



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

JULIANA GONÇALVES DE ARAÚJO

A mudança de cor e as escolhas de substratos correspondentes aumentam a sobrevivência do camarão de água doce *Macrobrachium jelskii* contra peixes predadores

CRATO/CE

2024

JULIANA GONÇALVES DE ARAÚJO

A mudança de cor e as escolhas de substratos correspondentes aumentam a sobrevivência do camarão de água doce *Macrobrachium jelskii* contra peixes predadores

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 Mestra em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro

Coorientador: Prof. Dr. Rafael Campos Duarte

Crato/CE

2024

Eu, Juliana Gonçalves de Araújo, 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 elaborada pelo autor através do sistema
de geração automática da Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri -
URCA

De Araújo, Juliana Gonçalves

A663m A mudança de cor e as escolhas de substratos correspondentes aumentam a sobrevivência do camarão de água doce *Macrobrachium jelskii* contra peixes predadores / Juliana Gonçalves De Araújo. Crato - CE, 2024.

49p. il.

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

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

Coorientador(a): Prof. Dr. Rafael Campos Duarte

1.Crustacea, 2.Camuflagem, 3.Modelo visual, 4.Uso de habitat, 5.Predação;
I.Título.

CDD: 577

JULIANA GONÇALVES DE ARAÚJO

A MUDANÇA DE COR E AS ESCOLHAS DE SUBSTRATOS CORRESPONDENTES FACILITAM A CAMUFLAGEM E AUMENTAM A SOBREVIVÊNCIA DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE *Macrobrachium jelskii* CONTRA PEIXES PREDADORES. Dissertação do Mestrado em Diversidade Biológica e Recursos Naturais apresentada à Universidade Regional do Cariri – URCA, para obtenção do título de Mestra em Diversidade Biológica e Recursos Naturais

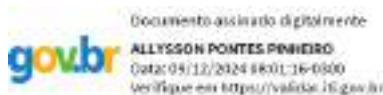
APRESENTADO EM **31 / 10 / 24**

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro (Presidente da banca)

Instituição de vínculo: Universidade Regional do Cariri – URCA

Assinatura:



Prof. Dr. Rafael Campos Duarte (Vice-Presidente da banca)

Instituição de vínculo: Universidade de Aveiro – Portugal

Assinatura:

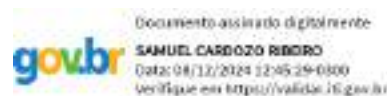


Assinado por: Rafael Campos
Duarte
Identificação: PA588-PZ757822
Data: 2024-12-04 às 12:30:09

Prof. Dr. Samuel Cardoso Ribeiro (Membro interno)

Instituição de vínculo: Universidade Federal do Cariri – UFCA

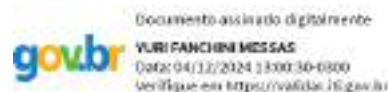
Assinatura:



Prof. Dr. Yuri Fanchini Messas (Membro externo)

Instituição de vínculo: Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP

Assinatura:



Aos meus pais, por todo o apoio e dedicação aos meus estudos!

Amo vocês!!

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família por toda fé depositada em mim e por todo apoio, sem a força de vocês essa caminhada seria, sem dúvidas, mais árdua. Obrigada mainha e painho por, dentro das condições de vocês, me proporcionarem uma boa educação e me guiarem nesse caminho. Obrigada também, irmãzinha, por nossa amizade e companheirismo. Amo vocês!!

Ao meu orientador, Allysson P. Pinheiro, por sempre topa as loucuras que eu proponho e por acreditar em mim. Obrigada por nossa relação harmoniosa, pelas boas conversas e trocas de conhecimento!

Ao meu coorientador, Rafael Duarte, por ter topado entrar nessa orientação e por ter me ensinado tanto sobre coloração, camuflagem e ciência. Obrigada por toda paciência e ajuda indescritível. (Ps. Nem acredito que o Duarte é meu coorientadooor).

Agradeço ao meu namorado, Whanderson, por estar sempre ao meu lado independente da situação, por acreditar em mim e me ajudar a continuar com os meus propósitos todos os dias, por sempre me mostrar o lado bom de tudo e me ensinar sobre otimismo e paciência. Obrigada por nossa amizade, cumplicidade e amor. Te amo!

Ao meu amigo Pedro Sérgio, por nossa amizade, conversas, trilhas e pelas mudinhas de plantas. Obrigada por confiar sua câmera a mim para que eu pudesse realizar as fotografias desse trabalho. Você foi importante para a conclusão desse trabalho!

Agradeço ao meu amigo Carlos Martins (Carlinhos sensação kkkk), por ser um amigo para todas as horas, inclusive nas reclamações sobre a vida e especialmente sobre a pós. Obrigada por a nossa amizade e parceria. Obrigada, amigo, você é um amigo kkkk.

Aos meus amigos da carcinologia e da vida, PH e Carlito, por nossas brincadeiras, coletas (seja meia noite ou “no pinga do meidia”), conversas serias sobre a vida e sobretudo as “besteiras” que conversamos nos momentos de descontração. Vocês são fulminantes!

Para a realização desse trabalho tive a ajuda indispensável da galera do LACRUSE, tanto para coleta como na realização dos experimentos, em especial as Alcântaras (Carla, Laura e Maria), Paulo Henrique (PH) e Whan, que me ajudaram diretamente durante os experimentos, minha eterna gratidão, vocês foram muito importantes nessa etapa. Aos

demaís que se disponibilizaram em me ajudar na coleta (não vou citar nomes, pois foram muitos e posso esquecer de alguém), também deixo aqui meu muito obrigada. E a todos que fazem parte da família LACRUSE, que me ajudaram direto ou indiretamente, gratidão.

A URCA me deu uma amizade massa demais (como diz ela), minha amiga Lucinha, saiba que te quero muito bem e sempre carregarei comigo as nossas conversas e seus conselhos. Obrigada por tudo que já fez e faz por mim e por nossa amizade!

As minhas amigas de vida, Jailza e Stephane, obrigada por toda torcida, oração e por estarem sempre ao meu lado (mesmo que eu demore 3 dias para responder as mensagens kkkk). Vocês são a personificação de amizade!

Mesmo depois de 8 anos de conclusão, ainda preciso agradecer aos meus professores do Ensino Médio. Agradeço em especial a professora de biologia, Gisete, por ter despertado ainda mais o meu interesse por essa área tão apaixonante. Aos demais, Elion, Marquinhos, George, Mônica, Cida Vieira, Everaldo, Waldeane, Josivilma, Socorro, Cícero, Rondineli e a todos que fizeram parte da construção de minha base, obrigada por terem tornado minha educação básica boa o suficiente para que eu pudesse seguir um caminho de estudos!

Agradeço também a querida Cy (Francy Brito), por ter desempenhado seu papel na secretaria do PPGDR com maestria. Obrigada por sempre buscar as melhores formas de ajudar os alunos. Você é uma pessoa maravilhosa!

Agradeço também ao PPGDR e aos docentes pela minha formação e pelas experiências vividas durante esse processo. Levarei sempre os aprendizados para minha vida!

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela bolsa de estudos a mim concedida durante o desenvolvimento da nossa pesquisa.

*Eu não tenho filosofia: tenho sentidos...
Se falo na Natureza não é porque saiba o que ela é.
Mas porque a amo, e amo-a por isso,
Porque quem ama nunca sabe o que ama
Nem porque ama, nem o que é amar.*

Alberto Caeiro (Fernando Pessoa)

RESUMO

Muitos animais têm a capacidade de ajustar a coloração corporal ao seu ambiente, visando esconder-se dos predadores e otimizar a camuflagem. No entanto, os estudos que avaliam a eficácia das escolhas comportamentais e da mudança de cor para camuflagem usando presas e predadores reais são escassos, com a maioria das pesquisas até o momento baseando-se em modelos artificiais. Aqui, utilizamos análise de imagem e modelagem visual de um peixe predador para avaliar o ajuste de cor e a camuflagem do camarão de água doce *Macrobrachium jelskii*, criado em diferentes substratos (branco, preto e vermelho) desde a eclosão. Investigamos, em seguida, se esses indivíduos ocupam preferencialmente os substratos nos quais cresceram e se isso aumenta sua sobrevivência contra peixes predadores. Inicialmente, os camarões recém-eclodidos e transparentes desenvolveram diferentes colorações corporais e luminância de acordo com os substratos branco, preto e vermelho em que cresceram, reduzindo os contrastes cromáticos e acromáticos contra os substratos na perspectiva do predador. Quando foi oferecida uma escolha entre os três substratos, os camarões criados em substratos preto e vermelho ocuparam predominantemente os substratos de origem, enquanto aqueles criados em substratos brancos não mostraram preferência. O ajuste eficiente de cor e a ocupação preferencial de substratos com cores correspondentes garantiram maior sobrevivência dos camarões, com os peixes atacando menos e demorando mais para detectar os camarões camuflados. Nossos achados indicam que o ajuste de cor de *M. jelskii* ao seu ambiente é adaptativo, aprimorando a camuflagem e reduzindo a predação por predadores visuais.

Palavras-chave: Crustacea, camuflagem, modelo visual, uso de habitat, predação.

ABSTRACT

Many animals have the ability to adjust their body color to their environment in order to hide from predators and optimize camouflage. However, studies evaluating the effectiveness of behavioral choices and color change for camouflage using real prey and predators are scarce, with most research to date relying on artificial models. Here, we use image analysis and visual modeling of a predatory fish to assess the color matching and camouflage of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* raised on different substrates (white, black, and red) from hatching. We then investigated whether these individuals preferentially occupy the substrates on which they grew and whether this increases their survival against predatory fish. Initially, the newly hatched transparent shrimp developed different body coloration and luminance according to the white, black, and red backgrounds on which they grew, reducing the chromatic and achromatic contrasts against the substrates from the predator's perspective. When given a choice between the three substrates, shrimp raised on black and red backgrounds predominantly occupied their native substrates, while those from white backgrounds showed no preference. Efficient color matching and the preferential occupation of substrates with corresponding colors ensured greater shrimp survival, as fish attacked less and took longer to detect camouflaged shrimp. Our findings indicate that *M. jelskii*'s color matching to its environment is adaptive, enhancing camouflage and reducing predation by visual predators.

Keywords: Crustacea, background matching, camouflage, visual model, habitat use, predation.

SUMÁRIO

1. RESUMO	i
2. ABSTRACT	ii
3. LISTA DE FIGURAS	iii
4. LISTA DE TABELAS	iv
5. INTRODUÇÃO	6
6. MATERIAL E MÉTODOS	10
7. Obtenção do material biológico	10
8. Desenho experimental	10
9. Fotografia e análise de imagens	11
10. Modelagem visual	12
11. Ajuste de cor e camuflagem	13
12. Experimento de ocupação dos substratos	13
13. Experimento de predação	14
14. Análises estatísticas	15
15. RESULTADOS	18
16. Ajuste de cor e camuflagem	18
17. Experimento de ocupação dos substratos	20
18. Experimento de predação	23
19. DISCUSSÃO	26
20. CONSIDERAÇÕES FINAIS	30
21. REFERÊNCIAS	31
22. ANEXOS	39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Indivíduos de *Macrobrachium jelskii* provenientes dos três diferentes substratos experimentais. a) camarão nascido e criado em substrato vermelho; b) camarão nascido e criado em substrato branco; c) camarão nascido e criado em substrato preto.

Figura 2: Avaliação do ajuste de luminância, cor e camuflagem de corpo dos camarões *Macrobrachium jelskii* em substratos branco e preto na visão do peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*). Luminância (a) e cor (b) de camarões nascidos e crescidos por 120 dias em substratos branco e preto. Contrastes acromáticos (c) expressos como valores de JND (*just-noticeable-differences*) entre os camarões e os respectivos substratos. Em (a) e (b), os quadrados representam as médias de cada grupo, as barras o erro-padrão, e os círculos os dados brutos. Em (c), as caixas indicam valores de mediana, e intervalo entre 1º e 3º quartis (IQR) e as barras se distribuem até os valores mais baixos e mais altos dentro de 1,5*IQRs. Os violinos representam a distribuição dos dados. A linha tracejada representa o valor de 1 JND, que indica o limite de discriminação entre os camarões e o substrato pelo predador. NS não significativo; *** $p < 0,001$.

Figura 3: Avaliação do ajuste de luminância, cor e camuflagem de corpo dos camarões *Macrobrachium jelskii* em substratos preto e vermelho na visão do peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*). Luminância (a) e cor (b) de camarões nascidos e crescidos por 120 dias em substratos preto e vermelho. Contrastes cromáticos (c) expressos como valores de JND (*just-noticeable-differences*) entre os camarões e os respectivos substratos. Em (a) e (b), os quadrados representam as médias de cada grupo, as barras o erro-padrão, e os círculos os dados brutos. Em (c), as caixas indicam valores de mediana, e intervalo entre 1º e 3º quartis (IQR) e as barras se distribuem até os valores mais baixos e mais altos dentro de 1,5*IQRs. Os violinos representam a distribuição dos dados. A linha tracejada representa o valor de 1 JND, que indica o limite de discriminação entre os camarões e o substrato pelo predador. NS não significativo; *** $p < 0,001$.

Figura 4: Variação na ocupação (em %) de camarões *Macrobrachium jelskii* que cresceram em substrato vermelho, preto e branco por 120 dias quando dada uma escolha entre esses três tipos de substratos ao longo de 48 horas. As áreas em amarelo e cinza representam o período diurno e noturno, respectivamente.

Figura 5: Taxa de ocupação (em %) de camarões *Macrobrachium jelskii* que cresceram em substratos brancos, pretos e vermelhos por 120 dias quando dada uma escolha entre substratos com ou sem correspondência de cor por 48 horas. Os círculos indicam as estimativas do modelo generalizado misto considerando a mediana da porcentagem de indivíduos ocupando os substratos ao longo do experimento, enquanto as barras de erro indicam o intervalo de confiança a 95% ao redor das estimativas.

Figura 6: Predação dos camarões *Macrobrachium jelskii* pelo peixe tucunaré (*Cichla* sp.) em diferentes substratos. Número de ataques sofridos pelos camarões (a) e tempo despendido até a efetivação do ataque pelo tucunaré (b) em camarões com ou sem correspondência de cor com o substrato. As barras indicam médias e as barras de erro o erro-padrão.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Resultados das análises de variância (ANOVA) aplicadas aos modelos lineares de efeitos mistos, testando diferenças dos contrastes JND (*just-noticeable-differences*) de luminância e cor de corpo de *Macrobrachium jelskii* na visão do peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*). A variação do JND de luminância foi testada entre camarões e substratos branco e preto. A variação do JND de cor foi testada entre substratos preto e vermelho.

Tabela 2: Resultados das análises de variância (ANOVA) aplicadas aos modelos lineares de efeitos mistos, testando diferenças no número de ataques sofridos por *Macrobrachium jelskii* nos três tipos de substratos pelo peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*) e no tempo despendido pelo peixe predador para atacar camarões camuflados e não camuflados, nos três tipos de substrato. Os dados de número de ataques e tempo para atacar foram transformados em raiz quadrada para atender as premissas dos modelos.

INTRODUÇÃO

A cor corporal é uma característica importante para os animais por diversos aspectos, desde seleção sexual (Batabyal et al., 2023), proteção contra radiação solar (Auerswald et al., 2008; Deville et al., 2024) e comunicação social (Aguilar et al., 2024). Outra função bastante difundida é a cor como mecanismo de sobrevivência contra predadores por meio de estratégias que visam aumentar a conspicuidade do padrão de cor ou reduzir o sinal cromático. A coloração aposemática consiste no uso de cores fortes como um sinal de que a presa é impalatável e pouco lucrativa para o predador, característica que está geralmente associada com a presença de toxinas (Cannizzaro e Höbel, 2023; Berg et al., 2024). Por outro lado, a coloração disruptiva ocorre quando o animal exibe padrões, como listras e manchas, próximos às margens corporais levando a quebra do contorno corporal dos animais, e dessa forma dificultando o reconhecimento pelo predador (de Alcântara Viana et al., 2022). Finalmente, a correspondência com o plano de fundo é caracterizada pela estreita similaridade em cor e brilho entre o animal e o fundo ao qual se encontra (Demitrova e Merilaita, 2009), resultando em uma aparência de fenótipo-ambiente (Green et al., 2019). Assim, os padrões de cores em alguns animais possuem a importante função de evitar a predação, em especial para aqueles que estão em constante perigo na natureza.

O papel da camuflagem nos animais tem despertado o interesse de pesquisadores há muito tempo, servindo como apoio para o entendimento de teorias evolutivas aceitas até os dias atuais (por exemplo, Darwin, 1794; Wallace, 1867). Ao longo da evolução, diferentes estratégias de camuflagem foram selecionadas em animais de variados grupos taxonômicos, contribuindo na redução da percepção visual por parte dos predadores e, conseqüentemente, diminuindo os riscos de predação (Siegenthaler et al., 2018; Cuthill, 2019; de Alcantara Viana et al., 2023). Nessa perspectiva, a capacidade de ajustar a cor de corpo ao ambiente, resultando em uma correspondência com o fundo, pode favorecer a sobrevivência diante de predadores (Stevens e Merilaita, 2009). Estudos recentes têm avaliado a capacidade de mudança de cor em animais aquáticos de diferentes ecossistemas (Fuhrmann et al., 2011; Stevens et al., 2013; Stevens et al., 2014; Duarte et al., 2017; Díaz-Jiménez et al. 2018; Tomas et al., 2020; McLean, 2021), demonstrando muitas vezes o seu papel como mecanismo de defesa anti-predação.

A coloração corpórea de diversos organismos é controlada por células pigmentares, denominadas cromatóforos. A coloração é resultado de mudanças no tipo, número e expansão dos pigmentos dentro dos cromatóforos, sendo que o corpo de um animal fica mais pigmentado à medida que os cromatóforos se dispersam (Bauer, 2004; Umbers et al., 2014). Dessa forma, o ajuste da cor do corpo em relação ao ambiente pode acontecer em diferentes escalas de tempo, dependendo da dispersão dos pigmentos e organização espacial dos cromatóforos. Ajuste de cor podem ocorrer rapidamente, em questão de segundos ou minutos, ou de forma lenta e gradual, ao longo de dias ou semanas (Umbers et al., 2014), sendo esta última a forma mais comum, porém menos estudada (Duarte et al., 2017). Em crustáceos, a coloração corporal é controlada por hormônios associados a glândula sinusial, localizada no pedúnculo ocular (Bauer, 2004; McLean, 2021; Borisov et al., 2022) e a mudança ocorre de forma gradual e com efeitos mais duradouros (Bowman, 1942; Bauer, 1981; Flores e Chien, 2011; Stevens, 2016; Duarte et al., 2017). Para esses organismos, a coloração é um mecanismo ecológico funcional e pode ser modulado de acordo com a necessidade (Tomas et al., 2020; da Costa et al., 2021). Com isso, algumas espécies podem mudar a cor corporal em função da cor do ambiente, e estudos vêm analisando os efeitos dessa mudança em diferentes cenários (Fuhrmann et al., 2011; Stevens et al., 2013; Stevens et al., 2014; Duarte et al., 2017; Díaz-Jiménez et al. 2018; Tomas et al., 2020; McLean, 2021).

De um modo geral, a coloração corporal é uma característica que sofre pressões seletivas e modela a interação das espécies e seu meio (Deville et al., 2024), assim a capacidade de ajuste de cor pode estar associada à percepção do ambiente por parte dos animais. Adicionalmente, a escolha de ambientes que proporcionem a camuflagem também pode favorecer a sobrevivência diante de predadores. Para Stevens e Ruxton (2019), a escolha de ambientes e substratos é modelada a partir do risco de predação que o animal sofre, sendo uma solução plausível a escolha de ambientes que combinem com sua aparência, resultando em implicações ecológicas e evolutivas. Dessa forma, o comportamento de escolha de substratos para minimizar a detecção por predadores visuais pode ser observada em diferentes grupos de animais, como observado para caranguejos sulcados *Xantho hydrophilus* (Dyer e Stevens, 2024), lagartos em seus ambientes naturais (Marshall et al., 2016), e para o peixe *Gobius paganellus* (Smithers et al., 2018). Para animais que conseguem mudar seus padrões de cores e têm preferência

por cores de fundos, é provável que a informação visual e a percepção do ambiente sejam fatores significativos para as escolhas (Stevens e Ruxton, 2019).

Em ecossistemas de água doce neotropicais, os camarões *Macrobrachium* tendem a buscar abrigo em macrófitas (Montoya, 2003; Silva et al., 2019), que proporcionam microhabitats complexos (Silva et al., 2019). A preferência por habitats mais complexos pode estar associada a uma estratégia contra a predação, uma vez que estes camarões são comumente indicados como item alimentar da dieta de peixes, *Cichla monoculus*, *Australoheros perdi* e *Plagioscion squamosissimus* (Santos et al., 2001; Capra e Bennemann, 2009; Ottoni et al., 2011; Mendonça et al., 2018; Silva et al., 2024). Recentemente, Araújo e colaboradores (2023) revelaram experimentalmente que indivíduos adultos do camarão *Macrobrachium jelskii* conseguem ajustar a cor de corpo a diferentes cores de fundo, sugerindo camuflagem por correspondência de plano de fundo. Embora seja uma espécie de pequenas dimensões (Holthuis, 1952), potencializando o status de presa, *M. jelskii* tem alta capacidade de se estabelecer em novos ambientes, resultando em ampla distribuição nas bacias hidrográficas do Brasil (Magalhães et al., 2005; Vera-Silva et al., 2016).

Apesar da crescente investigação acerca do papel da mudança de cor para camuflagem em diferentes grupos animais, ainda há diversas lacunas a serem preenchidas (Duarte et al., 2017). Primeiramente, muitos dos estudos iniciais sobre cor se concentram no papel dos pigmentos e nos mecanismos fisiológicos subjacentes, com poucos trabalhos investigando questões ecológicas e evolutivas acerca do valor adaptativo da mudança de cor (Stevens, 2016). Em segundo, a maior parte dos trabalhos que testam a função da camuflagem e da adaptação cromática se limita ao uso de réplicas artificiais ou modelos computadorizados, tornando urgente estudos que utilizam animais reais em condições mais similares às do ambiente natural (de Alcântara Viana et al., 2022). Por fim, é comum que os trabalhos sejam conduzidos nas nossas perspectivas tendenciosas e antropocêntricas, e geralmente trabalhos com animais são desenvolvidos a partir das nossas experiências e habilidades, ignorando que cada espécie tem sua própria história evolutiva e percepção do mundo (Brebner et al., 2024).

Diante disso, há uma evidente necessidade de trabalhos investigando interações comportamentais entre presas e predadores reais, bem como a padronização e uso de métodos controlados e robustos que considerem as características visuais dos animais (de

Alcântara Viana et al., 2022). No intuito de preencher algumas dessas lacunas, conduzimos nosso estudo utilizando como modelo de presa o camarão *M. jelskii*, e como modelo de predador, o peixe tucunaré *Cichla* sp. que é predador natural de *Macrobrachium* em regiões tropicais (Santos et al., 2001; Capra e Bennemann, 2009). Especificamente, avaliamos o papel do ajuste cromático dos camarões para camuflagem utilizando um modelo visual do peixe predador e testamos se os camarões ocupam substratos que conferem melhor camuflagem e consequentemente garantem maior sobrevivência contra os predadores.

Com base nas evidências de que *M. jelskii* ajusta a sua cor de corpo a diferentes tipos de fundos (Araújo et al. 2023), utilizamos um modelo visual do peixe tucunaré *Cichla monoculus* para testar se o ajuste de brilho e cor de camarões que nasceram e cresceram em substratos de brilho (substrato branco x substrato preto) e cor (substrato preto x substrato vermelho) distintos (Figura Suplementar 1) reduzem o potencial de detecção pelos peixes predadores e consequentemente conferem camuflagem diferencial de brilho e cor para os camarões nos diferentes substratos. Nossa hipótese foi de que a similaridade de cor e brilho entre os grupos de camarões corresponde ao seu substrato de origem. Assim, esperamos que camarões nascidos e criados em substratos brancos apresentem valores mais altos de brilho que aqueles dos substratos pretos, enquanto os camarões de substrato vermelho exibam coloração mais avermelhada que os do substrato preto. Esse ajuste proporcionará uma melhor camuflagem quando comparado aos substratos alternativos. Avaliamos também se os camarões que cresceram nos diferentes substratos exibem preferência de ocupação por esses substratos quando dada uma escolha entre substratos com e sem correspondência de cor e brilho. Nossa hipótese foi de que camarões selecionam e ocupam substratos de acordo com a correspondência de cor e brilho, com os camarões ocupando os substratos que conferem melhor camuflagem por mais tempo que aqueles onde esses se mostram mais conspícuos. Por fim, realizamos um experimento em laboratório para avaliar o valor adaptativo da camuflagem de *M. jelskii* mediante situação real de predação. Conduzimos os experimentos de predação expondo camarões camuflados e não camuflados ao peixe tucunaré *Cichla* sp. sob a hipótese de que camarões com correspondência de cor e brilho (camuflados) seriam menos predados que aqueles sem correspondência.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção do material biológico

Realizamos a coleta dos camarões no reservatório Manoel Balbino, no município de Caririaçu, sul do estado de Ceará, durante uma amostragem em março de 2023. Coletamos os camarões com auxílio de peneiras com 50 cm de diâmetro (2 mm de abertura de malha) às margens do reservatório junto a bancos de macrófitas. Coletamos ao todo 21 fêmeas ovígeras que estavam carregando embriões em estágio semelhante de desenvolvimento, para minimizar o efeito da idade entre os camarões juvenis utilizados no estudo (veja detalhes abaixo). Após a amostragem, acondicionamos as fêmeas de *M. jelskii* em uma caixa térmica com água do reservatório e as encaminhamos ao Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE) da Universidade Regional do Cariri (URCA).

Desenho experimental

Em laboratório, distribuímos as fêmeas ovígeras em nove aquários de vidro equipados com substratos de cascalho com granulometria de 0,5 – 1 mm nas cores preto, vermelho e branco (três aquários para cada cor de substrato), conforme Araújo et al. (2023). Cada aquário tinha capacidade total de 36 L (medindo 40 × 30 × 30 cm de comprimento, largura e altura, respectivamente). Além disso, disponibilizamos abrigos confeccionados com lã 100% acrílica que simulavam macrófitas e tinham cor semelhante à cor do substrato. Interligamos os aquários a um sistema de filtragem fechado, equipado com filtro tipo SUMP (90 × 40 × 40 cm de comprimento, largura e altura, respectivamente), com filtrações mecânica, química e biológica. A iluminação do ambiente era composta por 12h de luz clara (fotoperíodo dia com início às 05:30) e 12h de escuro (fotoperíodo noite com início às 17:30). A luz era controlada automaticamente por um temporizador digital com transição gradual de luz com duração de 10 minutos, que simulava a transição natural entre dia e noite.

Mantivemos as fêmeas nos aquários durante 30 dias, até a eclosão total dos juvenis, quando as retiramos e sacrificamos por congelamento. Os camarões recém-eclodidos permaneceram nas condições experimentais por um período mínimo de 120 dias. Durante este período, alimentamos os camarões com a ração “Crusta Sticks” da Tropical®, oferecida *ad libitum*, duas vezes ao dia (manhã e tarde). Além disso, mensuramos diariamente a temperatura (média ± desvio-padrão: 26,28°C ± 0.67), o potencial

hidrogeniônico (pH) ($6,89 \pm 0,37$) e a condutividade elétrica (CE) ($33,34^{10} \mu\text{S cm}^{-1} \pm 2,15$) da água. Após este período fotografamos os camarões e em seguida os submetemos aos experimentos de ocupação e predação. Os substratos utilizados mostraram-se diferentes na visão dos peixes predadores (Figura Suplementar 1), possibilitando testar de forma independente a capacidade dos camarões em ajustar tanto a cor quanto o brilho do corpo (veja detalhes abaixo).

Fotografia e análise de imagens

Usamos uma câmera digital Canon EOS Rebel T5i, acoplada a uma lente de 215 mm, com captura de luz para o espectro visível (400 – 700 nm), para fotografar amostras de substrato (5 de cada tipo) e camarões vivos (27 de cada grupo) (Figura 1). Obtivemos as imagens em formato RAW, sob iluminação natural, balanço de branco manual, abertura fixa (f/8.0) e ISO 400, a uma distância padronizada de 10 cm entre a câmera e o objeto fotografado. Em todas as imagens havia uma escala de tamanho e um padrão de reflectância conhecida (preto 3,2% e branco 91,6%) para equalizar as respostas da câmera a mudanças na iluminação ambiente e assim podermos criar imagens multiespectrais linearizadas e equalizadas conforme os procedimentos descritos por Stevens et al. (2007) e Troscianko e Stevens (2015). Nessas imagens, os valores em pixel extraídos são lineares aos valores de reflectância, sendo que, 255 pixels representam 100% de reflectância em imagens de 8 bits (Stevens et al., 2007). Imagens multiespectrais separam a informação em diferentes camadas de acordo com o espectro luminoso, sendo que para câmeras digitais como a que usamos, geramos camadas com reflectância nos canais vermelho, verde e azul (sistema RGB).

Em seguida, marcamos regiões de interesse (ROIs) em cada imagem multiespectral dos camarões e substratos para obter estimativas de brilho e cor. Nos camarões, o ROI consistiu em toda a área corporal desde a região abaixo dos olhos até o último somito pleonal, evitando o estômago e os apêndices (similar ao realizado por Duarte et al., 2018 e Green et al., 2019). Nos substratos, marcamos um quadrado com 3 cm de lado compreendendo toda a amostra fotografada. Usamos o software ImageJ para criar e analisar as imagens multiespectrais através do plugin “Multispectral Image Calibration and Analysis” – MICA toolbox (Troscianko e Stevens, 2015).

Modelagem visual

Analizamos a cor e o brilho dos camarões e substratos a partir do modelo de visão do peixe *Cichla monoculus*, uma vez que esses animais são predadores naturais de *Macrobrachium* (Capra e Bennemann, 2009; Santos et al., 2001; Mendonça et al., 2018) e temos informações disponíveis sobre o seu sistema visual (Escobar-Camacho et al., 2019). Além disso, com base nos registros da distribuição geográfica de *C. monoculus* (Willis et al. 2010, 2012) e *M. jelskii* (Melo 2003; Vera-Silva et al. 2016), constatamos que estas espécies coocorrem naturalmente na bacia hidrográfica do Rio Amazonas.

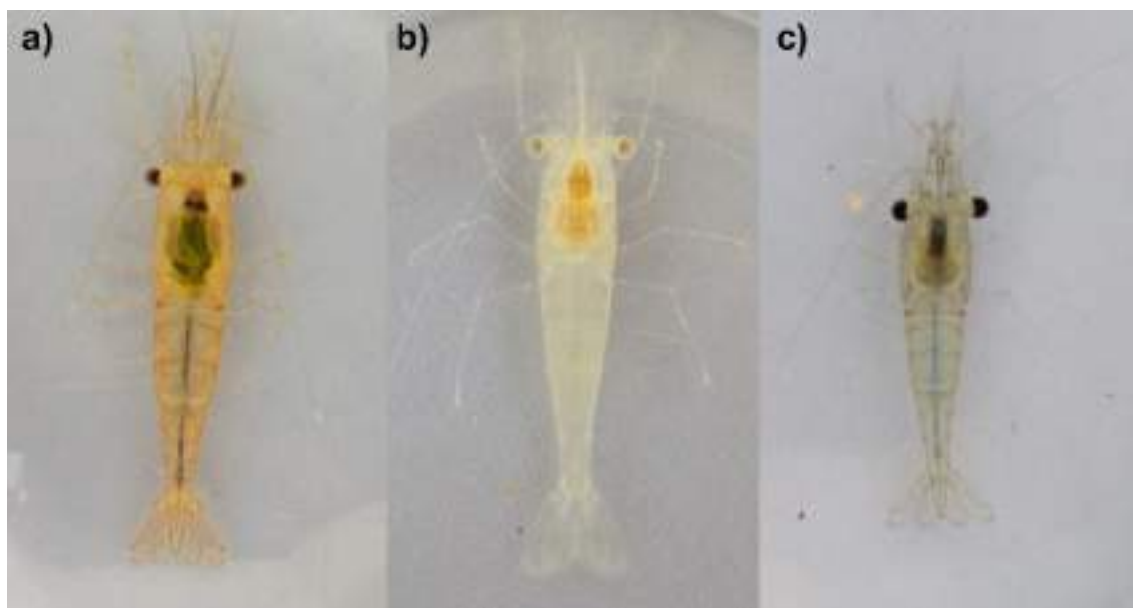


Figura 1: Indivíduos de *Macrobrachium jelskii* provenientes dos três diferentes substratos experimentais. a) camarão nascido e criado em substrato vermelho; b) camarão nascido e criado em substrato branco; c) camarão nascido e criado em substrato preto.

Para a modelagem visual, assumimos que *C. monoculus* possui um sistema visual tricromático, uma vez que sua visão é baseada principalmente na expressão de três genes (SWS2A, RH2A β e LWS) que são responsáveis, respectivamente, pela codificação de três proteínas da classe das opsinas sensíveis a ondas curtas, médias e longas (Escobar-Camacho et al., 2019). Com base nestes genes, a faixa de sensibilidade de *C. monoculus* para cones simples é de 480–491 nm para ondas curtas (SWS), com cones duplos apresentando faixa de sensibilidade de 524–543 nm para ondas médias (MWS) e de 575–605 para ondas longas (LWS) (Escobar-Camacho et al., 2019).

Ajuste de cor e camuflagem

Utilizamos o modelo Receptor Noise-Limited (RNL) (Vorobyev e Osório, 1998) para calcular a correspondência de cor e luminância entre camarões e substratos. Para isso utilizamos o número relativo de fotorreceptores conhecidos para *C. monocolus* de 5:9:3 (SWS:MWS:LWS) (Escobar-Camacho et al., 2019), sendo considerada uma fração de Weber de 0,05 para o fotorreceptor mais abundante no cálculo dos contrastes de cor e luminância. Estimamos a luminância dos camarões e substratos a partir dos valores de refletância do canal MWS, enquanto a cor, através de dois canais de oposição, o primeiro opondo os canais verde [MWS] e vermelho [LWS] e o segundo opondo amarelo [LWS + MWS] e azul [SWS]. Em seguida, calculamos os valores de contrastes acromáticos (i.e., com base na luminância) e cromáticos (i.e., com base na cor) pelo método de “*just noticeable differences*” (JNDs), para avaliar como os camarões são perceptíveis pelo predador nos diferentes substratos, uma vez que os valores JND indicam a distinção entre objetos por parte de um observador. A detecção por parte do animal é ocorre quando valores de JNDs são maiores que 1, aumentando a detecção conforme esse valor aumenta. Valores abaixo de 1 indicam que o predador é incapaz de distinguir os objetos em comparação.

Experimento de ocupação dos substratos

Para testar o comportamento de ocupação de *M. jelskii* a substratos de diferente coloração e brilho utilizamos um aquário de vidro com capacidade para 108 L (90 × 30 × 40 cm de comprimento, largura e altura, respectivamente), interligado a um sistema de filtragem fechado, com o fundo dividido em três quadrantes de 900 cm² (30 cm x 30 cm), cada um preenchido com uma cor de substrato (branco, preto e vermelho, usando o mesmo tipo de substrato descrito acima). A iluminação do ambiente foi composta por 12 horas de luz branca (fotoperíodo dia) e 12 horas de luz vermelha (fotoperíodo noite). A luz branca foi controlada automaticamente por um temporizador digital, equipado com transição gradual de luz com duração de 10 minutos, utilizada para simular a transição natural entre os fotoperíodos. A iluminação vermelha foi controlada por um segundo temporizador digital, sendo utilizada para o fotoperíodo noite devido à pouca

sensibilidade dos crustáceos na percepção a esse comprimento de onda (Hazlett, 1966), permitindo assim a gravação do comportamento dos camarões durante a noite.

Realizamos o experimento de ocupação entre os dias 23 e 29 de setembro de 2023, utilizando o mesmo aquário e de forma sequencial para camarões que cresceram nos substratos preto, vermelho e branco. No início de cada experimento, colocamos quatro camarões do mesmo tipo cromático (pretos, vermelhos ou brancos) em cada quadrante de substrato, totalizando 12 camarões por experimento. O comportamento de ocupação e exploração dos indivíduos foi gravado por câmeras SJCAM, modelo SJ8Air, por 48h seguidas para cada tipo cromático, totalizando seis dias de gravação. Para quantificar a ocupação dos camarões nos três diferentes substratos ao longo do tempo, registramos o número total de indivíduos ocupando cada substrato a cada hora de gravação.

Experimento de predação

Utilizamos exemplares de *Cichla* sp. como peixe predador, para poder de comparação entre os resultados de modelagem visual e o experimento de predação. Obtivemos três exemplares com aproximadamente 25 cm de comprimento de uma loja de aquarismo. Para aclimação, mantivemos os exemplares de *Cichla* sp. em aquário de vidro de 108 L durante 3 dias, sendo alimentados uma vez ao dia com exemplares de *M. jelskii*. No quarto dia, não alimentamos os peixes, os quais permaneceram sem alimentação pelo período mínimo de 24h antes do experimento de predação. Utilizamos ao todo três aquários com capacidade para 108 L (mesmas dimensões do aquário de manutenção dos predadores) para o experimento de predação. Configuramos cada aquário com uma cor homogênea de substrato (branco, preto ou vermelho), sendo disponibilizada aeração constante. Para cada réplica do experimento, dispusemos de forma aleatória dois camarões provenientes de cada cor de substrato, totalizando seis camarões. Em seguida, adicionamos em cada aquário um exemplar de *Cichla* sp., e gravamos o comportamento de predação por um tempo total de 2h, por meio de câmeras SJCAM, modelo SJ8Air.

Decorridas 2 h de experimento, retiramos o predador e contabilizamos os camarões não predados. Realizamos esse procedimento três vezes por dia, uma vez para cada cor de substrato, durante seis dias, totalizando seis réplicas por cor de substrato e dezoito réplicas ao final do experimento. Utilizamos cada peixe predador uma única vez por dia, não sendo utilizado novamente por um período mínimo de 24h para padronização

do tempo de jejum entre os experimentos. Além disso, a escolha do peixe predador ocorreu de forma aleatória para que o predador fosse utilizado em diferentes cores de substrato ao longo do experimento, evitando a habituação do predador ao ambiente de predação. Para cada réplica contabilizamos a frequência de ataques sofridos pelos camarões e o tempo de duração de cada ataque. Determinamos a frequência de ataque como o número de ataques sofridos pelos camarões de cada grupo, enquanto o tempo de ataque foi contabilizado como o intervalo de tempo entre a percepção do camarão pelo predador, determinada pelo momento em que o tucunaré se voltou e se movimentou em direção ao camarão, e a efetivação do ataque.

Análises estatísticas

Utilizamos diferentes testes *t* de *student* para amostras independentes para avaliar a habilidade de ajuste de cor e luminância de *M. jelskii* quando expostos à diferentes substratos por 120 dias desde o momento da eclosão. Para isso, comparamos cor (i.e., o canal de oposição entre verde e vermelho) e luminância entre camarões que cresceram nos substratos preto e vermelho para testar se camarões criados em substratos com cor diferente, mas luminância semelhante (Figura Suplementar 1), exibiriam cor diferente, mas mesma luminância. Em seguida, comparamos cor e luminância entre camarões que cresceram nos substratos preto e branco para testar se camarões criados em substratos com luminância diferente, mas cor semelhante, exibiriam luminância diferente, mas cor similar. Para evitar a utilização do mesmo conjunto de 27 camarões que cresceram no substrato preto nas duas comparações, sorteamos 13 camarões para cada teste (preto x vermelho; preto x branco), garantindo assim a independência das observações. Da mesma forma, para manter um delineamento experimental balanceado, sorteamos do total de 27 camarões que cresceram nos substratos vermelhos e brancos, 13 indivíduos para cada comparação.

Após avaliar a capacidade de ajuste de cor e luminância de *M. jelskii* em diferentes substratos, testamos se estes atributos são eficientes para otimizar a camuflagem dos camarões na visão do peixe predador. Para isso, usamos modelos lineares de efeitos mistos (LMERs) para testar a capacidade de camuflagem cromática de *M. jelskii* comparando os JNDs cromático de camarões pretos e vermelhos. Valores de JND cromático foram tratados como variável dependente e a cor do substrato de origem do camarão (preto e vermelho) e do substrato para comparação (preto e vermelho) como

fatores fixos. Por outro lado, utilizamos os JNDs acromáticos de camarões pretos e brancos para testar a capacidade de camuflagem acromática dos indivíduos. Neste modelo, os valores JND de luminância também foram tratados como variável dependente e a cor do substrato de origem do camarão (preto e branco) e o substrato para comparação (preto e branco) como fatores fixos. Em cada modelo, a identidade de cada indivíduo foi incluída como fator aleatório para controlar efeitos repetidos, uma vez que o mesmo camarão foi comparado entre os dois substratos. Avaliamos diferenças significativas entre camarões para cada substrato por meio de comparações múltiplas utilizando o método de Tukey.

Para investigar a ocupação diferencial dos substratos pelos camarões, avaliamos a ocupação ao longo do tempo em resposta ao efeito do fotoperíodo (dia ou noite), cor do camarão (camarões que cresceram no substrato preto, branco ou vermelho) e correspondência de cor ao substrato (com correspondência, por exemplo camarões que cresceram em substratos preto, branco e vermelho apresentam correspondência aos substratos preto, branco e vermelho, respectivamente; ou sem correspondência, por exemplo camarões que cresceram em substrato preto não apresentam correspondência aos substratos branco e vermelho). Uma vez que as observações ao longo do tempo são dependentes e os aquários para cada substrato não foram replicados (ou seja, foi usado apenas um aquário por cor de substrato), calculamos a mediana da ocupação dos camarões nos substratos (i.e., o número mediano de camarões em cada substrato ao longo das 48h de experimento) de acordo com as combinações dos três fatores. Em seguida, utilizamos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição quasi-Poisson para testar os efeitos desses fatores e suas interações na ocupação dos camarões em cada substrato. Primeiramente, testamos a importância do fator “fotoperíodo” no modelo, não sendo observada melhora no ajuste do modelo. Assim, foram utilizados apenas cor do camarão e correspondência de cor do substrato nos modelos seguintes. Criamos dois modelos, com efeito aditivo (modelo1 = mediana abundância ~ cor do camarão + substrato) e com efeito de interação (modelo2 = mediana abundância ~ cor do camarão * substrato), onde a comparação entre os modelos indicou efeito significativo da interação ($F = 8,47$, $p = 0,018$). Análises post-hoc de comparações pareadas foram conduzidas com o teste de Tukey.

Utilizamos LMERS para comparar o número e o tempo de duração dos ataques sofridos por camarões camuflados e não-camuflados em cada cor de substrato pelos peixes predadores. Em cada réplica do experimento de predação classificamos os

camarões com cor de corpo e luminância correspondente à cor de substrato como camuflados. Alternativamente, classificamos os camarões com cor de corpo e/ou luminância não correspondentes à cor de substrato como não-camuflados. Em cada réplica do experimento a proporção entre camarões camuflados e não-camuflados foi de 1:2, totalizando seis camarões camuflados e doze não-camuflados para cada tipo de substrato. Para igualar as proporções entre camarões camuflados e não-camuflados, selecionamos aleatoriamente seis camarões não-camuflados. Desta forma, criamos modelos com dados de predação para seis camarões camuflados e seis não-camuflados, para cada substrato. Nestes modelos, a variável resposta foi o número de ataques sofridos pelos camarões em cada tratamento ou o tempo para detecção, sendo considerados como fatores fixos o nível de camuflagem (sim para camarões camuflados, não para camarões não-camuflados) e a cor do substrato (preto, vermelho e branco). Transformamos as variáveis dependentes em raiz quadrada para ajuste do modelo aos pressupostos. Em ambos os modelos, utilizamos a ID de cada camarão como fator aleatório para controle de repetições e, por fim, realizamos comparações post hoc usando o teste de Tukey.

Utilizamos o software R (R Core Team, 2022) para realizar todas as análises. Os modelos lineares de efeitos mistos foram criados através da função “*lmer*” do pacote “**lme4**” (Bates et al. 2015). A significância dos fatores em cada modelo foi testada com a função “*anova*”, do pacote “**lmerTest**” (Kuznetsova et al. 2017). As comparações post hoc foram feitas com uso da função “*emmeans*” do pacote “**emmeans**” (Lenth 2023). Por fim, a adequabilidade dos modelos foi avaliada com as funções “*check_model*” e “*check_heteroscedasticity*” do pacote “**performance**” (Lüdtke et al. 2021).

RESULTADOS

Ajuste de cor e camuflagem

Macrobrachium jelskii ajustou cor e luminância do corpo em correspondência aos seus substratos de origem. A comparação de cor e luminância de camarões criados em substratos branco e preto revelou que os indivíduos adquiriram níveis de luminância corporal distintos ($t = 3,965$; $g.l. = 24$; $p < 0,001$). O corpo de camarões provenientes do substrato branco foi mais claro (média $\pm$ erro-padrão: $0,397 \pm 0,023$) que o corpo de camarões do substrato preto ($0,279 \pm 0,018$) (Figura 2a). Com relação a cor de corpo, não observamos variação significativa entre camarões brancos ($0,236 \pm 0,078$) e pretos ($0,398 \pm 0,076$) ($t = -1,477$; $g.l. = 24$; $p = 0,152$) (Figura 2b). Observamos o inverso quando comparamos camarões que cresceram em substratos preto e vermelho. A luminância do corpo não diferiu entre camarões pretos ($0,308 \pm 0,016$) e vermelhos ($0,272 \pm 0,022$) ($t = 1,283$; $g.l. = 24$; $p = 0,211$) (Figura 3a). Por outro lado, camarões que cresceram em substrato vermelho apresentaram maiores valores de cor ($1,330 \pm 0,119$) que camarões do substrato preto ($0,581 \pm 0,126$) ($t = -4,531$; $g.l. = 24$; $p < 0,001$), indicando uma aparência mais avermelhada nos primeiros (Figura 3b).

Nossos resultados revelaram interações significativas para o contraste acromático e cromático entre os camarões e o substrato (Tabela 1). No teste de ajuste acromático, camarões brancos, que tiveram corpo com maior luminância (ver Figura 2a), apresentaram os menores valores de JND em substrato branco do que camarões pretos, indicando menor percepção visual (Figura 2c), enquanto camarões pretos foram mais perceptíveis neste substrato (Figura 2c). Os contrastes de JND acromático também diferiram entre os mesmos camarões em substrato preto. No entanto, o inverso foi observado, camarões pretos foram menos perceptíveis em substrato preto do que camarões brancos (Figura 2c). Nos testes de ajuste cromático de *M. jelskii*, os valores JND também diferiram entre os camarões, tanto em substrato preto quanto em substrato vermelho. Os valores de JND foram menores nos camarões pretos do que camarões vermelhos em substrato preto, sendo menos conspícuos neste substrato (Figura 3c). Quando comparados em substrato vermelho, o JND dos camarões vermelhos foi menor do que os valores apresentados por camarões pretos, tornando os camarões vermelhos menos perceptíveis em seu substrato de origem (Figura 3c).

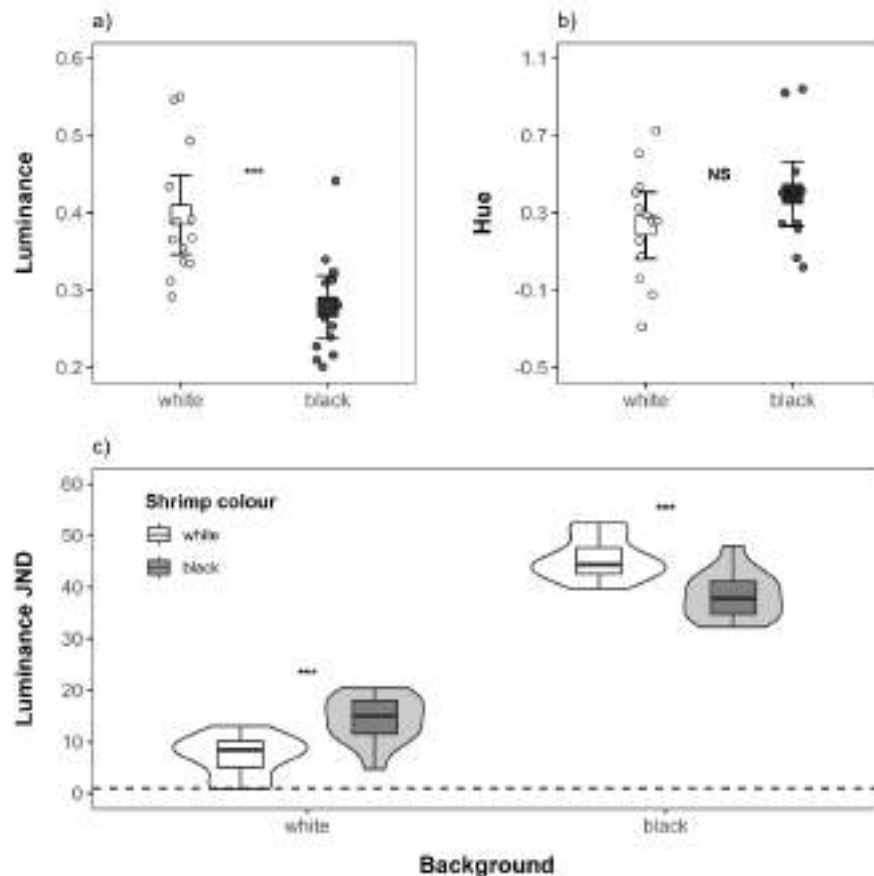


Figura 2: Avaliação do ajuste de luminância, cor e camuflagem de corpo dos camarões *Macrobrachium jelskii* em substratos branco e preto na visão do peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*). Luminância (a) e cor (b) de camarões nascidos e crescidos por 120 dias em substratos branco e preto. Contrastes acromáticos (c) expressos como valores de JND (*just-noticeable-differences*) entre os camarões e os respectivos substratos. Em (a) e (b), os quadrados representam as médias de cada grupo, as barras o erro-padrão, e os círculos os dados brutos. Em (c), as caixas indicam valores de mediana, e intervalo entre 1º e 3º quartis (IQR) e as barras se distribuem até os valores mais baixos e mais altos dentro de 1,5*IQRs. Os violinos representam a distribuição dos dados. A linha tracejada representa o valor de 1 JND, que indica o limite de discriminação entre os camarões e o substrato pelo predador. NS não significativo; *** $p < 0,001$.

Tabela 1: Resultados das análises de variância (ANOVA) aplicadas aos modelos lineares de efeitos mistos, testando diferenças dos contrastes JND (*just-noticeable-differences*) de luminância e cor de corpo de *Macrobrachium jelskii* na visão do peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*). A variação do JND de luminância foi testada entre camarões e substratos branco e preto. A variação do JND de cor foi testada entre substratos preto e vermelho.

JND Luminância	<i>g.l.</i> num/den	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Substrato	1/48	12522	687.949	<0.001
Camarão	1/48	0	0.001	0.971
Substrato:Camarão	1/48	666	36.589	<0.001
JND Cor				
Substrato	1/48	623.14	971.869	<0.001
Camarão	1/48	0	0.007	0.934
Substrato:Camarão	1/48	17.79	27.740	<0.001

Experimento de ocupação dos substratos

A ocupação dos diferentes substratos pelos camarões variou consideravelmente ao longo do experimento, com padrões de ocupação específicos por parte dos camarões que cresceram nos substratos vermelho, preto e branco por 120 dias (Figura 4). Entretanto, quando considerada a taxa de ocupação de acordo com a correspondência de cor do substrato (i.e., o substrato de correspondência como sendo aquele onde os camarões cresceram e o substrato sem correspondência como os outros dois alternativos), os camarões provenientes do substrato branco não mostraram preferência de ocupação entre o substrato correspondente e os alternativos, enquanto camarões que cresceram nos substratos pretos e vermelhos ocuparam preferencialmente os substratos de correspondência (Tabela suplementar 1, Figura 5).

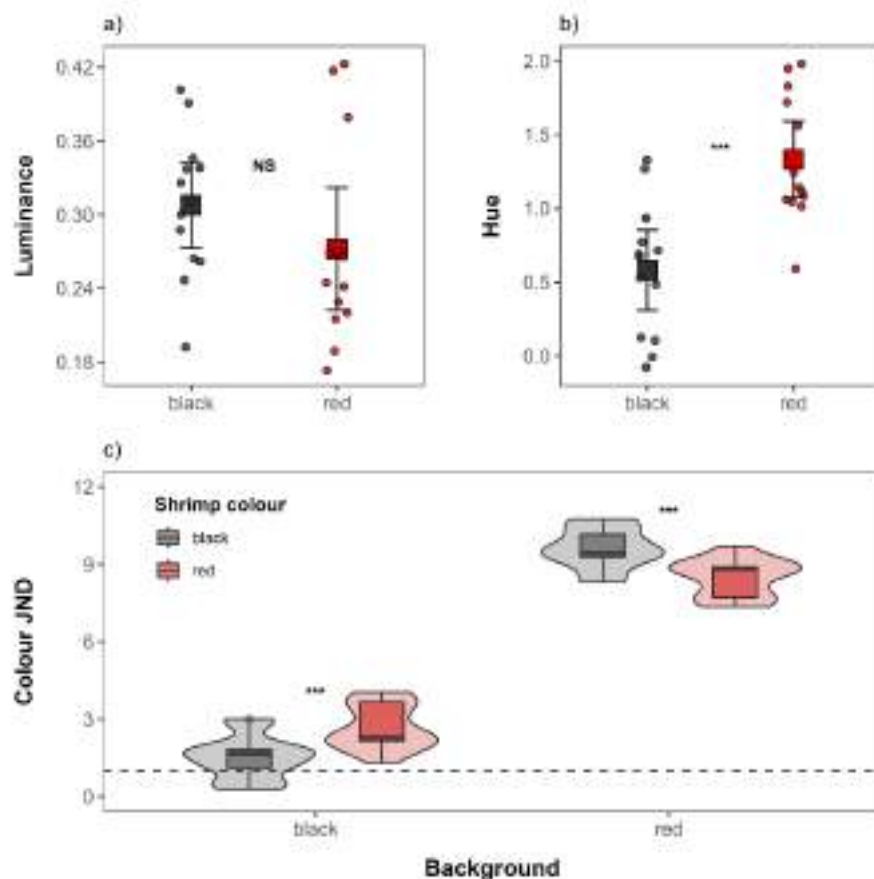


Figura 3: Avaliação do ajuste de luminância, cor e camuflagem de corpo dos camarões *Macrobrachium jelskii* em substratos preto e vermelho na visão do peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*). Luminância (a) e cor (b) de camarões nascidos e crescidos por 120 dias em substratos preto e vermelho. Contrastes cromáticos (c) expressos como valores de JND (*just-noticeable-differences*) entre os camarões e os respectivos substratos. Em (a) e (b), os quadrados representam as médias de cada grupo, as barras o erro-padrão, e os círculos os dados brutos. Em (c), as caixas indicam valores de mediana, e intervalo entre 1º e 3º quartis (IQR) e as barras se distribuem até os valores mais baixos e mais altos dentro de 1,5*IQRs. Os violinos representam a distribuição dos dados. A linha tracejada representa o valor de 1 JND, que indica o limite de discriminação entre os camarões e o substrato pelo predador. NS não significativo; *** $p < 0,001$.

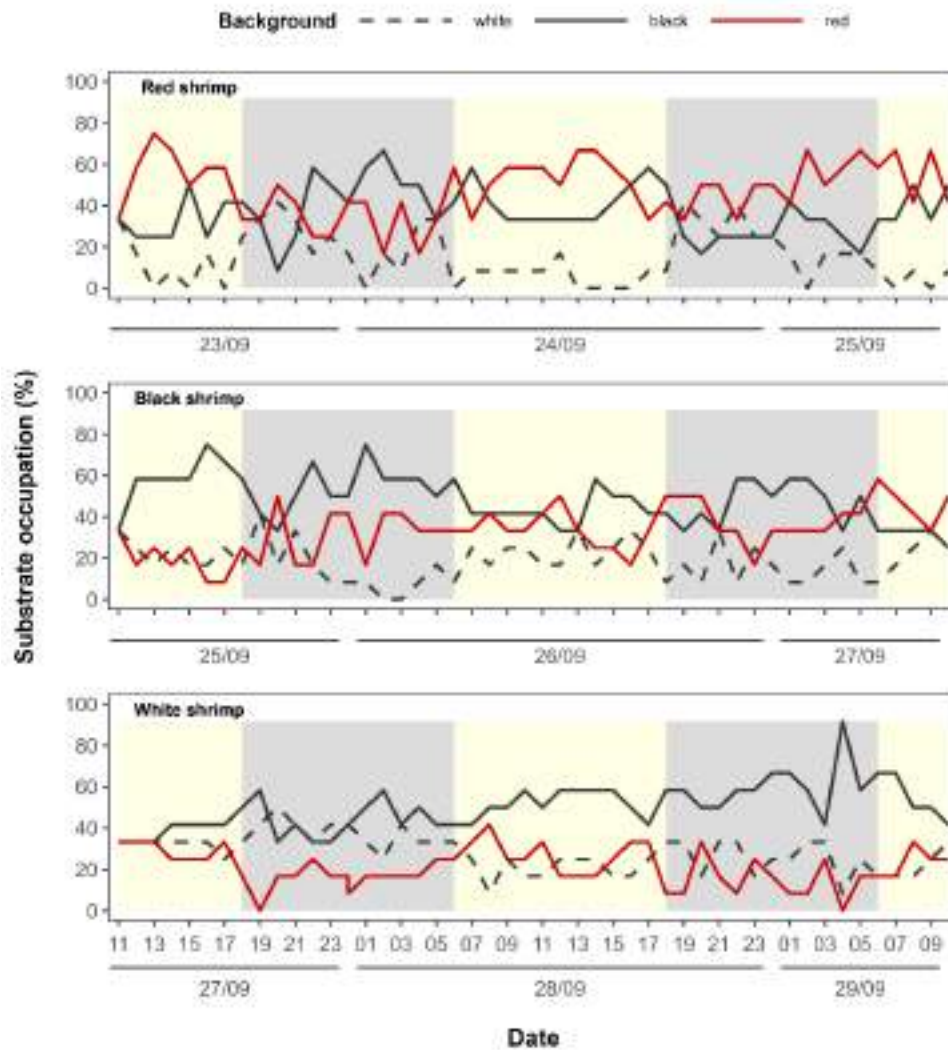


Figura 4: Variação na ocupação (em %) de camarões *Macrobrachium jelskii* que cresceram em substrato vermelho, preto e branco por 120 dias quando dada uma escolha entre esses três tipos de substratos ao longo de 48 horas. As áreas em amarelo e cinza representam o período diurno e noturno, respectivamente.

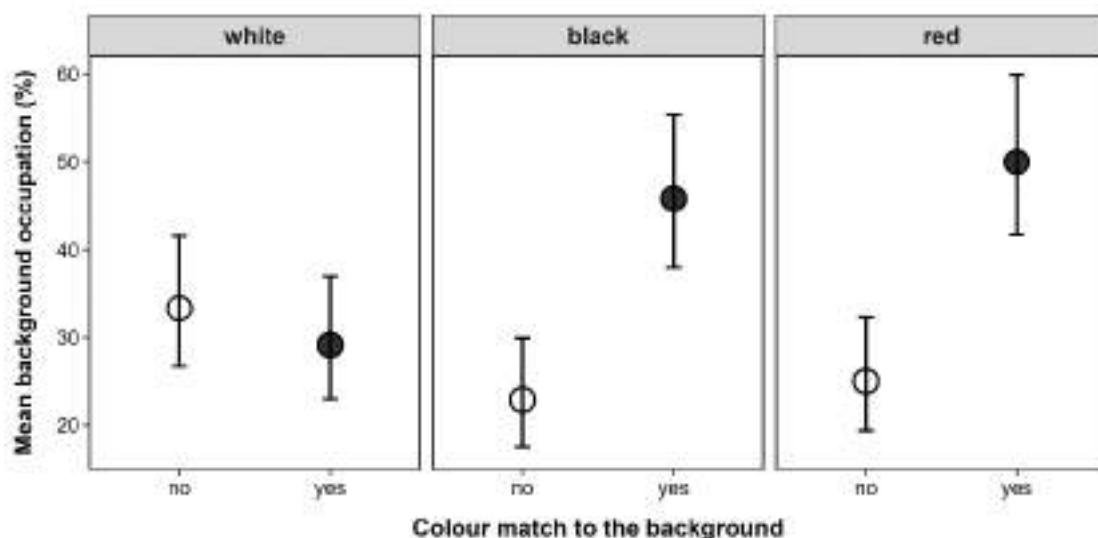


Figura 5: Taxa de ocupação (em %) de camarões *Macrobrachium jelskii* que cresceram em substratos brancos, pretos e vermelhos por 120 dias quando dada uma escolha entre substratos com ou sem correspondência de cor por 48 horas. Os círculos indicam as estimativas do modelo generalizado misto considerando a mediana da porcentagem de indivíduos ocupando os substratos ao longo do experimento, enquanto as barras de erro indicam o intervalo de confiança a 95% ao redor das estimativas.

Experimento de predação

A correspondência de brilho e cor adquiridas pelos camarões, apontada como mecanismo de camuflagem pela modelagem JND, foi determinante para a sobrevivência no experimento de predação. O número de ataques sofridos diferiu entre camarões camuflados e não-camuflados independente dos substratos (Tabela 2). Camarões com correspondência de cor e brilho ao substrato foram menos atacados nos três diferentes substratos (Figura 6a). Também observamos que o tempo de duração dos ataques realizados pelo peixe predador diferiu entre camarões camuflados e não-camuflados (Tabela 2). Após a detecção do camarão, o predador despendeu mais tempo para atacar o animal que tinha cor e brilho correspondente ao substrato (Figura 6b). Com base nos vídeos de gravação, pudemos perceber que após detectar a presença de um camarão no substrato, o peixe predador teve mais dificuldade em identificar o camarão camuflado quando este permaneceu imóvel no substrato, aumentando o tempo para efetivar o ataque nestes camarões.

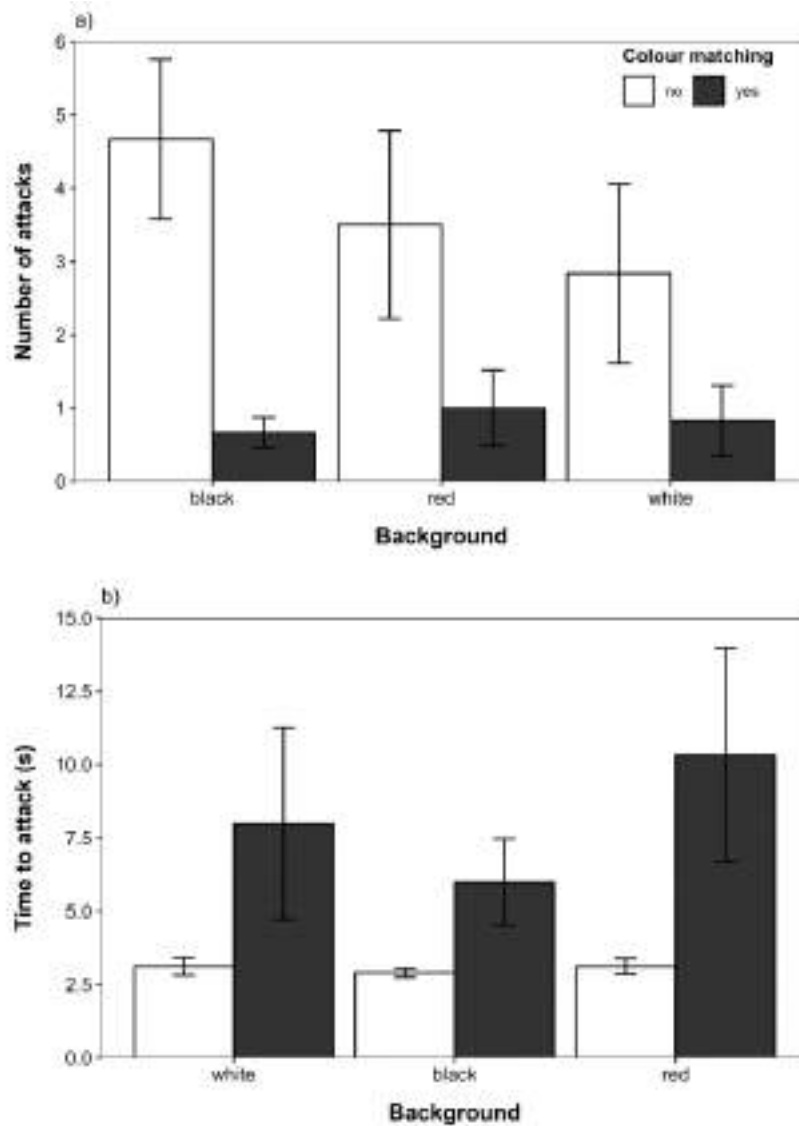


Figura 6: Predação dos camarões *Macrobrachium jelskii* pelo peixe tucunaré (*Cichla* sp.) em diferentes substratos. Número de ataques sofridos pelos camarões (a) e tempo despendido até a efetivação do ataque pelo tucunaré (b) em camarões com ou sem correspondência de cor com o substrato. As barras indicam médias e as barras de erro o erro-padrão.

Tabela 2: Resultados das análises de variância (ANOVA) aplicadas aos modelos lineares de efeitos mistos, testando diferenças no número de ataques sofridos por *Macrobrachium jelskii*, nos três tipos de substratos, pelo peixe predador tucunaré (*Cichla monoculus*) e no tempo despendido pelo peixe predador para atacar camarões camuflados e não camuflados, nos três tipos de substrato. Os dados de número de ataques e tempo para atacar foram transformados em raiz quadrada para atender as premissas dos modelos.

Número de ataques	<i>g.l.</i> num/den	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Substrato	2/15,395	0,073	0,306	0,741
Camuflagem	1/16,628	6,199	25,831	<0,001
Substrato:Camuflagem	2/16,628	0,308	1,285	0,303
Tempo para atacar (s)				
Substrato	2/20,624	0,231	1,188	0,325
Camuflagem	1/110,273	12,499	64,273	<0,001
Substrato:Camuflagem	2/110,193	0,301	1,546	0,218

DISCUSSÃO

Os camarões *M. jelskii* ajustaram a cor e o brilho dos seus corpos de acordo com os substratos de origem, promovendo um mecanismo efetivo de camuflagem contra predadores visuais. Camarões criados em substrato branco mostraram-se mais claros que aqueles criados em substrato preto, mas não houve variação significativa de cor entre os dois grupos. Em contraste, camarões criados em substrato vermelho mostraram-se mais avermelhados do que aqueles criados em substrato preto, mas sem diferença significativa de brilho. Com base nos resultados das análises de JND, os ajustes de cor e brilho influenciaram diretamente a camuflagem dos camarões, reduzindo a detecção pelos predadores. Além disso, o experimento de ocupação de substratos mostrou que camarões pretos e vermelhos preferiram substratos que correspondiam à sua coloração corporal, enquanto camarões brancos não exibiram preferência entre substratos. Por fim, os camarões foram menos perceptíveis e sofreram menos ataques de peixes predadores quando ocuparam os substratos de origem, onde ajustaram a coloração corporal, especialmente quando permaneceram imóveis no substrato. Estes resultados sugerem que a correspondência de aparência dos camarões com o substrato obtida através do ajuste de brilho e cor corporais, em conjunto com a ocupação preferencial de substratos que garantem o melhor ajuste cromático aos indivíduos, são estratégias que otimizam a camuflagem em *M. jelskii* e maximizam a sobrevivência dos camarões contra predadores visuais.

A busca por segurança parece ter diversificado as formas e cores nos animais, gerando adaptações com o propósito de evitar o perigo natural (Darwin, 1974; Caro, 2018; Cuthill, 2019). Neste sentido, a mudança de cor como um mecanismo de camuflagem para favorecer a sobrevivência parece ser generalizada na natureza, não sendo incomum em animais aquáticos (Umbers, 2014; Duarte et al., 2017; McLean, 2021). O camarão *Macrobrachium rosenbergii*, por exemplo, é capaz de alterar o brilho e cor do corpo de acordo com o substrato ao qual foi submetido (Borisov et al., 2022). Da mesma forma, o camarão *Crangon crangon* tem coloração corporal variável como estratégia de camuflagem tanto em ambientes naturais quanto em condições controladas de laboratório (Siegenthaler et al., 2018). Essa capacidade de mudança de cor parece ser uma característica bastante difundida em crustáceos (Stevens et al., 2014; Calvo et al., 2016; Duarte et al., 2016; Aréchina-Palomera et al. 2018; Díaz-Jiménez et al. 2018; McLean,

2021; Araújo et al., 2023). Por ser uma espécie de pequenas dimensões morfométricas, os camarões *M. jelskii* devem ser frequentemente expostos à predação, uma vez que a susceptibilidade da presa está associada à relação de seu tamanho com o tamanho do predador (Palma e Steneck, 2001). Portanto, a mudança de cor em *M. jelskii* como um mecanismo contra a predação pode favorecer a sobrevivência da espécie contra predadores visuais.

A mudança de cor e brilho em *M. jelskii* foi significativamente importante para a camuflagem em diferentes substratos. Resultados semelhantes foram observados para o caranguejo *Carcinus maenas*, que apresentou diferenças de cor e luminância de corpo de acordo com o ambiente (Stevens et al., 2014). Nesta espécie, animais de fundo branco exibiram luminância mais elevada, com contrastes JNDs de luminância diferindo entre fundos pretos e brancos, sendo apontado como suficiente para reduzir os níveis de detecção contra predadores aviários (Stevens et al., 2014). Com isso, apontamos que para *M. jelskii* apenas a mudança de brilho, em ambientes de cores semelhantes e brilhos diferentes, já seria suficiente para minimizar os riscos de predação. Adicionalmente, *M. jelskii* ajustou sua cor de corpo de acordo com a cor de fundo na comparação entre os substratos preto e vermelho, que apresentavam cores diferentes, mas brilho semelhante. O camarão camaleão *Hippolyte varians* também apresentou essa capacidade de ajuste de cor de corpo para macroalgas de diferente coloração, com valores de JND apontando camuflagem eficiente diante de seu predador (Green et al., 2019). Em planícies de lama, os caranguejos *C. maenas* também foram bem ajustados em valores de JND para os ambientes aos qual foram encontrados, mostrando uma boa correspondência contra predadores (Price et al., 2019). Portanto, a capacidade de ajuste de cor e brilho, conferindo baixos contrastes de JND e, consequentemente, menor percepção visual por parte dos predadores, proporciona à *M. jelskii* sobrevivência contra a predação em diferentes tipos de ambientes. Este mecanismo pode explicar a ocorrência da espécie desde ambientes de águas claras até ambientes de águas escuras, bem como a heterogeneidade de abrigos que essa espécie tem sido encontrada, como rochas, troncos ou raízes de macrófitas (Williner e Collins, 2002; Montoya, 2003; García-Dávila e Magalhães et al., 2003; Silva et al., 2019).

Além da mudança de cor e brilho do corpo para camuflagem visual, a escolha por ambientes e abrigos que melhor proporcionam a ocultação do animal é uma estratégia que intensifica a sobrevivência de presas contra predadores visuais (Stevens e Ruxton, 2019).

Na natureza, a sobrevivência depende da escolha certa do ambiente, por este motivo os animais tendem a escolher ambientes que melhor proporcionem camuflagem contra a predação (Wallace, 1867). Por exemplo, pássaros de diferentes espécies selecionam lugares para montar seus ninhos de modo que proporcione camuflagem do ninho contra predadores aviários (Stevens et al., 2017). A borboleta *Kallima inachus* tem o comportamento de pousar e descansar em galhos secos, uma vez que seu corpo se assemelha a folhas secas (Wallace, 1867). O caranguejo-fantasma *Ocypode pallidula* escolhe substratos que proporcionam camuflagem e evitam a sua detecção, sendo que animais claros e escuros escolhem preferencialmente areias claras e escuras, respectivamente (Uy et al., 2017). O camarão camaleão *H. varians* escolhe macroalgas que proporcionam correspondência de cor, promovendo camuflagem eficiente (Green et al., 2019). Para *M. jelskii*, observamos que a escolha de substrato foi tendenciosa para aqueles substratos de coloração semelhante ao do corpo do animal, com exceção para os camarões brancos, que não tiveram preferência de ocupação por nenhum substrato. A capacidade expressa por *M. jelskii* em perceber qual substrato proporciona melhor ajuste cromático, juntamente com a capacidade de ajustar a cor de corpo ao ambiente, evidenciam que a percepção visual do ambiente é significativa para esta espécie (Stevens e Ruxton, 2019).

Vale ressaltar que substratos pretos e brancos não diferiram nos valores de cor, se restringindo a diferenças de brilho, a exemplo do que ocorre entre diferentes escalas de cinza. Diante disso, é possível que tanto a falta de preferência por substratos de aparência correspondente quanto a tendência de escolha de substrato preto por camarões que cresceram em substrato branco (ver Figura 4) estejam relacionadas à preferência por ambientes mais escuros e evitação de ambientes mais claros. Estudos prévios com espécies do gênero *Macrobrachium* mostraram que esses animais apresentam preferência por ambientes escuros. Costa et al. (2023), por exemplo, observaram que adultos de *Macrobrachium rosenbergii* ocuparam preferencialmente abrigos mais escuros, condizente com a ocupação em ambientes naturais. Na mesma perspectiva, Kawamura et al. (2017) descreveram a ocupação tendenciosa de pós-larvas de *M. rosenbergii* em abrigos pretos. Juvenis e adultos de *Macrobrachium nobilii* também se abrigaram preferencialmente em fundos pretos (Mariappan e Pitchaimuthu, 2003), assim como fêmeas, machos e juvenis de *Macrobrachium malcolmsonii* (Balasundaram et al., 2004). Dessa forma, é possível que, assim como essas espécies, *M. jelskii* evite ambientes claros,

já que cores mais escuras são favoráveis para *Macrobrachium* (McLean, 2021). Portanto, a ausência de preferência na ocupação de substrato branco por camarões brancos em nosso estudo pode ser reflexo de uma preferência inata de *Macrobrachium* por ambientes mais escuros, provavelmente com o objetivo de reduzir a exposição à predação.

De forma geral, mostramos que a correspondência com o plano de fundo em *M. jelskii* é um importante mecanismo de defesa contra peixes predadores. Quando expostos à predação em seus substratos de origem (e.g., camarões vermelhos em substrato vermelho), que proporcionavam melhor camuflagem visual diante do peixe predador, os camarões foram menos predados. Da mesma forma, indivíduos do morfotipo rosado do camarão *Hippolyte obliquimanus* tiveram taxa de predação por cavalos-marinhos reduzida quando ocupavam algas de cor vermelha, indicando efetividade do ajuste de cor diante de um potencial predador (Duarte et al., 2018). Além disso, em nossos experimentos o predador despendeu mais tempo para atacar camarões camuflados ao substrato, provavelmente por não conseguir distingui-los do substrato. De fato, animais que usam a camuflagem de correspondência com o plano de fundo tendem a ser menos atacados por seus predadores visualmente orientados (de Alcântara Viana et al., 2023). Estes resultados confirmam que o ajuste de cor, inicialmente avaliado por Araújo et al. (2023), proporciona camuflagem visual em situações reais de predação contra predadores visuais. Nossos resultados ainda confirmam que *M. jelskii* percebe e ajusta cor e brilho do corpo de acordo com o ambiente, selecionando habitats com melhor correspondência cromática.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nosso estudo fornece evidências inéditas sobre os mecanismos comportamentais subjacentes e o valor adaptativo da mudança de cor para camuflagem nos camarões *Macrobrachium jelskii*. Estes foram menos atacados pelos peixes predadores quando ocupavam os seus substratos de origem, com os quais apresentaram melhor correspondência de brilho e cor. Além disso, os camarões preferiram ocupar substratos com coloração semelhante ao do corpo, sugerindo que escolhas comportamentais orientadas para a camuflagem foram selecionadas provavelmente para evitar a detecção por predadores visuais. Diante disso, nossas hipóteses de que os camarões *M. jelskii* são capazes de (i) ajustar a cor e o brilho do corpo ao ambiente, e (ii) otimizar a camuflagem ocupando substratos de coloração correspondente, resultando em (iii) menor predação por consumidores visuais, foram corroboradas. Esses resultados fornecem evidências consistentes sobre o valor ecológico do ajuste de cor e do comportamento de seleção de substratos em uma espécie de ampla distribuição geográfica e que está sob elevado risco de predação nos ambientes naturais.

REFERÊNCIAS

- AGUILAR, P.** et al. Color morphs of the fire salamander are discriminated at night by conspecifics and predators. *Journal of Zoology*, v. 322, n. 2, p. 141-155, 2024.
- ARAÚJO, J. G.** et al. Body colour adjustment of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers 1877) in different background colours. *Ethology Ecology & Evolution*, v. 35, n. 6, p. 716-729, 2023.
- ARÉCHIGA-PALOMERA, M. A.** et al. Background color effect on the pigmentation of prawn *Macrobrachium tenellum*. *Latin American Journal of Aquatic Research*, v. 46, n. 3, p. 610-614, 2018.
- AUERSWALD, L.** et al. Physiological and morphological colour change in Antarctic krill, *Euphausia superba*: a field study in the Lazarev Sea. *Journal of Experimental Biology*, v. 211, n. 24, p. 3850-3858, 2008.
- BALASUNDARAM, C.; JEYACHITRA, P.; BALAMURUGAN, P.** Shelter preference in *Macrobrachium* spp. with reference to aquaculture. *Acta Ethologica*, v. 7, p. 95-101, 2004.
- BATABYAL, A.** et al. The extent of rapid colour change in male agamid lizards is unrelated to overall sexual dichromatism. *Ecology and Evolution*, v. 13, n. 7, e10293, 2023.
- BATES, D.** Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*, 2014.
- BAUER, R. T.** Color patterns of the shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola* (Caridea: Hippolytidae). *Marine Biology*, v. 64, p. 141-152, 1981.
- BAUER, R. T.** Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. Norman: University of Oklahoma Press, 2004. v. 7.
- BERG, C. P. van den** et al. Highly defended nudibranchs “escape” to visually distinct background habitats. *Behavioral Ecology*, v. 35, n. 5, 2024.

BORISOV, R. R. et al. Effect of background color on the coloration of juvenile giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Russian Journal of Ecology*, v. 53, n. 1, p. 40-47, 2022.

BOWMAN, T. E. Morphological color change in the crayfish. *The American Naturalist*, v. 76, n. 764, p. 332-336, 1942.

BREBNER, J. S. et al. Through an animal's eye: the implications of diverse sensory systems in scientific experimentation. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 291, n. 2027, p. 20240022, 2024.

CALVO, N. S. et al. Reflected-light influences the coloration of the peppermint shrimp, *Lysemata boggessi* (Decapoda: Caridea). *Journal of the World Aquaculture Society*, v. 47, n. 5, p. 701-711, 2016.

CANNIZZARO IV, J. S.; HÖBEL, G. Hidden black and yellow thigh color acts as an aposematic signal in the Eastern Gray Treefrog (*Hyla versicolor*). *Ethology*, v. 129, n. 12, p. 679-685, 2023.

CAPRA, L. G.; BENNEMANN, S. T. Low feeding overlap between *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) and *Cichla monoculus* (Spix & Agassiz, 1831), fishes introduced in tropical reservoir of South Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, v. 21, n. 3, p. 343-348, 2009.

COSTA, F. P. D. et al. Influence of color and brightness on ontogenetic shelter preference by the prawn *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda: Palaemonidae). *Zoologia (Curitiba)*, v. 40, p. e22023, 2023.

CUTHILL, I. C. Camouflage. *Journal of Zoology*, v. 308, n. 2, p. 75-92, 2019.

DA COSTA, D. P. et al. Effect of dietary carotenoids on reproducers of Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. Part 2: external coloration, accumulation of astaxanthin in body tissues and pigment stability in feed. *Journal of Agricultural Studies*, v. 9, n. 2, p. 57-72, 2021.

DARWIN, E. Zoonomia. Disponível em: <http://www.gutenberg.org/ebooks/15707>. Acesso em: 15 out. 2024.

DE ALCANTARA VIANA, J. V. et al. Predator responses to prey camouflage strategies: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 289, n. 1982, p. 20220980, 2022.

DE ALCANTARA VIANA, J. V. et al. Crypsis by background matching and disruptive coloration as drivers of substrate occupation in sympatric Amazonian bark praying mantises. *Scientific Reports*, v. 13, n. 1, p. 19985, 2023.

DIMITROVA, M.; MERILAITA, S. Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution. *Behavioral Ecology*, v. 21, n. 1, p. 176-181, 2010.

DEVILLE, D.; KAWAI, K.; UMINO, T. Quantitative analysis of body colouration in Sebastes rockfishes. *Marine Biology*, v. 171, n. 6, p. 123, 2024.

DÍAZ-JIMÉNEZ, L.; HERNÁNDEZ-VERGARA, M. P.; PÉREZ-ROSTRO, C. I. The effect of background colour and lighting of the aquarium on the body pigmentation of the peppered shrimp *Lysmata wurdemanni*. *Aquaculture Research*, v. 49, n. 11, p. 3508-3516, 2018.

DUARTE, R. C.; STEVENS, M.; FLORES, A. A. Shape, colour plasticity, and habitat use indicate morph-specific camouflage strategies in a marine shrimp. *BMC Evolutionary Biology*, v. 16, p. 1-15, 2016.

DUARTE, R. C.; FLORES, A. A.; STEVENS, M. Camouflage through colour change: mechanisms, adaptive value and ecological significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 372, n. 1724, p. 20160342, 2017.

DUARTE, R. C.; STEVENS, M.; FLORES, A. A. V. The adaptive value of camouflage and colour change in a polymorphic prawn. *Scientific Reports*, v. 8, n. 1, p. 16028, 2018.

DYER, E.; STEVENS, M. Behaviourally mediated camouflage in the furrowed crab (*Xantho hydrophilus*). *Evolutionary Ecology*, p. 1-17, 2024.

ESCOBAR-CAMACHO, D. et al. Variable vision in variable environments: the visual system of an invasive cichlid (*Cichla monoculus*) in Lake Gatun, Panama. *Journal of Experimental Biology*, v. 222, n. 6, p. jeb188300, 2019.

FLORES, E. E.; CHIEN, Y. H. Chromatosomes in three phenotypes of *Neocaridina denticulata* Kemp, 1918: morphological and chromatic differences measured non-invasively. *Journal of Crustacean Biology*, v. 31, n. 4, p. 590-597, 2011.

FUHRMANN, M. M. et al. The adaptive significance of chromatophores in the Arctic under-ice amphipod *Apherusa glacialis*. *Polar Biology*, v. 34, p. 823-832, 2011.

GARCÍA-DÁVILA, C. R.; MAGALHÃES, C. Taxonomic revision of the freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae, Sergestidae) from the Peruvian Amazonia. *Acta Amazonica*, v. 33, n. 4, 2003.

GREEN, S. D. et al. Colour change and behavioural choice facilitate chameleon prawn camouflage against different seaweed backgrounds. *Communications Biology*, v. 2, n. 1, p. 230, 2019.

HAZLETT, B. A. Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curacao. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, v. 23, n. 1, p. 1-143, 1966.

HOLTHUIS, L. B. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. 1952.

KAWAMURA, G. et al. Shelter colour preference of the postlarvae of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Fisheries Science*, v. 83, p. 259-264, 2017.

KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B.; CHRISTENSEN, R. H. B. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, v. 82, n. 13, 2017.

LENTH, R. *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.10.3. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>. Acesso em: 15 out. 2024.

LÜDECKE, D. et al. performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, v. 6, n. 60, 2021.

MAGALHÃES, C. et al. Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of São Paulo, Brazil: records and possible causes of their introduction. *Biodiversity & Conservation*, v. 14, p. 1929-1945, 2005.

MARIAPPAN, P.; BALASUNDARAM, C. Sheltering behaviour of *Macrobrachium nobilii* (Henderson and Matthai, 1910). *Acta Ethologica*, v. 5, p. 89-94, 2003.

MARSHALL, K. L. A.; PHILPOT, K. E.; STEVENS, M. Microhabitat choice in island lizards enhances camouflage against avian predators. *Scientific Reports*, v. 6, p. 19815, 2016.

MCLEAN, E. Background color and cultured invertebrates—A review. *Aquaculture*, v. 537, p. 736523, 2021.

MELO, G. A. S. *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil*. Edições Loyola, 2003.

MENDONÇA, H. S. et al. Size-related and seasonal changes in the diet of the non-native *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira, 2006 in a lowland reservoir in the southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, v. 18, n. 3, e20170493, 2018.

MONTOYA, J. V. Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). *Caribbean Journal of Science*, v. 39, n. 1, p. 155-159, 2003.

OTTONI, F. P. et al. *Australoheros perdi*, new species (Teleostei: Labroidei: Cichlidae) from the lacustrine region of the Doce River Valley, southeastern Brazil, with biological information. *Vertebrate Zoology*, v. 61, n. 1, p. 137-145, 2011.

PALMA, A. T.; STENECK, R. S. Does variable coloration in juvenile marine crabs reduce risk of visual predation?. *Ecology*, v. 82, n. 10, p. 2961-2967, 2001.

PRICE, N. et al. Background matching and disruptive coloration as habitat-specific strategies for camouflage. *Scientific Reports*, v. 9, n. 1, p. 7840, 2019.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, 2020.

SANTOS, L. N. D.; GONZALEZ, A. F.; ARAÚJO, F. G. Dieta do tucunaré-amarelo *Cichla monoculus* (Bloch & Schneider) (Osteichthyes, Cichlidae), no Reservatório de Lajes, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 18, p. 191-204, 2001.

SIEGENTHALER, A. et al. Background matching in the brown shrimp *Crangon crangon*: adaptive camouflage and behavioural-plasticity. *Scientific Reports*, v. 8, n. 1, p. 3292, 2018.

SILVA, A. A. et al. Behavioural changes of native freshwater prawn in the presence of a predator fish. *Behavioural Processes*, v. 221, p. 105095, 2024.

SILVA, J. N.; OLIVEIRA, G. D.; ROCHA, S. S. D. Microhabitat preferences of the freshwater prawn *Macrobrachium jelskii* (Decapoda: Palaemonidae). *Iheringia. Série Zoologia*, v. 109, e2019027, 2019.

SMITHERS, S. P., ROONEY, R., WILSON, A., & STEVENS, M. Rock pool fish use a combination of colour change and substrate choice to improve camouflage. *Animal Behaviour*, v. 144, p. 53-65, 2018.

STEVENS, M.; MERILAITA, S. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 364, n. 1516, p. 423-427, 2009.

STEVENS, M.; RUXTON, G. D. The key role of behaviour in animal camouflage. *Biological Reviews*, v. 94, n. 1, p. 116-134, 2019.

STEVENS, M. et al. Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 90, n. 2, p. 211-237, 2007.

STEVENS, M.; RONG, C. P.; TODD, P. A. Colour change and camouflage in the horned ghost crab *Ocypode ceratophthalmus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 109, n. 2, p. 257-270, 2013.

STEVENS, M.; LOWN, A. E.; WOOD, L. E. Color change and camouflage in juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 2, p. 14, 2014.

STEVENS, M. et al. Improvement of individual camouflage through background choice in ground-nesting birds. *Nature Ecology & Evolution*, v. 1, n. 9, p. 1325-1333, 2017.

STEVENS, M. Color change, phenotypic plasticity, and camouflage. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 4, p. 51, 2016.

TOMAS, A. L.; SGANGA, D. E.; LOPEZ GRECO, L. S. Effect of background color and shelters on female pigmentation in the ornamental red cherry shrimp *Neocaridina davidi* (Caridea, Atyidae). *Journal of the World Aquaculture Society*, v. 51, n. 3, p. 775-787, 2020.

TROSCIANKO, J.; STEVENS, M. Image calibration and analysis toolbox—a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 6, p. 1320–1331, 2015.

UMBERS, K. D. et al. Reversible colour change in arthropods. *Biological Reviews*, v. 89, n. 4, p. 820-848, 2014.

UY, F. M. et al. Active background choice facilitates crypsis in a tropical crab. *Biotropica*, v. 49, n. 3, p. 365-371, 2017.

VERA-SILVA, A. L.; CARVALHO, F. L.; MANTELATTO, F. L. Distribution and genetic differentiation of *Macrobrachium jelskii* (Natantia: Palaemonidae) in Brazil reveal evidence of non-natural introduction and cryptic allopatric speciation. *Journal of Crustacean Biology*, v. 36, n. 3, p. 373-383, 2016.

VOROBYEV, M.; OSORIO, D. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 265, p. 351–358, 1998.

WALLACE, A. R. Mimicry, and other protective resemblances among animals. 1867.

WILLINER, V.; COLLINS, P. Variación espacio-temporal de la actividad del camarón dulceacuícola *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Ecología Austral*, v. 12, n. 1, p. 3-10, 2002.

WUTHRICH, K. L.; NAGEL, A.; SWIERK, L. Rapid body color change provides lizards with facultative crypsis in the eyes of their avian predators. *The American Naturalist*, v. 199, n. 2, p. 277-290, 2022.

ANEXO

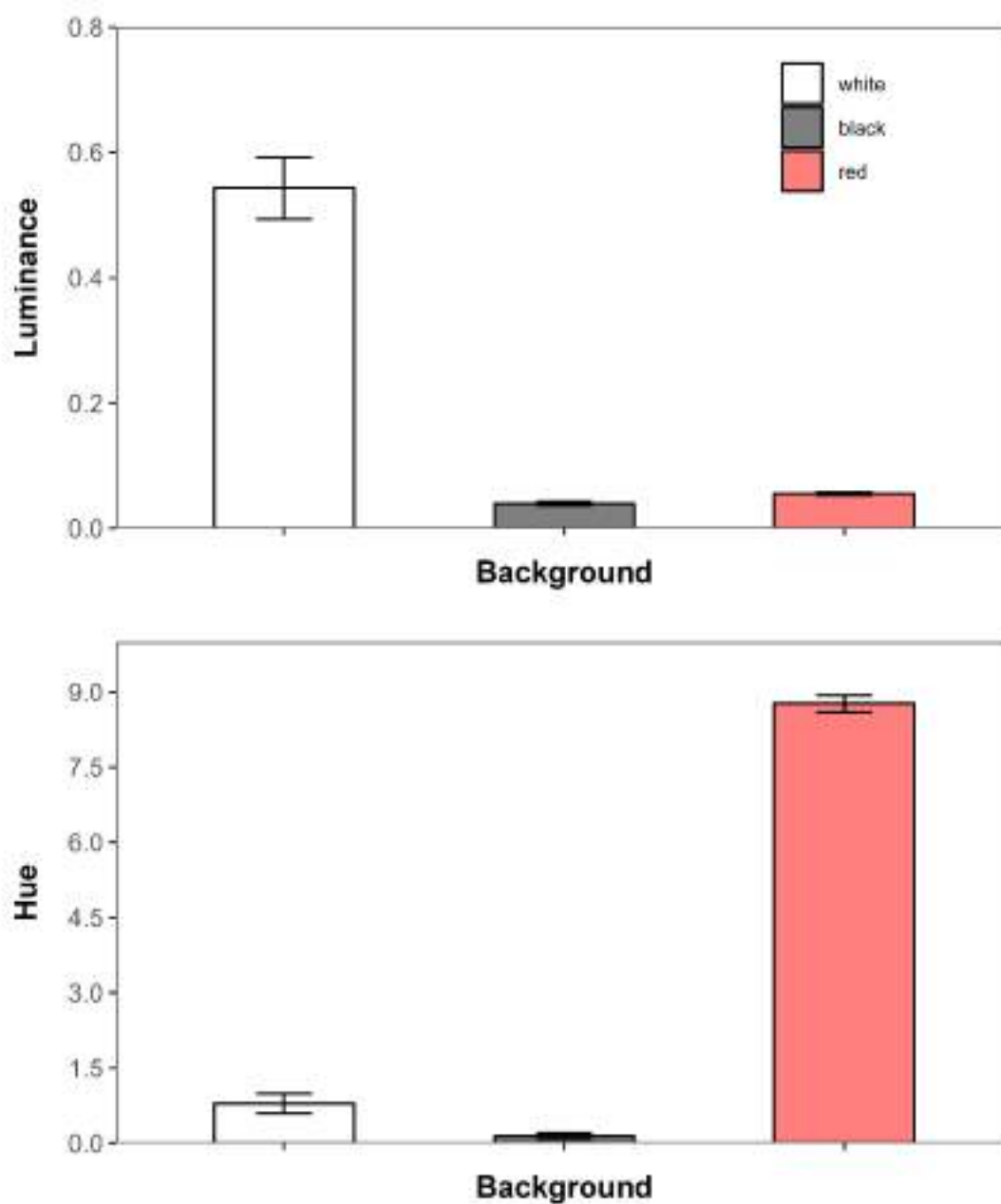


Figura suplementa 1: Variação de cor e luminância dos diferentes tipos de substratos onde os camarões nasceram e foram criados durante 120 dias. A luminância é significativamente maior para o substrato branco, enquanto substratos preto e vermelho possuem baixos valores. Para a cor, o substrato vermelho tem os maiores valores, enquanto substratos preto e branco são parecidos com baixos valores.

Tabela suplementar 1: Resumo dos resultados do modelo linear generalizado (GLM) para avaliar a taxa de ocupação de *Macrobrachium jelskii* que cresceram em três tipos de substrato (branco, preto e vermelho) por substratos com e sem correspondência de cor e brilho do corpo. O intercepto inclui os níveis dos fatores: “substrato de origem” [branco], “correspondência de fundo” [não].

	Estimate	SE	<i>t</i>	<i>p</i>
intercepto	-1,099	0,117	-9,383	<0,001
substrato de origem [preto]	-0,375	0,183	-2,043	0,087
substrato de origem [vermelho]	-0,375	0,183	-2,043	0,087
correspondência de fundo [sim]	-0,134	0,171	-0,779	0,466
Substrato de origem [preto] * correspondência de fundo [sim]	0,827	0,244	3,395	0,015
Substrato de origem [vermelho] * correspondência de fundo [sim]	0,914	0,242	3,779	0,009