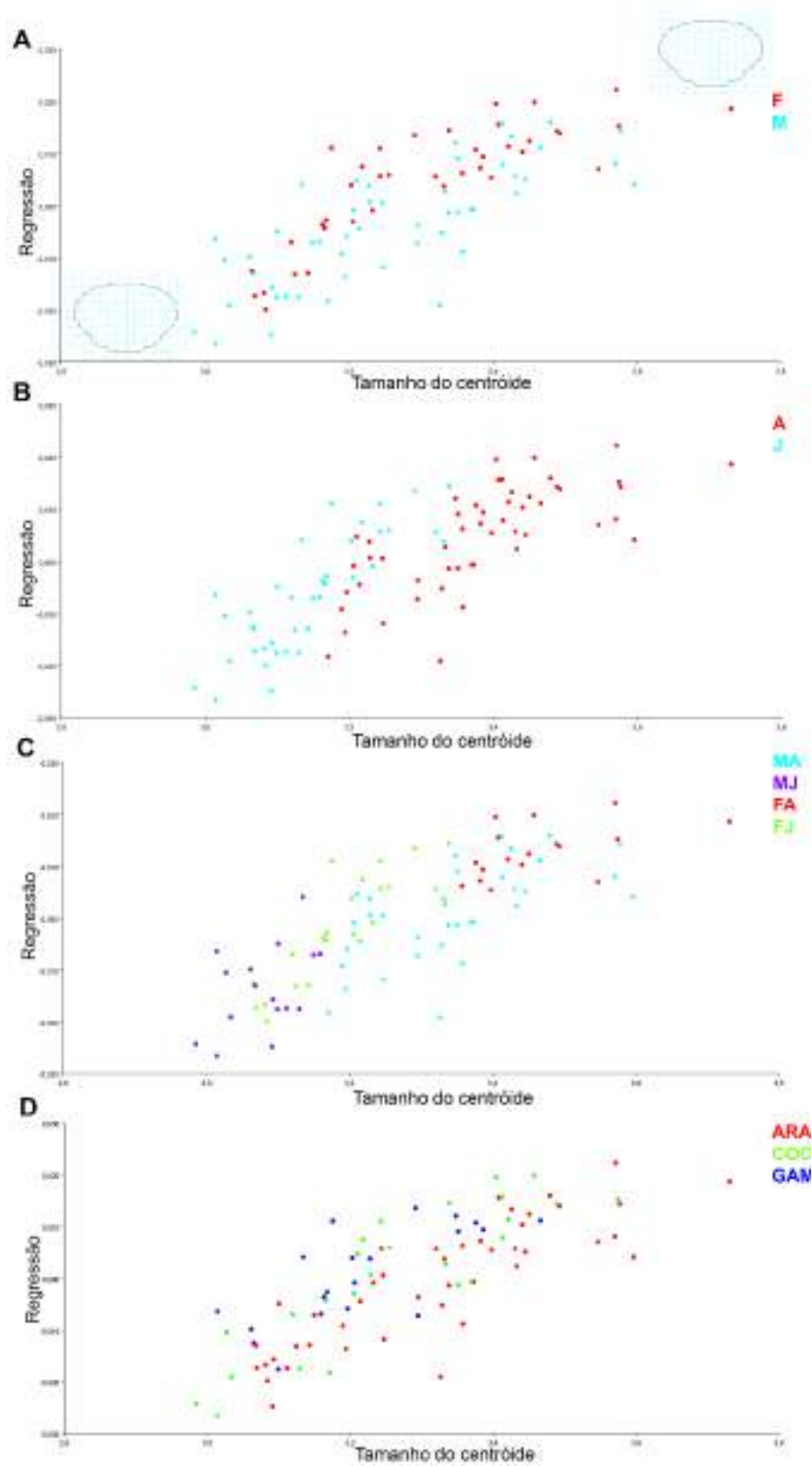


Figura 6: Regressão multivariada de forma vs. tamanho mostrando mudança de forma relacionada ao tamanho do centróide de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. F: Fêmeas, M: Machos, A: Adultos, J: Juvenis, MA: Machos Adultos, MJ: Machos

Juvenis, FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis; ARA: Arajara, COC: Cocos, GAM: Gameleira.

Os resultados da CVA, com CV1 representando 97,43% de toda a variação de forma, indicam diferença intersexual, mas não de ontogenia intrasexual. Ao longo da CV1, Fêmeas apresentam forma corporal mais arredondada com margem posterior mais alargada que o machos, que apresentam forma corporal lateralmente mais robusta com constrição da margem posterior (Figura 7). Fêmeas adultas diferiram estatisticamente de machos adultos, assim como fêmeas juvenis diferiram estatisticamente de machos juvenis. Porém a forma corporal de fêmeas adultas não diferiu da forma corporal de fêmeas juvenis, assim como a forma corporal de machos adultos não diferiu da forma corporal de machos juvenis (Tabela 3).

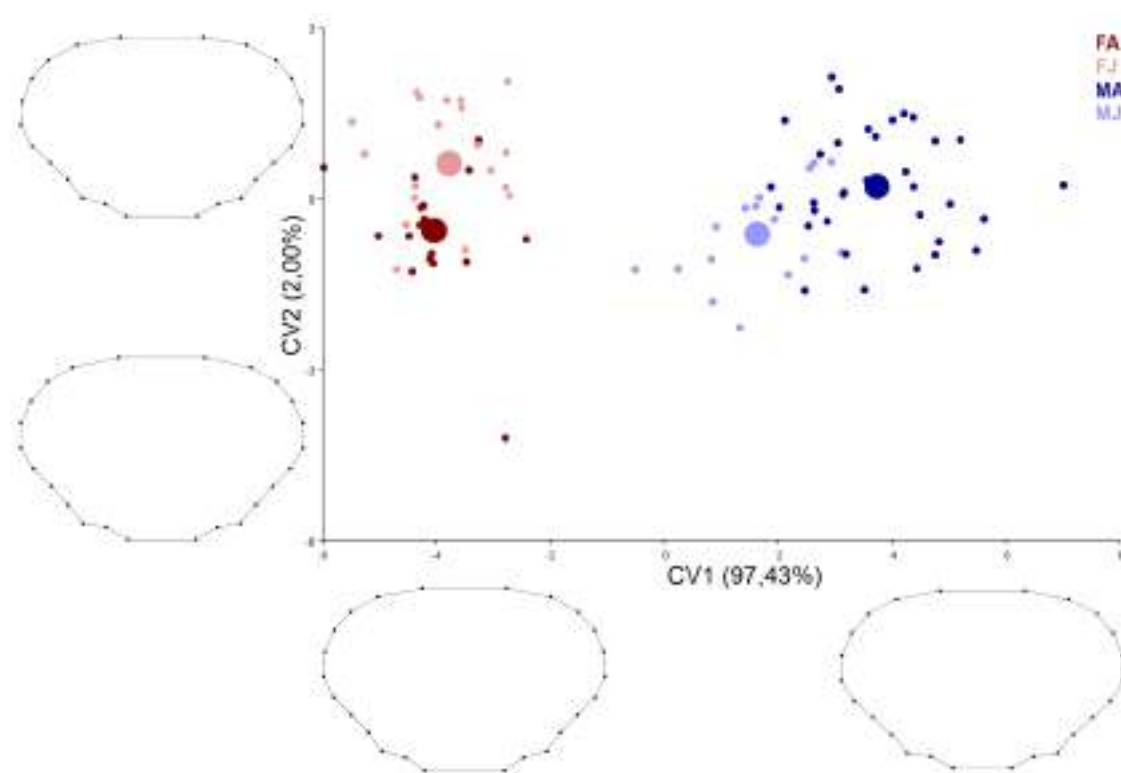


Figura 7: Resultados da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para o dimorfismo sexual e alometria ontogenética de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis, MA: Machos Adultos, MJ: Machos Juvenis. O símbolo maior representa a média de cada grupo.

Relação	Distância de Procrustes	Distância de Mahalanobis	<i>P</i>
FA vs. FJ	0,002	1,349	0,716
FA vs. MA	0,020	7,853	< 0,05
MA vs. MJ	0,005	2,366	0,148
FJ vs. MJ	0,016	5,649	< 0,05

Tabela 3: Valores da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para os grupos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. FA: Fêmeas Adultas, FJ: Fêmeas Juvenis, MA: Machos Adultos e MJ: Machos Juvenis.

A DFA confirma a diferença entre fêmeas adultas e machos adultos (Distância de Procrustes = 0,020; $P < 0,05$), e entre fêmeas juvenis e machos juvenis (Distância de Procrustes = 0,016; $P < 0,05$), mas não entre fêmeas adultas e fêmeas juvenis (Distância de Procrustes = 0,002; $P = 0,70$), e nem entre machos adultos e machos juvenis (Distância de Procrustes = 0,005; $P = 0,15$).

O percentual de classificação correta da matriz de validação cruzada foi de 47,06% para fêmeas adultas quando comparadas a fêmeas juvenis, e de 50% para fêmeas juvenis quando comparadas com fêmeas adultas (Distância de Procrustes = 0,002; $P = 0,70$). Na comparação entre fêmeas adultas e machos adultos, ambos os grupos apresentaram percentual de classificação correta de 100% (Distância de Procrustes = 0,020; $P < 0,05$). Quando comparados machos adultos e juvenis, machos adultos apresentam percentual de classificação correta de 70% enquanto os juvenis do mesmo sexo apresentam 56,25% (Distância de Procrustes = 0,005; $P = 0,15$). Por fim, fêmea juvenis apresentaram percentual de classificação correta de 95,45% quando comparadas aos machos juvenis, enquanto na relação inversa, machos juvenis apresentaram percentual de classificação correta de 100% (Distância de Procrustes = 0,016; $P < 0,05$). Todos os valores de classificação correta seguem descritos na tabela 4.

Grupos	FA	FJ	Total	%
FA	8	9	17	47,06
FJ	11	11	22	50
Grupos	FA	MA	Total	Total
FA	17	0	17	100
MA	0	34	34	100
Grupos	MA	MJ	Total	%
MA	24	10	34	70,59
MJ	9	7	16	56,25
Grupos	FJ	MJ	Total	%
FJ	21	1	22	95,45
MJ	0	16	16	100

Tabela 4: Matriz de validação cruzada com percentual de classificação correta para os grupos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. FA: Fêmeas adultas; FJ:

Fêmeas Juvenis; MA: Machos Adultos; MJ: Machos Juvenis; %: Percentual de classificação correta.

As diferenças na forma corporal ocorrem principalmente na região posterior e lateral entre machos adultos e fêmeas adulta (Figura 8B), bem como entre fêmeas juvenis e machos juvenis (Figura 8D). As fêmeas apresentam região posterior mais expandida e mais proeminente, enquanto os machos apresentam estreitamento da região posterior e retração dos *landmarks* que compõe essa região. Machos apresentam região lateral mais expandida que as fêmeas e com evidente deslocamento tangencial dos *landmarks* que compões essa região. A região anterior e póstero-lateral apresenta variações sutis. Por fim, a comparação de forma entre juvenis e adultos dentro do mesmo sexo, indica sobreposição das formas corporais em fêmeas (Figura 8A) e em machos (Figura 8C).

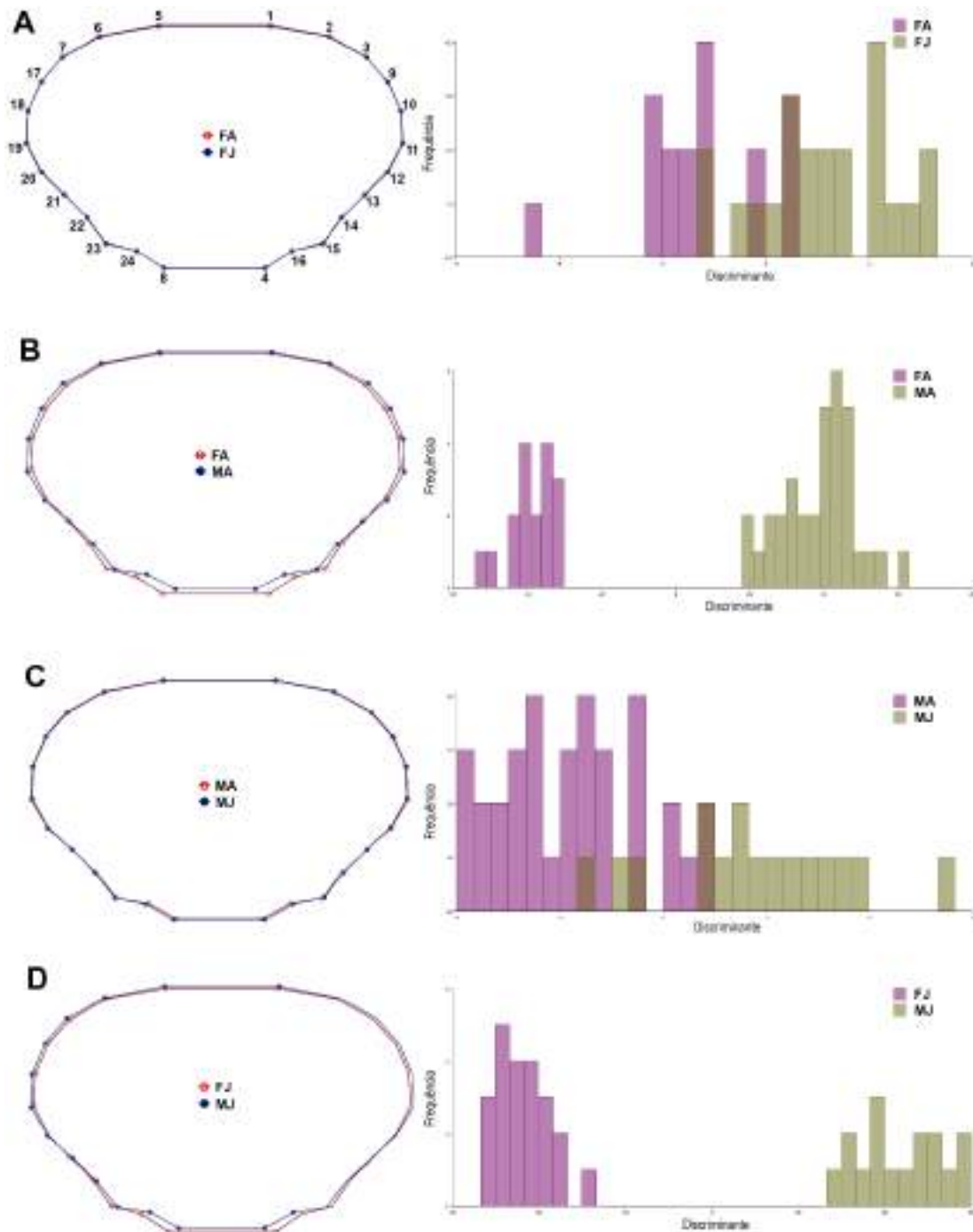


Figura 8: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para o dimorfismo sexual e alometria ontogenética de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Fêmeas Adultas (FA) vs. Fêmeas Juvenis (FJ); B: Resultado da DFA para Machos Adultos (MA) vs. Machos Juvenis (MJ); C: Resultado da DFA para Fêmeas Adultas (FA) vs. Machos Adultos (MA); D: Resultado da DFA para Fêmeas Juvenis (FJ) vs. Machos Juvenis (MJ).

Variação Populacional

A CVA revelou variações na forma corporal entre as populações de *Kingsleya attenboroughi*, seja independente dos sexos ou separadamente entre os sexos. Na comparação entre populações, independente da variação intersexual, a CV1 acumulou 56,88% de toda a variação na forma corporal. Ao longo da CV1, a população do Arajara apresenta uma forma corporal mais arredondada e robusta e margem posterior mais expandida, essas variações são de maior magnitude na população do Gameleira (Figura 9A). A população do Cocos apresenta, ao longo da CV1, forma corporal com tendência a ser mais ovalada, com margens laterais mais convexa que as demais populações e margem posterior ligeiramente menos expandida e mais retraída (Figura 9A). Estatisticamente, a forma corporal da população do Arajara diferiu da população do Gameleira e do Cocos, porém a forma corporal da Gameleira não difere da forma corporal do Cocos (Tabela 3). Para a variação entre populações dependente da variação intersexual, a CVA para fêmeas mostra variação na forma corporal entre as três populações (Tabela 3) com CV1 acumulando 76,52% de toda variação, com fêmeas do Arajara apresentando ao longo da CV1 forma corporal mais arredondada e com margem posterior mais retraída que a fêmeas do Arajara e Gameleira (Figura 9B). Para machos revelou distinção significativa na forma corporal entre cada população (Tabela 3), com CV1 acumulando 76,05% de toda variação, com machos do Arajara e do Cocos apresentando forma corporal ao longo da CV1 mais arredondada que os do Gameleira (Figura 9C).

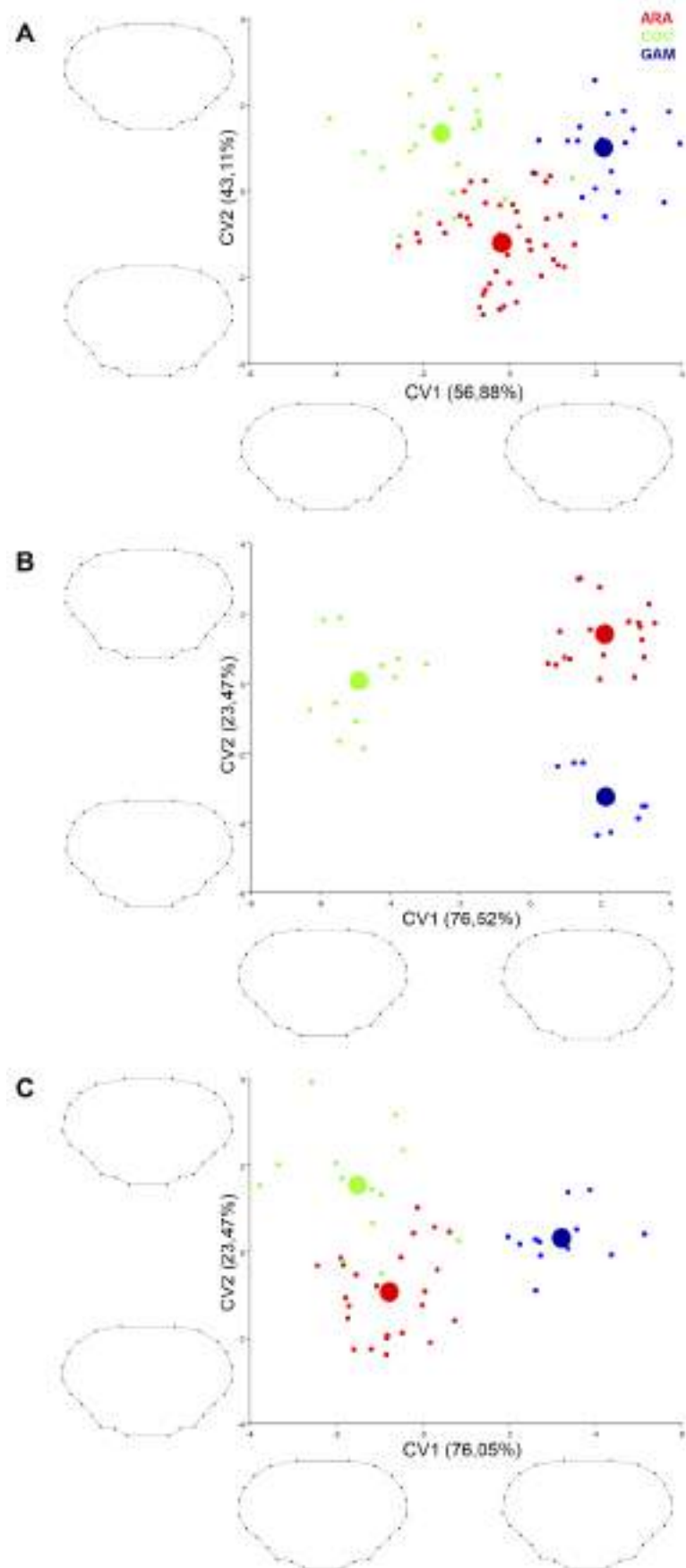


Figura 9: Resultados da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para a variação populacional de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. A: Variação populacional

desconsiderando a variação intersexual, B: Variação populacional para fêmeas, C: Variação populacional para machos. ARA: Arajara; COC: Cocos; GAM: Gameleira. O símbolo maior representa a média de cada grupo.

População			
Relação	Distância de Procrustes	Distância de Mahalanobis	P
ARA vs. COC	0,009	2,851	< 0,05
ARA vs. GAM	0,009	3,208	< 0,05
COC vs. GAM	0,007	3,804	0,059
População - Fêmeas			
ARA vs. COC	0,0129	7,108	< 0,05
ARA vs. GAM	0,0090	4,698	< 0,05
COC vs. GAM	0,0077	7,749	< 0,05
População - Machos			
ARA vs. COC	0,006	2,578	< 0,05
ARA vs. GAM	0,009	4,181	< 0,05
COC vs. GAM	0,0094	4,903	< 0,05

Tabela 3: Valores da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) e da Análise de Função Discriminantes para as populações (independente da variação intersexual), população de fêmeas e população de machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016.

ARA: Arajara; COC: Cocos; GAM: Gameleira; P: Probabilidade.

A DFA também confirma a diferença na forma corporal entre a forma consenso da população do Arajara e Cocos (Distância de Procrustes = 0,009; $P < 0,05$), e Arajara e Gameleira (Distância de Procrustes = 0,009; $P < 0,05$), porém não houve diferença entre a forma consenso da população do Cocos e Gameleira (Distância de Procrustes = 0,007; $P = 0,061$). A DFA comparando as fêmeas entre as populações, revelou distinção na forma corporal entre Arajara e Cocos (Distância de Procrustes = 0,012; $P < 0,05$), Arajara e Gameleira (Distância de Procrustes = 0,008; $P < 0,05$) e entre Cocos e Gameleira (Distância de Procrustes = 0,007; $P < 0,05$).

Por fim, a DFA comparando as fêmeas entre as populações, também revelou distinção na forma corporal entre Arajara e Cocos (Distância de Procrustes = 0,006; $P < 0,05$), Arajara e Gameleira (Distância de Procrustes = 0,009; $P < 0,05$) e entre Cocos e Gameleira (Distância de Procrustes = 0,009; $P < 0,05$). O percentual de classificação correta da matriz de validação cruzada para a comparação entre as populações, machos e fêmeas, segue descrito na tabela 4.

População				
Grupos	ARA	COC	Total	%
ARA	33	11	44	75
COC	8	17	25	68
Grupos	ARA	GAM	Total	%
ARA	38	6	44	86,36
GAM	4	16	20	80
Grupos	COC	GAM	Total	%
COC	22	3	25	88
GAM	4	16	20	80
População - Fêmeas				
Grupos	ARA	COC	Total	%
ARA	13	6	19	68,42
COC	2	10	12	83,33
Grupos	ARA	GAM	Total	%
ARA	12	7	19	63,16
GAM	3	5	8	62,50
Grupos	COC	GAM	Total	%
COC	9	3	12	75
GAM	3	5	8	62,5
População - Machos				
Grupos	ARA	COC	Total	%
ARA	23	2	25	92
COC	3	10	13	76,92
Grupos	ARA	GAM	Total	%
ARA	19	6	25	76
GAM	5	7	12	58,33
Grupos	COC	GAM	Total	%
COC	9	4	13	69,23
GAM	5	7	12	58,33

Tabela 4: Matriz de validação cruzada com percentual de classificação correta para as populações (independente da variação intersexual), população de fêmeas e população de machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. ARA: Arajara; COC: Cocos; GAM: Gameleira; %: Porcentagem de classificação correta.

As diferenças na forma corporal entre as populações independente da variação intersexual, revelou que a população do Arajara apresenta margem anterior, ântero-lateral e posterior mais infladas, com margem póstero-lateral mais delgada que os espécimes do Cocos, tornando a forma do cefalotórax dos indivíduos do Arajara mais alargado do que nos espécimes do Cocos (Figura 10A). Com relação a população do Gameleira, a forma do cefalotórax da

população do Arajara apresenta margem anterior mais inflada, margem póstero-lateral levemente menos inflada, margem posterior sutilmente menos inflada que a população do Cocos (Figura 10B). Quando comparado a população do Cocos *vs.* Gameleira, apesar de apresentar diferença principalmente na deslocação lateral dos *landmarks* da margem anterior e leve expansão da região posterior (Figura 10C), essas não foram estatisticamente significativas (Tabela 3).

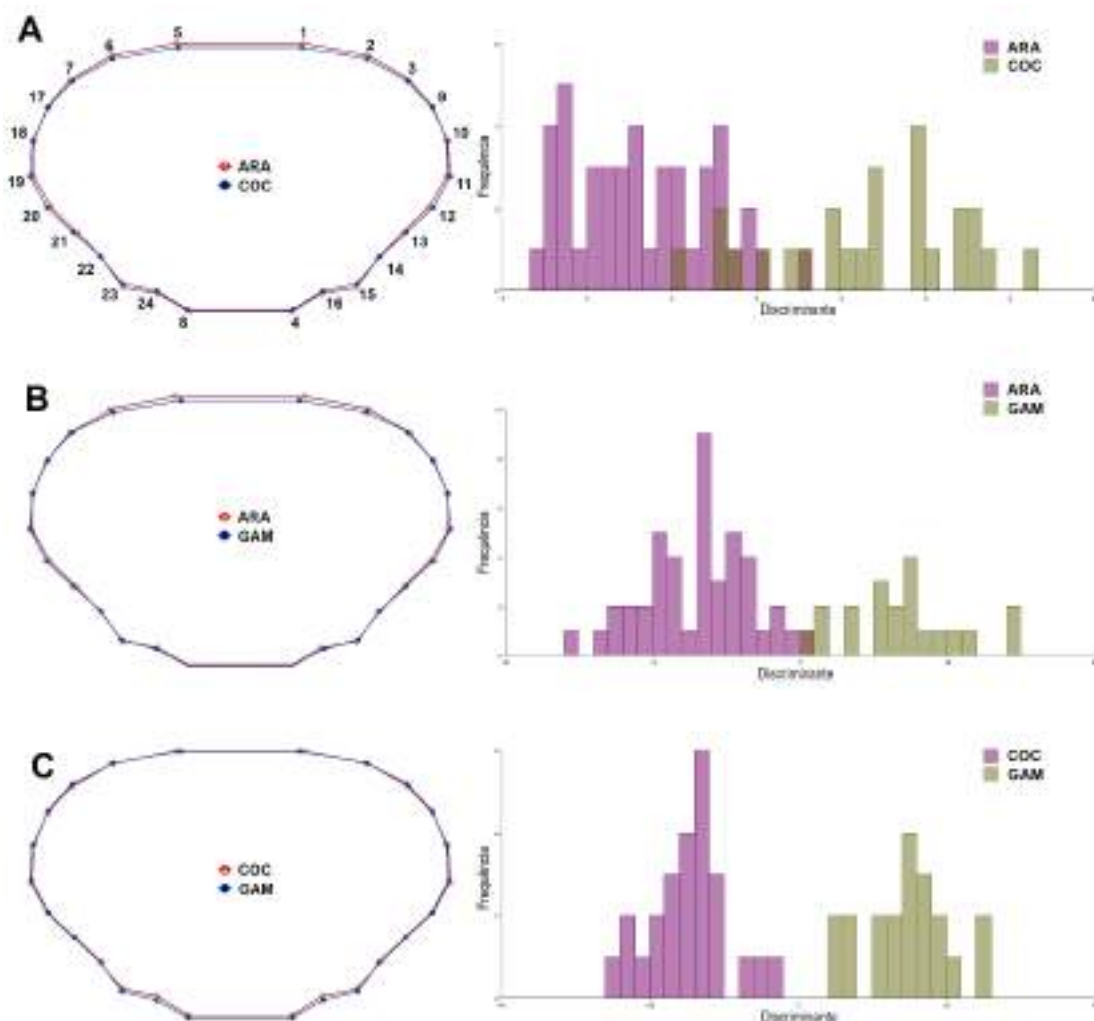


Figura 10: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para a diferença populacional usando a forma consenso das populações de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Cocos (COC); B: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Gameleira (GAM); C: Resultado da DFA para Cocos (COC) vs. Gameleira (GAM).

Na comparação populacional intrasexual, as fêmeas do Arajara apresentam forma mais alongada que as do Cocos, com margem anterior mais expandida, margem ântero-lateral levemente menos expandida, assim como a margem pósterio-lateral e margem posterior com maior expansão (Figura 11A). As diferenças entre as fêmeas do Arajara e Gameleira, ocorrem principalmente nas margens anteriores e em menor intensidade nas margens pósterio-laterais, sendo essas margens mais pronunciadas nas fêmeas do Arajara (Figura 11B). Com relação as fêmeas do Gameleira, as fêmeas do Cocos apresentam margem anterior levemente menos expandida e com uma leve dilatação em sentido horizontal dos *landmarks* 1 e 5, há uma leve

expansão da margem ântero-lateral, acompanhada de retração da margem posterior (Figura 11C).

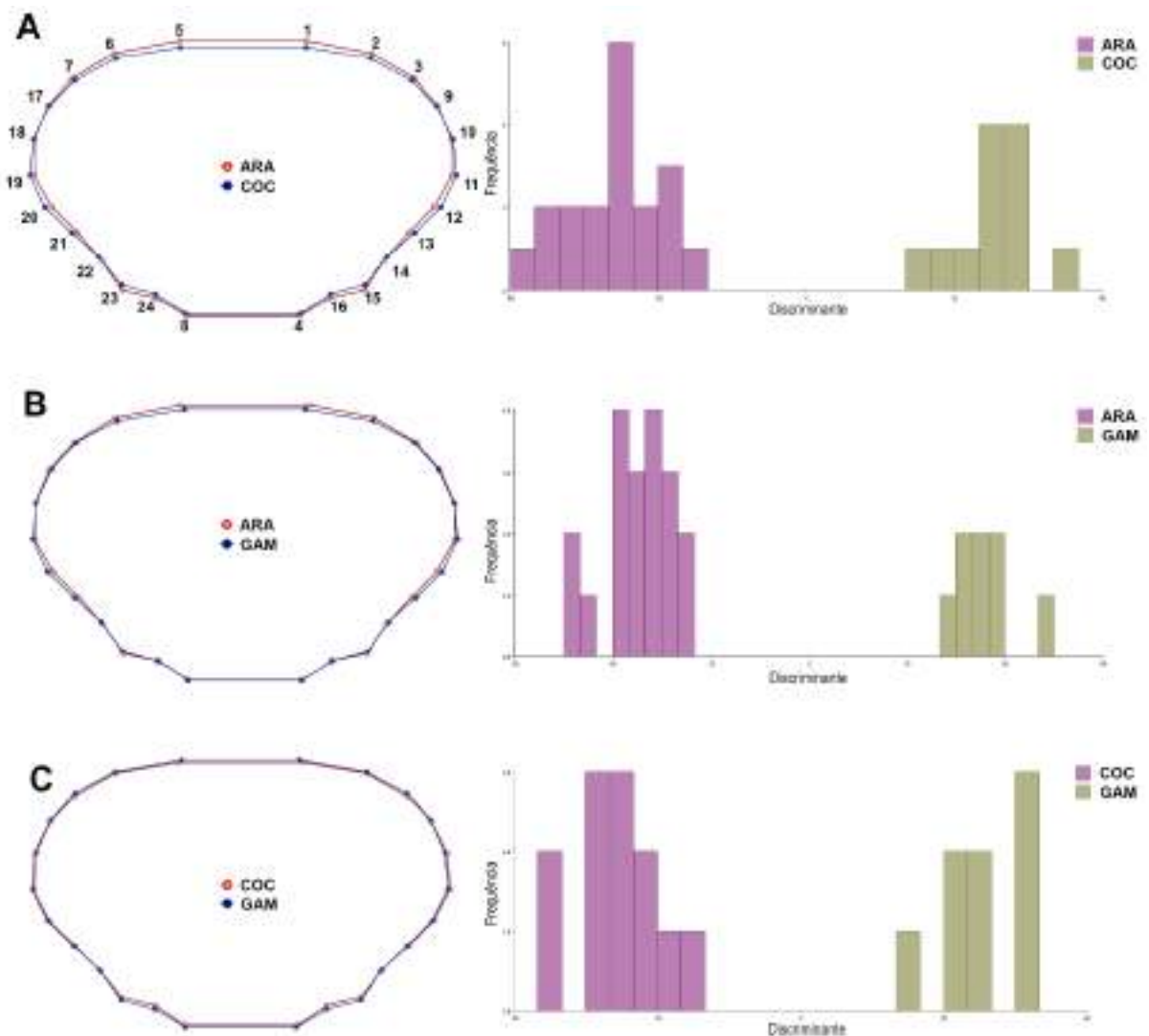


Figura 11: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para a diferença populacional para as fêmeas de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Cocos (COC); B: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Gameleira (GAM); C: Resultado da DFA para Cocos (COC) vs. Gameleira (GAM).

Os machos do Arajara apresentam forma mais alongada que os do Cocos, com a margem anterior mais expandida e ligeiramente mais dilatada em sentido horizontal (*landmarks* 1 e 5), margens ântero-laterais não apresentam diferenças significativas, ao passo que as margens

pósterio-laterais se apresentam levemente menos expandidas e com margem posterior mais expandida (Figura 12A). O padrão de diferenças entre os machos do Arajara e Gameleira, também se assemelham ao encontrado em fêmeas, sendo mais evidente na margem anterior, que é mais inflada nos machos do Arajara e com significativa dilatação dos *landmarks* 1, 5, 2 e 6, e em menor intensidade nas margens pósterio-laterais, com essas ligeiramente menos pronunciadas nos machos do Arajara (Figura 12B). Com relação aos machos do Gameleira, nos machos do Cocos as diferenças se concentram em maior grau na margem posterior, com essa sendo claramente mais expandida nos espécimes do Gameleira (figura 12C). A região anterior apresenta uma leve expansão no Arajara, com dilatação horizontal do *landmarks* 1, 2 e 5 e 6, assim como também uma leve dilatação diagonal dos *landmarks* da região ântero-lateral (Figura 12C).

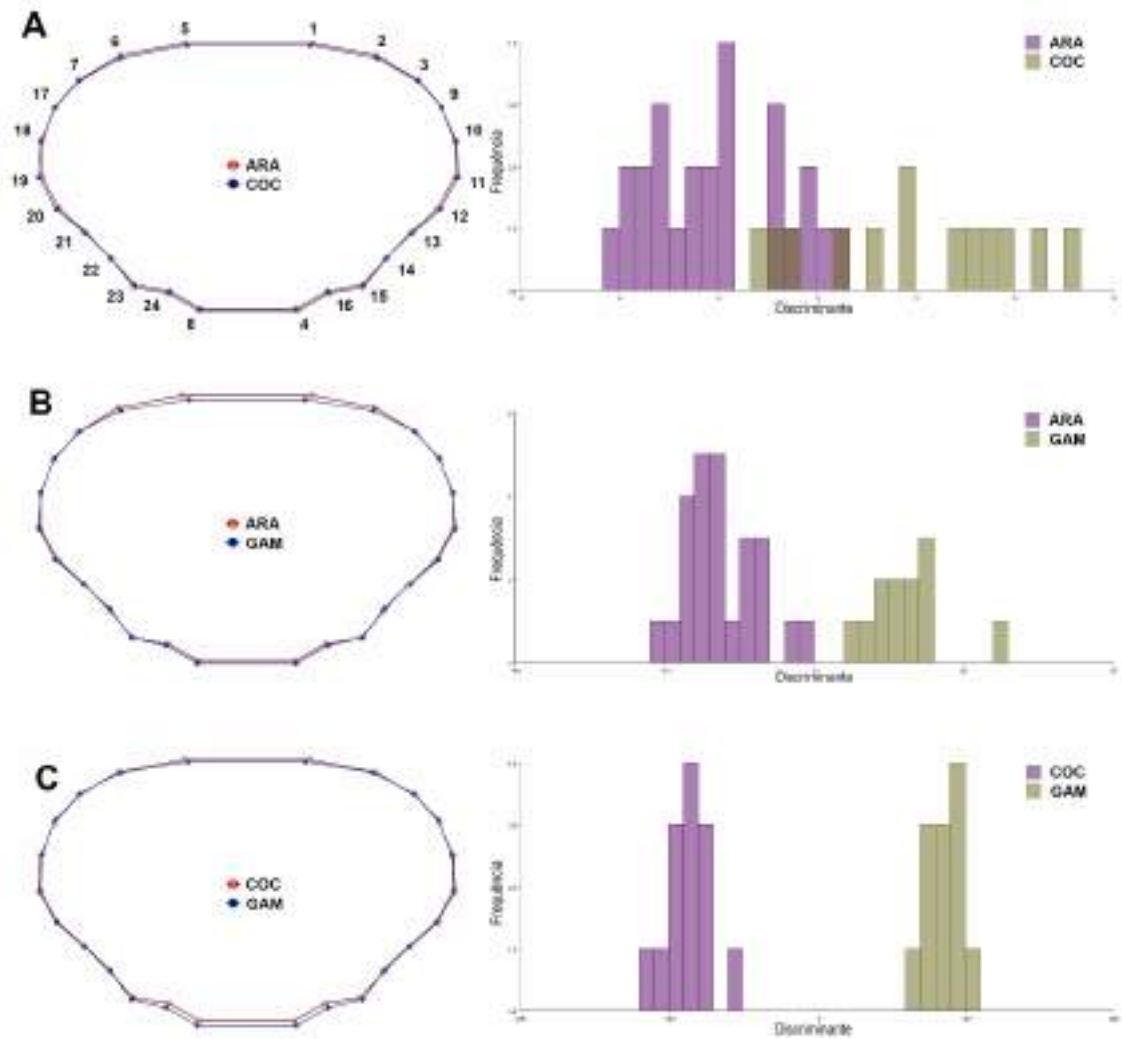


Figura 12: Resultados da Análise de Função Discriminantes (DFA) para a diferença populacional para os machos de *Kingsleya attenboroughi* PINHEIRO & SANTANA, 2016. Gráfico do tipo *wireframe* mostrando as variações na forma corporal e gráfico de barras mostrando as pontuações das discriminantes. A: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Cocos (COC); B: Resultado da DFA para Arajara (ARA) vs. Gameleira (GAM); C: Resultado da DFA para Cocos (COC) vs. Gameleira (GAM).

DISCUSSÃO

Dimorfismo Sexual de Forma e alometria ontogenética

Nossos resultados confirmam dimorfismo sexual de forma corporal precoce, com as formas corporais juvenis de ambos os sexos claramente distintas entre si, assim como também para os adultos em *Kingsleya attenboroughi*. Fêmeas adultas e juvenis apresentam margens posteriores mais largas que os machos adultos e juvenis, enquanto os machos adultos e juvenis apresentam margens laterais mais robustas que as fêmeas de ambas as ontogenias. A variação ontogenética na forma corporal não é evidenciada, com fêmeas adultas e juvenis não diferindo em forma corporal, assim como os machos adultos e juvenis.

Ainda na fase juvenil, o dimorfismo sexual de forma já é evidenciado e apresenta o mesmo padrão de variação de forma entre os sexos na fase adulta. Fêmeas apresentam margem posterior da carapaça mais expandida quando comparadas aos machos nas duas fases ontogenéticas. Os efeitos da alometria ontogenética sobre a forma da carapaça reforçam a ideia de maior expansão da região posterior da carapaça nas fêmeas. As fêmeas alcançaram maiores tamanhos do que os machos, logo elas tendem a apresentar uma margem posterior maior e mais robusta do que os machos na fase adulta. Estes resultados podem ser explicados pela inserção do pléon a esta região da carapaça. O pléon é uma das características sexuais secundárias associadas à um maior sucesso reprodutivo de fêmeas de caranguejos Brachyura (Hartnoll, 1974; 2001). Apesar da ausência de estudos morfométricos em Psedotherphusidae, o dimorfismo sexual de forma precoce, assim como dimorfismo sexual entre adultos, com margem posterior mais expandidas em fêmeas juvenis, é compartilhado com duas espécies da família Trichodactylidae, são elas: *Goyazana castelnaui* H. MILNE-EDWARDS, 1853 (Almeida et al., 2023) e *Dilocarcinus pagei* STIMPSON, 1851 (Silva & Nogueira, 2023). *Potamon ibericum* (BIEBERSTEIN, 1809), outro caranguejo de água doce primário da família Potamidae encontrado em montanhas ocidentais de Alborz, Irã também compartilha a margem posterior mais robusta nas fêmeas adultas (Parvizi et al., 2017), assim como outros Brachyura (Rufino et al., 2004; Marochi et al., 2016; Marochi et al., 2018)

Em caranguejos de água doce, um pléon mais largo proporciona um maior sucesso reprodutivo, uma vez que dá maior suporte, acomodação e proteção de ovos durante a incubação, bem como maior proteção aos juvenis na fase inicial de vida (Vogt, 2013). Portanto, a maior expansão da margem posterior da carapaça reflete um maior investimento do pléon nas fêmeas ainda na fase juvenil. De fato, em *K. attenboroughi*, ainda na fase juvenil as fêmeas apresentam maior investimento energético para o alargamento do pléon comparado ao alargamento do

corpo (i.e., alometria positiva), provavelmente uma estratégia para maximizar o sucesso reprodutivo na fase adulta (Martins et al., Artigo 1). Os efeitos da alometria ontogenética sobre a forma da carapaça reforçam a ideia de maior expansão da região posterior da carapaça nas fêmeas. Fêmeas de *K. attenboroughi* são maiores do que os machos, logo elas tendem a apresentar uma maior margem posterior e consequentemente uma margem posterior mais robusta que os machos.

Machos de *K. attenboroughi* apresentam margens laterais mais expandidas que as fêmeas. Essa expansão da região lateral está mais concentrada na região branquial, podendo resultar em uma maior alocação da câmara branquial e consequente aumento da capacidade de obtenção de oxigênio. Machos de caranguejos Brachyura, tendem a ser mais agressivos e territorialistas, sendo mais propensos e dispostos a confrontos agonísticos do que as fêmeas (Wada, 1993; Smith et al., 1994; Wada & Ida, 2017; Wu et al., 2021; Su et al., 2022). Devido a maior disposição às lutas em machos do siri *Portunus trituberculatus*, eles consomem mais energia do que as fêmeas, aumentando também o consumo de oxigênio (Su et al., 2022). Embora os machos de *K. attenboroughi* sejam menores do que as fêmeas, eles exibem elevado investimento energético para o crescimento dos quelípodos em relação ao crescimento do corpo (Martins et al., Artigo 1). Devido ao maior tamanho dos quelípodos, os machos podem apresentar uma maior massa muscular (Siegfried, 1972; Daniels, 2001; Scalici & Gherardi, 2008; Silva et al., 2014; Davanzo et al., 2016; Pescinelli et al., 2019; Martineli-Filho et al., 2019; Santos et al., 2023; Silva & Nogueira, 2023; Nobre et al., 2024; Martins et al., Artigo 1), o que também pode contribuir para um maior consumo de oxigênio em comparação com as fêmeas (Su et al., 2022).

Ambos os sexos conservam formas corporais ao longo da ontogenia. Trabalhos que relatam conservação da forma ao longo da ontogenia em Brachyura não foram encontrados. A ocupação de micro-habitat diferentes é a principal explicação para a variação na forma corporal encontrada entre adultos e juvenis de *Aratus pisonii* (H. MILNE EDWARDS, 1873) e *Armases rubripes* (RATHBUN, 1897) (Marochi et al., 2018). Dessa forma, especulamos que provavelmente adultos e juvenis de *K. attenboroughi* possam ocupar o mesmo micro-habitat, o que resultaria em pressões seletivas similares que lavam a mesma forma corporal em ambas as ontogenias.

Por outro lado, estudos que avaliam tamanho em caranguejos de água doce primário da família Psedotherphusidae (Santos et al., 2023, Martins et al., Artigo 1), respaldam a ideia que o quelípodo nos machos e o pléon nas fêmeas são estruturas sexuais secundárias onde mecanismos de seleção natural e sexual tendem a ser mais fortes, logo são essas estruturas onde

tendem a surgir diferenças de tamanho em maior magnitude. Levando em consideração que essas estruturas estão propensas a maiores efeitos da seleção natural e sexual, a ausência de diferença na forma corporal de juvenis para adultos de ambos os sexos, pode ocorrer devido a um investimento energético na modificação da forma dos quelípodos em machos juvenis e adultos, assim como investimento na modificação da forma do pléon de fêmeas juvenis e adultas.

Variação Populacional

Nossos resultados confirmam que, independentemente das variações intrasexuais, a forma corporal de *Kingsleya attenboroughi* da população do Arajara difere significativamente das populações do Gameleira e do Cocos. No entanto, a forma corporal das populações do Gameleira e do Cocos não apresenta diferenças significativas entre si. Considerando as variações intrasexuais, observamos que fêmeas de ambas as populações diferem em forma corporal, assim como os machos.

K. attenboroughi apresenta distribuição restrita a córregos da Chapada do Araripe (Pinheiro & Santana, 2016; Araújo et al., 2022; Lima et al., no prelo). Os indivíduos do presente estudo são provenientes de três populações onde foram encontrados dentro de corpos d'água sobre ou sob substrato composto de matéria orgânica majoritariamente vegetal, areia de diferentes granulações, raízes vegetais, seixos rochosos e rochas de diferentes tamanhos. *K. attenboroughi* pode ser considerado uma espécie críptica por causa de um único possível genótipo estar produzindo diferentes formas corporais provenientes da exposição a diferentes características ambientais em cada população. Não sabemos ao certo se ou quanto esses ambientes são naturalmente heterogêneos, no entanto, flutuações abióticas ou bióticas podem ser responsáveis pelas variações plásticas de uma espécie (Scheiner, 1993; Pigliucci, 2005, Fordyce, 2006; Chevine & Hoffmann, 2017; Sommer, 2020). *Aegla neuquensis* SCHMIDT, 1942, por exemplo, apresenta variações na forma corporal a depender do local em que habita. Habitantes de lagos possuem rostos mais curtos e largos, enquanto indivíduos que habitam rios têm rostos mais alongados e hidrodinâmicos (Giri & Loy, 2008).

Adicionalmente, a expressão de diferentes formas corporais observada no presente estudo, podem ser reflexo do processo de especiação, mesmo tendo em vista que condições ambientais podem causar variações na forma corporal. Caranguejos de água doce são característicos em apresentar elevado grau de endemismo (Yeo et al., 2008; Campos, 2014; Acevedo-Alonso & Cumberlidge, 2021), e isso poderia implicar no processo de especiação.

Nesse caso, supomos que existe pelo ao menos duas espécies que atualmente são chamadas de *K. attenboroughi*. Indicamos que avaliação genética seja feita sobre as populações de *K. attenboroughi*, afim de atestar se de fato são espécies diferentes.

O que também pode estar alterando a forma corporal de *K. attenboroughi* entre as populações, é a distância geográfica, tempo de isolamento e barreira geográficas entre as populações (Darwin, 1859; Mayr, 1999; Fitzpatrick et al., 2009). Esses fatores podem estar afetando o fluxo gênico entre as populações, levando a distinção na forma corporal observada, e possivelmente outros caracteres morfométricos, a depender da escala de tempo de separação das populações. Várias características ambientais, tais como elevação, temperatura, presença ou ausência de água, assim como fatores fisiológicos, por exemplo a resistência à dessecação, podem ser considerados barreiras geográficas intransponíveis para uma espécie, o que limitaria a dispersão e consequentemente o fluxo gênico entre populações (Martins & Aguiar, 2017).

Nos Trichodactylidae, mudanças na forma corporal através de barreiras geográficas já foi evidenciada. Em *Zilchiopsis collastinensis* e *Trichodactylus borellianus* durante os períodos de aumento da água, as formas corporais dos caranguejos de localidades mais próximas são mais semelhantes, sugerindo que houve trocas de organismos ao longo do gradiente de rio (Torres et al., 2014). Isso é indicativo de que a conectividade hidrológica favorece e afeta a dinâmica populacional, e consequentemente a morfologia dos caranguejos. Já Populações de *Potamon elbursi* PRETZMANN, 1962 e *Potamon persicum* PRETZMANN, 1962, ambos caranguejos de água doce primário da família Potamidae, de diferentes sistemas de drenagens também apresentaram formas corporais distintas (Respectivamente, Kalate et al., 2017; Afzali et al., 2024).

Arajara está geograficamente distante do Cocos (14,12 km), assim como do Gameleira (21,82 km), porém Cocos e Gameleira estão relativamente próximos (7,73 km) (Ver Figura 1). Com isso, hipotetizamos que existe um maior tempo de separação e isolamento gênico entre a população do Arajara com as demais populações, resultando na diferença na forma corporal entre essas populações. Porém, esse tempo de separação deve ser menor entre Cocos e Gameleira, já que elas estão mais próximas geograficamente, evidenciando a maior similaridade de forma corporal encontrada entre as populações. As hipóteses aqui levantadas, são suportadas apenas pela distância geográfica, necessitando de estudos que avaliem outros fatores que possam responder o tempo de isolamento entre as populações e as conexões hídricas entre as populações.

Por fim, nenhum estudo avaliou o potencial de dispersão de *K. attenboroughi*. No entanto, consideramos esse potencial como baixo, principalmente porque a espécie apresenta

reprodução direta, característica como a todos os caranguejos de água doce primários (Yeo et al., 2008) e dependência de água. Não sabemos ainda nada sobre a capacidade de locomoção de *K. attenboroughi* no ambiente, porém sabemos que de qualquer forma, ela ainda é restrita a uma área específica. Dessa forma, a dispersão potencialmente baixa pode favorecer o isolamento gênico e, conseqüentemente, proporcionar a base para diferenças na forma corporal.

REFERÊNCIAS

- Acevedo-Alonso, Cumberlidge, N. (2022). Conservation Status of the Neotropical Mountain Freshwater Crabs (Pseudothelphusoidea). Imperiled: The Encyclopedia of Conservation, Elsevier. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00091-X>
- Adams, D. C. (1999). Methods for shape analysis of landmark data from articulated structures. *Evolutionary Ecology Research*, 1(8), 959-970.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian journal of zoology*, 71(1), 5-16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Afzali, Y. A., Naderloo, R., Keikhosravi, A., & Klaus, S. (2024). Geographic differentiation in the freshwater crab *Potamon persicum* Pretzmann, 1962 (Decapoda, Potamidae) in the Zagros Mountains: evidence from morphometry. *Zoosystema*, 46(4), 77-93. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2024v46a4>
- Albrecht, G. H. (1980). Multivariate analysis and the study of form, with special reference to canonical variate analysis. *American Zoologist*, 20(4), 679-693. <https://doi.org/10.1093/icb/20.4.679>
- Alencar, C. E. R. D., Lima-Filho, P. A., Molina, W. F., & Freire, F. A. M. (2014). Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through geometric morphometric. *The Scientific World Journal*, 2014(1), 206168. <https://doi.org/10.1155/2014/206168>
- Almeida, D. S., Menezes, A. N., & Shinozaki-Mendes, R. A. (2023). Ontogenetic variation of the *Goyazana castelnaui* H. Milne-Edwards, 1853 (Brachyura, Trichodactylidae), crab in the semiarid region of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 95(3), e20220929. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202320200929>
- Andersson, M. (1982). Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society*, 17(4), 375-393. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1982.tb02028.x>
- Araújo, J. G., Nascimento, W. M., Martins, C. A., Nobre, P. H., & Pinheiro, A. P. (2022). An observational record of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016 (Decapoda, Pseudothelphusidae), an endemic species from the Chapada do Araripe, southern Ceará, Brazil. *Check List*, 18(2), 363-367. <https://doi.org/10.15560/18.2.363>
- Bieberstein, M. D. (1808). Notice sur quelques Insectes du Caucase. *Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de l'Université Impériale de Moscou*, 2, 3-5.
- Bookstein, F. L. (1997). *Morphometric tools for landmark data* (p. 455).

Campos, R. M. H. (2014). *Crustáceos decápodos de agua dulce de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales.

Castrence-Gonzales, R.; Gorospe, J. G.; Torres, M. A. J.; Vicente, H. J.; Roa, E. C. & Demayo, C. G. (2017). Asymmetry in the shape of the carapace of *Scylla serrata* (Forsskal, 1755) collected from Lingayen Gulf in Luzon, Philippines. *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences*, 7(3), 55. <http://www.iaees.org/publications/journals/piaces/onlineversion.asp>

Chevin, L. M., & Hoffmann, A. A. (2017). Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1723), 20160138. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0138>

Cock, A. G. (1966). Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *The Quarterly Review of Biology*, 41(2), 131-190. <https://doi.org/10.1086/404940>

Cruz dos Santos, L., Nascimento, W. M. D., Ribeiro Alencar, D., Pinheiro, A. P., & Feitosa Silva, J. R. (2023). Onset of morphological sexual maturity, sexual dimorphism and relative growth of the freshwater crab *Fredius ibiapaba* (Decapoda: Pseudothelphusidae) from a humid enclave area of Northeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 67(3-4), 92-100. <https://doi.org/10.1080/07924259.2023.2238668>

Cumberlidge, N., Ng, P. K., Yeo, D. C., Magalhães, C., Campos, M. R., Alvarez, F., & Ram, M. (2009). Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, 142(8), 1665-1673. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.038>

Daniels, S. R. (2001). Allometric growth, handedness, and morphological variation in *Potamonautes warreni* (Calman, 1918) (Decapoda, Brachyura, Potamonautidae) with a redescription of the species. *Crustaceana*, 237-253. <https://www.jstor.org/stable/20106434>

Darwin, C. (1859). A origem das espécies. Tradução Carlos Duarte e Anna Duarte. 1. Ed. São Paulo: *Martin Claret*, 2014.

Davanso, T. M., Taddei, F. G., Hirose, G. L., & da COSTA, R. C. (2016). Sexual maturity, handedness and sexual dimorphism of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in Southeastern Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42(2), 269-279. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2016v42n2p269>

Dryden, I. L., & Mardia, K. V. (1998). *Statistical shape analysis: with applications in R*. John Wiley & Sons.

Fitzpatrick, B. M., Fordyce, J. A., & Gavrillets, S. (2009). Pattern, process and geographic modes of speciation. *Journal of evolutionary biology*, 22(11), 2342-2347. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01833.x>

Fordyce, J. A. (2006). The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2377-2383. <https://doi.org/10.1242/jeb.02271>

Frayser, D. W., & Wolpoff, M. H. (1985). Sexual dimorphism. *Annual Review of Anthropology*, 429-473. <https://www.jstor.org/stable/2155603>

Giri, F., & Loy, A. (2008). Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. *Journal of Crustacean Biology*, 28(1), 37-45. <https://doi.org/10.1651/07-2824R.1>

Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological reviews*, 41(4), 587-638. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1966.tb01624.x>

Hartnoll, R. G. (1974). Variation in Growth Pattern between Some Secondary Sexual Characters in Crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, 27(2), 131-136. <https://www.jstor.org/stable/20102127>

Hartnoll, R. G. (2001). Growth in Crustacea twenty years on. In Paula, J. P. M., Flores, A. A. V., & Fransen, C. H. J. M (Eds.), *Advances in Decapod Crustacean Research: Proceedings of the 7th Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranea, held at the Faculty of Sciences of the University of Lisbon, Portugal, 6-9 September 1999*. Springer Netherlands, (pp. 111-122). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0645-2_11

Hedrick, A. V., & Temeles, E. J. (1989). The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in ecology & evolution*, 4(5), 136-138. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90212-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90212-7)

Jolliffe, I. T. (2002). *Principal component analysis for special types of data*. (pp. 338-372). Springer New York.

Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. In: *Advances in morphometrics* (pp. 23-49). Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9083-2_3

Klingenberg, C. P. (1998). Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*, 73(1), 79-123. <https://doi.org/10.1017/S000632319800512X>

Klingenberg, C. P. (2011). *MorphoJ*: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.

Klingenberg, C. P., and McIntyre, G. S. (1998). Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* 52: 1363-1375. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02018.x>

Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56(10), 1909-1920. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00117.x>

Lima., L. S.; Nascimento, C. A.; Pinheiro, P. P & Alencar, C. E. R. (No prelo). Distribution and abundance of the endemic and potentially threatened crab Guajá-do-araripe *Kingsleya attenboroughi* (Brachyura: Pseudothelphusidae), Chapada do Araripe Environmental Protection Area, Northeast, Brazil.

Magalhães, C. (2016). Avaliação dos pseudotelfusídeos (Decapoda: Pseudotelphusidae), Cap. 25, p. 325-336. In: Pinheiro, M.A.A. & Boos, H. (Org.). *Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014*. Porto Alegre, RS: Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, p. 466.

Marochi, M. Z., Costa, M., Leite, R. D., Da Cruz, I. D. C., & Masunari, S. (2018). To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenetic allometry in two Sesamidae species (Crustacea: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(2), 473-486. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000048>

Marochi, M. Z., Trevisan, A., Gomes, F. B., & Masunari, S. (2016). Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Iheringia. Série Zoologia*, 106. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016003>

Martinelli Filho, J. E., Dos Santos, T. M. T., Petracco, M., De Lima-Gomes, R. C., & Magalhães, C. U. (2019). Heterochely and laterality in *Kingsleya castrensis* Pedraza, Martinelli-Filho & Magalhães, 2015 (Decapoda, Pseudothelphusidae). *Crustaceana*, 92(4), 415-427. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003890>

Martins, A. B., & de Aguiar, M. A. M. (2017). Barriers to gene flow and ring species formation. *Evolution*, 71(2), 442-448. <https://doi.org/10.1111/evo.13121>

Mayr, E. (1999). Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. *Harvard University Press*.

Mendes, L. F. et al. (2022). *Guia para avaliação de contaminação por petróleo na biota marinha e sedimentos*. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Projeto INCT AmbTropic. Natal/RN: RN Editora.

Mori, E., Mazza, G., & Lovari, S. (2022). Sexual dimorphism. In *Encyclopedia of animal cognition and behavior* (pp. 6389-6395). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-55065-7_433

Nobre, P. H. P., do Nascimento, W. M., Martins, C. A. M., de Araújo, J. G., Pinheiro, A. P., Silva, J. R. F., & dos Santos, L. C. (2023). Heterochely and laterality in *Fredius ibiapaba* Santos, Tavares, Silva, Cervini, Pinheiro and Santana, 2020 (Decapoda: Brachyura:

Pseudothelphusidae), endemic species from the Ibiapaba plateau, Northeast Brazil. *Journal of Natural History*, 57(45-48), 2114-2125. <https://doi.org/10.1080/00222933.2023.2285482>

Parvizi, E., Naderloo, R., Keikhosravi, A., & Schubart, C. D. (2017). Life history traits and patterns of sexual dimorphism in the freshwater crab *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1809) (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from the western Alborz Mountains, Iran. *The Journal of Crustacean Biology*, 37(3), 323-331. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/rux029>

Pescinelli, R. A., Mantelatto, F. L., & Costa, R. C. (2020). Population features, sexual dimorphism and handedness of the primary freshwater crab *Trichodactylus* cf. *fluviatilis* (Brachyura: Trichodactylidae) from southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 64(2), 95-105. <https://doi.org/10.1080/07924259.2019.1699176>

Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in ecology & evolution*, 20(9), 481-486. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>

Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2016). A new and endangered species of *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4171(2), 365-372. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4171.2.9>

Ralls, K., & Mesnick, S. (2009). Sexual dimorphism. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 1005-1011). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00233-9>

Rohlf, F. J. Software *tpsDig2*, version 2.32. New York, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2021.

Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 129-132. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90024-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J)

Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic zoology*, 39(1), 40-59. <https://doi.org/10.2307/2992207>

Rohlf, F.J. *tpsUtil*, version 1.78. Department of Ecology and Evolution, State University

Rufino, M., Abelló, P., & Yule, A. B. (2004). Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): an application of geometric morphometric analysis to crustaceans. *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 79-83. <https://doi.org/10.1080/11250000409356554>

Scalici, M., & Gherardi, F. (2008). Heterochely and handedness in the river crab, *Potamon potamios* (Oliver, 1804) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 81(4), 507-511. <https://www.jstor.org/stable/20111412>

Scheiner, S. M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual review of ecology and systematics*, 24(1), 35-68. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000343>

Shinozaki-Mendes, R. A., & Lessa, R. (2017). Ontogenetic trajectories in *Callinectes danae* (Crustacea: Brachyura): sex and age polymorphism. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(1), 111-118. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001758>

Siegfried, W. R. (1972). Handedness in the cape river crab *Potamon perlatum* (M. Edw.). *South African Journal of Science*, 68(4), 103-104.

Silva, A. R., & Nogueira, C. S. (2023). From color to shape: ontogenetic shifts in traits of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* (Brachyura: Trichodactylidae). *Canadian Journal of Zoology*, 101(8), 658-671. <https://doi.org/10.1139/cjz-2023-0039>

Silva, T. R. D., Rocha, S. S. D., & Costa Neto, E. M. (2014). Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 31, 20-27. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000100003>

Slatkin, M. (1984). Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 622-630. <https://doi.org/10.2307/2408711>

Slice, D. E. (Ed.). (2006). *Modern morphometrics in physical anthropology*. Springer Science & Business Media.

Smith, I. P., Huntingford, F. A., Atkinson, R. J. A., & Taylor, A. C. (1994). Mate competition in the velvet swimming crab *Necora puber*: effects of perceived resource value on male agonistic behaviour. *Marine Biology*, 120, 579-584. <https://doi.org/10.1007/BF00350078>

Sommer, R. J. (2020). Phenotypic plasticity: from theory and genetics to current and future challenges. *Genetics*, 215(1), 1-13. <https://doi.org/10.1534/genetics.120.303163>

Sotka, E. E. (2012). Natural selection, larval dispersal, and the geography of phenotype in the sea. <https://doi.org/10.1093/icb/ics084>

Su, X., Zhu, B., Ren, Z., & Wang, F. (2022). Differences in Agonistic Behavior and Energy Metabolism between Male and Female Swimming Crab *Portunus trituberculatus* Based on the Analysis of Boldness. *Animals*, 12(18), 2363. <https://doi.org/10.3390/ani12182363>

Timm, N. H. (Ed.). (2002). *Applied multivariate analysis*. New York, NY: Springer New York.

Torres, M. V., Collins, P. A., & Giri, F. (2014). Morphological variation of freshwater crabs *Zilchiopsis collastinensis* and *Trichodactylus borellianus* (Decapoda, Trichodactylidae) among localities from the middle Paraná River basin during different hydrological periods. *ZooKeys*, (457), 171. <https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6726>

Wada, K. (1993). Territorial behavior, and sizes of home range and territory, in relation to sex and body size in *Ilyoplax pusilla* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Marine Biology*, 115, 47-52. <https://doi.org/10.1007/BF00349385>

Wada, K., & Ida, H. (2017). Characteristics of aggressive behaviors of five species of the genus *Ilyoplax* (Brachyura, Dotillidae) in East Asia. *Crustacean Research*, 46, 57-64. https://doi.org/10.18353/crustacea.46.0_57

Wu, B., Zhao, C., Xiong, Z., Mu, C., Xu, S., & Wang, D. (2021). Analysis of the agonistic behaviour and behaviour pattern of *Portunus trituberculatus*. *Aquaculture Research*, 52(5), 2233-2242. <https://doi.org/10.1111/are.15075>

Yeo, D. C., Ng, P. K., Cumberlidge, N., Magalhaes, C., Daniels, S. R., & Campos, M. R. (2008). Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Freshwater animal diversity assessment*, 275-286. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7_30

Zar J.H. *Biostatistical Analysis*. 5th ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall, 2010.

CONCLUSÃO GERAL

Nossos resultados contribuem para o conhecimento sobre maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual de tamanho, crescimento relativo, heteroquelia e lateralidade, assim como também para o dimorfismo sexual de forma, alometria ontogenética e variação populacional do caranguejo de água doce *K. attenboroughi*. Esses resultados ampliam nossa compreensão sobre a biologia e ecologia dessa espécie. Nossos resultados serviram de base para diversos estudos, como por exemplo, para estudos de conservação ou preservação da espécie.

Acreditamos que nossas observações e hipóteses sejam compartilhadas entre outros Pseudoscorpionidae, uma vez que o crescimento alométrico positivo dos quelípodos masculinos e o maior tamanho corporal das fêmeas, assim como o maior alargamento da margem posterior nas fêmeas e nos machos o maior alargamento das margens laterais, parecem ser um padrão em caranguejos de água doce primários.

Sugerimos a realização de estudos comportamentais para avaliar algumas de nossas hipóteses, principalmente relacionadas ao uso do quelípodo entre espécimes com lateralidade direita e esquerda, assim como também estudos que estipulem o real tempo de isolamento e as conexões hídricas entre as populações. Indicamos também, a realização de estudos que avaliem a heterogeneidade ambiental entre as populações e a ocupações de micro-habitat por parte de adultos e juvenis, e estudos moleculares para avaliar se as diferenças na forma corporal entre as populações são resultantes de expressivas variações genéticas que poderiam resultar em especiação ou se na verdade o mesmo genótipo está expressando forma corporais distintas por pressões seletivas distintas nas populações.

Ressaltamos que durante as coletas dos dados usados nos estudos desta dissertação, descartamos a possibilidade eutanasiar os espécimes, pois a espécie apresenta risco de ameaça de extinção. Dessa forma, apesar de dificultar a metodologia, essa decisão foi primordial para não causarmos danos maiores as populações que já se encontram fragilizadas.