



**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**

LIDIANA DE SOUSA RODRIGUES

**O camarão-da-amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae): novas ocorrências, distribuição geográfica e avaliação de regras ecomorfológicas**

CRATO – CE

2024

LIDIANA DE SOUSA RODRIGUES

**O camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae): Novas ocorrências, Distribuição geográfica e Avaliação de regras ecomorfológicas**

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 Biológica e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar

Coorientador: Dr. Sávio Arcanjo Santos Nascimento de Moraes

CRATO – CE

2024

Lidiana de Sousa Rodrigues, autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Ficha Catalográfica elaborada pelo autor através do sistema  
de geração automático da Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri – URCA  
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais – PPGDR  
Dados fornecidos pela autora

Rodrigues, Lidiana De Sousa

R696c O camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)  
(Decapoda, Palaemonidae): Novas ocorrências, Distribuição geográfica e Avaliação  
de regras ecomorfológicas / Lidiana De Sousa Rodrigues. Crato-CE, 2024.  
89p. 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. Sávio Arcanjo Santos Nascimento de Moraes

1.Caridea, 2.Eco-evo, 3. Regra de Bergmann, 4.Regra de Rensch.

CDD: 577

**LIDIANA DE SOUSA RODRIGUES**

**O CAMARÃO-DA-AMAZÔNIA *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862)**  
**(DECAPODA, PALAEMONIDAE): NOVAS OCORRÊNCIAS, DISTRIBUIÇÃO**  
**GEOGRÁFICA E AVALIAÇÃO DE REGRAS ECOMORFOLÓGICAS** Dissertação de  
Mestrado em Diversidade Biológica e Recursos Naturais apresentada à Universidade Regional do  
Cariri – URCA, para obtenção do título de Mestre(a) em Diversidade Biológica e Recursos  
Naturais.

APROVADO(A) EM: \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_

**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar (Presidente da banca) - Orientador(a)  
Instituição: Universidade Regional do Cariri (URCA)

Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Alexandre de Oliveira Marques (Membro Externo da Banca)  
Instituição: Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro (Membro Interno da Banca)  
Instituição: Universidade Regional do Cariri (URCA)

Assinatura: \_\_\_\_\_

Dedico este trabalho a toda  
minha família

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Universidade Regional do Cariri e ao Programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica e recursos naturais pela oportunidade de desenvolver este trabalho

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento desta pesquisa

Ao professor Dr. Cadu que fez uma grande diferença na minha vida acadêmica e pela excelente orientação, por todos os ensinamentos, todo apoio, ajuda, incentivo e paciência, durante toda a pesquisa

Ao Dr. Sávio pela excelente orientação, por todos ensinamentos e apoio durante toda a pesquisa

Ao professor Dr. Allyson pela disponibilização de material, espaço e utensílios do LACRUSE para o desenvolvimento da pesquisa

Ao professor Dr. Fúlvio pela disponibilização de material do LABEEC

Ao Dr. Alexandre pelos ensinamentos em estatísticas durante o estágio na UFRN, para implementar novas análises no trabalho

À Isabela pela estadia durante o estágio desenvolvido na UFRN

A todos os membros do LACRUSE por toda ajuda e amizade

Ao Thiago, por todo incentivo desde o início e apoio durante todo o percurso

À Thiálida, Caio e Maria Aparecida por toda ajuda nas atividades laboratoriais

Ao Iago Muniz por todos os ensinamentos

Ao *Macrobrachium amazonicum*, espécie alvo deste estudo

À minha mãe, pai e irmãos por todo o incentivo e ajuda

## RESUMO

Uma das características mais variáveis nos organismos é o tamanho do corpo, afetando a maior parte dos aspectos fisiológicos e comportamentais, avaliar essa variação corporal pode desvendar adaptações evolutivas de seleção natural e sexual que favorecem as populações. A regra de Bergmann prevê que de acordo com o aumento da latitude há também um aumento do tamanho corporal dos organismos com vantagens energéticas em áreas mais frias. O padrão inverso prevê que populações de regiões mais quentes em baixas latitudes apresentam tamanhos corporais maiores do que as que habitam áreas mais frias. A variação intersexual de tamanho é designada de dimorfismo sexual de tamanho (SSD) e levou ao desenvolvimento da regra de Rensch que prevê que o SSD aumenta com o tamanho do corpo quando numa espécie machos possuem tamanhos maiores que as fêmeas, mas quando as fêmeas têm tamanhos maiores que os machos, esse SSD vai diminuir com o aumento médio do tamanho do corpo. O camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), é uma espécie amplamente distribuída na América do Sul. O objetivo do presente trabalho foi apresentar a distribuição geográfica mais atualizada do *M. amazonicum* e analisar se a espécie segue a regra de Bergmann e Rensch, ou seus respectivos inversos. Os dados foram obtidos através de dados primários e de uma revisão bibliográfica sistemática de dados secundários na literatura e em bancos de dados de ocorrência, extraíndo o local de ocorrência, comprimento da carapaça e do quelípodo. A distribuição geográfica se estendeu por cerca de 4.976,12 km, de Norte ao Sul, desde a ecorregião hidrográfica de Maracaibo na Venezuela, até o Baixo Paraná, na Argentina, entre as latitudes 10°40'37"N e 27°20'31.1"S com novas ocorrências em Ecorregiões Hidrográficas nunca antes relatadas. As análises das regras mostram que a espécie segue o inverso do proposto pela regra de Bergmann. Pluviosidade foi a única variável significativa na avaliação dos proxies à latitude. As estações chuvosas expandem as áreas de habitat e, podem proporcionar o aumento da disponibilidade de alimento nas regiões de latitudes mais baixas. Sobre a regra de Rensch, a espécie segue o inverso do proposto, quando analisado o comprimento da carapaça das populações, apresentando um viés feminino, mas segue o proposto pela regra quando analisado o quelípodo, com viés masculino. O viés de tamanho feminino na análise da carapaça das populações pode estar relacionado a fecundidade, pois fêmeas maiores possuem mais espaço para acondicionar os ovos, aumentando o seu índice de fecundidade. Os quelípodos são estruturas muito importantes para os machos e estão relacionados ao sucesso reprodutivo, auxiliando na conquista de território e defesa e atração das fêmeas.

**Palavras -chave:** Caridea, Eco-evo, Regra de Bergmann, Regra de Rensch.

## ABSTRACT

One of the most variable characteristics in organisms is body size, affecting most physiological and behavioral aspects. Evaluating this body variation can reveal evolutionary adaptations from natural and sexual selection that favor populations. Bergmann's rule predicts that as latitude increases there is also an increase in the body size of organisms with energetic advantages in colder areas. The reverse pattern predicts that populations from warmer regions at low latitudes have larger body sizes than those inhabiting colder areas. The intersexual variation in size is referred to as sexual size dimorphism (SSD) and led to the development of Rensch's rule which predicts that SSD increases with body size when in a species males have larger sizes than females, but when females have larger sizes than males, this SSD will decrease with the average increase in body size. The freshwater prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), is a species widely distributed in South America. The aim of this study was to present the most up-to-date geographical distribution of *M. amazonicum* and to analyze whether the species follows the Bergmann and Rensch rule, or their respective inverses. The data was obtained through primary data and a systematic bibliographic review of secondary data in the literature and in occurrence databases, extracting the place of occurrence, carapace and chelipod length. The geographic distribution spanned some 4,976.12 km, from north to south, from the Maracaibo hydrographic ecoregion in Venezuela to the Lower Paraná in Argentina, between latitudes 10°40'37"N and 27°20'31.1"S with new occurrences in hydrographic ecoregions never reported before. The rule analyses show that the species follows the inverse of the Bergmann rule. Rainfall was the only significant variable in the evaluation of latitude proxies. Rainy seasons expand habitat areas and can increase the availability of food in regions at lower latitudes. Regarding Rensch's rule, the species follows the opposite of what is proposed when analyzing the carapace length of the populations, showing a female bias, but follows what is proposed by the rule when analyzing the chelipod, with a male bias. The female size bias in the carapace analysis of populations may be related to fecundity, as larger females have more space to store their eggs, increasing their fecundity rate. The chelipods are very important structures for males and are related to reproductive success, helping to conquer territory and defend and attract females.

**KEYWORDS:** Caridea, Eco-evo, Bergmann's rule, Rensch's rule.

## Sumário

LISTA DE FIGURAS .....	10
LISTA DE TABELAS .....	11
LISTA DE SÍMBOLOS E SIGLAS .....	12
1. INTRODUÇÃO GERAL .....	13
2. OBJETIVOS .....	16
3.1 OBJETIVO GERAL .....	16
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	16
3. REFERÊNCIAS .....	17
CAPÍTULO 1: O CAMARÃO DA AMAZÔNIA <i>Macrobrachium amazonicum</i> (HELLER, 1862) (DECAPODA, PALAEMONIDAE): NOVAS OCORRÊNCIAS, INSIGHTS BIOGEOGRÁFICOS E DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA NATIVA E NÃO-NATIVA ATUALIZADA .....	20
RESUMO .....	20
1. INTRODUÇÃO .....	22
2. METODOLOGIA .....	23
3. RESULTADOS .....	25
4. DISCUSSÃO .....	29
5. CONCLUSÃO .....	37
6. AGRADECIMENTOS .....	38
7. REFERÊNCIAS .....	38
CAPÍTULO 2: QUEM ESTÁ MOLHADO DE CHUVA, NÃO TEM MEDO DE SERENO: LATITUDE E PLUVIOSIDADE INFLUENCIAM O TAMANHO CORPORAL POPULACIONAL E INTERSEXUAL DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE <i>Macrobrachium amazonicum</i> (HELLER, 1862) (DECAPODA, PALAEMONIDAE) .....	44
RESUMO .....	45
1. INTRODUÇÃO .....	46
2. METODOLOGIA .....	48
Base de Dados .....	48
Identificação e Biometria .....	49
Análise de Dados .....	50
Crescimento Relativo .....	52
3. RESULTADOS .....	53
Regra de Bergmann: Complexo Tamanho vs. Latitude .....	57
Regra de Rensch: Complexo Tamanho vs. Sexo .....	57
Bergmann vs. Rensch: Complexo Latitude-Tamanho vs. Sexo .....	58
Variáveis ambientais correlatas a latitude .....	61
Crescimento relativo .....	62
4. DISCUSSÃO .....	64
Regra de Bergman: Complexo Tamanho vs. Latitude .....	64
Regra de Rensch: Complexo Tamanho vs. Sexo .....	69
Regra de Bergmann vs. Rensch: Complexo Tamanho-Sexo vs. Latitude .....	73
5. CONCLUSÃO .....	76
6. AGRADECIMENTOS .....	76
REFERÊNCIAS .....	74
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	82
ANEXO I: LISTA DE PALAVRAS-CHAVE .....	84
ANEXO II: LINHAS DE COMANDO DE BUSCAS .....	85

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo I

FIGURA 1: Registro de ocorrências do *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) nas diferentes ecorregiões hidrográficas da América do Sul e Central..... 29

### Capítulo II

FIGURA 1: Complexo Latitude vs. Tamanho – Regra de Bergmann para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). (a) População geral, (b) População geral padronizada somente com o morfótipo MTC, (c) Machos, (d) Machos MTC, (e) Fêmeas e, (f) Machos MC. valor de significância: \*  $p < 0.000$ .....57

FIGURA 2: Complexo Tamanho vs. Sexo – Regra de Rensch com médias do comprimento da carapaça para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). (a) Machos-Fêmeas: População geral, (b) SSD/Fêmeas: População geral, (c) Machos – Fêmeas: População geral somente com os machos TC, (d) SSD/Fêmeas: População somente com os machos TC, (e) Machos CC, GC1 e GC2)-Fêmeas, (f) SSD - Fêmeas (população - CC. GC1 e GC2).....59

FIGURA 3: Complexo Tamanho vs. Sexo – Regra de Rensch com médias do comprimento dos quelípodos para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). (a) Machos-Fêmeas: População geral, (b) SSD/Fêmeas: População geral, (c) Machos – Fêmeas: População geral somente com os machos TC, (d) SSD/Fêmeas: População somente com os machos TC, (e) Machos CC, GC1 e GC2)-Fêmeas, (f) SSD - Fêmeas (população - CC. GC1 e GC2).....60

FIGURA 4: Complexo Tamanho vs. Sexo – Regra de Rensch *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). Regressão da razão do dimorfismo sexual de tamanho (SSDratio) e o tamanho médio de fêmeas (F) (a) para população geral (b) para população geral somente com o morfótipo TC.....60

FIGURA 5: Complexo Latitude-Tamanho vs. Sexo: Regra de Bergmann vs. Rensch para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). Regressão da influência da Latitude no SSD. Comprimento da carapaça (a) SSD vs.Latitude: População geral, (b) SSD vs.Latitude: População geral com os machos TC, (c) SSD vs.Latitude: população com os morfótipos maiores. Comprimento do quelípedo: (d) SSD vs.Latitude: População geral, (e) SSD vs.Latitude: População geral com os machos TC, (f) SSD vs.Latitude: população com os morfótipos maiores.....61

FIGURA 6: Regressão da Variável ambiental (precipitação) vs. Comprimento da carapaça de *M. amazonicum* (Heller, 1862): (a): Comprimento da Carapaça (CC) vs. Precipitação.....62

FIGURA 7: Fêmeas com quelípodos hiperatrofiados de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862): A: fêmea com quelípedo com tamanho comum translucido; B: Fêmea ovígera com quelípedo cor de canela semelhante ao morfótipo CC; C:Fêmea com quelípedo verde claro semelhante ao morfótipo GC1.....63

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo II

<b>Tabela 1:</b> Descrição das médias do tamanho da carapaça (mm) das Populações utilizadas na análise, (CC) Comprimento da Carapaça, (M) Machos; (F) Fêmeas; números iguais em machos das populações geral e TC são provenientes de estudos que mostram somente uma média. (Nº) número de indivíduos, DP: Desvio padrão.....	55
<b>Tabela 2:</b> Resultados de modelos aditivos generalizados para localização, forma e escala (GAMLSS) e as comparações por Latitude e Pluviosidade (Bio12) .....	63
<b>Tabela 3:</b> Resultado do Crescimento relativo do comprimento dos quelípodos (ChL) em resposta ao comprimento da carapaça (CL) para machos e fêmeas. Machos GC1 (M GC1), Machos CC (M CC), Machos TC (M TC), Fêmeas Hipertrofiadas (F HI), Fêmeas comuns (F CO).....	64

## **LISTA DE SÍMBOLOS E SIGLAS**

### **Em ordem alfabética**

CC - CINNAMON CLAW (GARRA DE CANELA)

CC - COMPRIMENTO DA CARAPAÇA

CCP - COMPRIMENTO DO CARPO

CD - COMPRIMENTO DO DÁCTILO

CI - COMPRIMENTO DO ÍSQUIO

CP - COMPRIMENTO DO PRÓPODO

CM - COMPRIMENTO DO MERO

CQ - COMPRIMENTO DO QUELÍPODO

GBIF - GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY

GC1 - GREEN CLAW 1 (GARRA VERDE 1)

GC2 - GREEN CLAW 2 (GARRA VERDE 2)

LABEEC - LABORATÓRIO DE ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DE CRUSTÁCEOS

LACRUSE - LABORATÓRIO DE CRUSTÁCEOS DO SEMIÁRIDO

RBS - REVISÃO BIBLIOGRÁFICA SISTEMÁTICA

SSD - *SEXUAL SIZE DIMORPHISM* (DIMORFISMO SEXUAL DE TAMANHO)

TC - TRANSLUCID CLAW (GARRA TRANSLÚCIDA)

UFRN - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE

UNICAMP - UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

UNAM - UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

URCA - UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

As condições ambientais influenciam fortemente o tamanho corporal dos organismos, que é uma das características mais variáveis e importantes da história natural dos organismos. O tamanho corporal afeta a maioria dos aspectos fisiológicos e está correlacionado com comportamento, sucesso reprodutivo, fecundidade e tempo de crescimento. O habitat de cada grupo animal pode determinar o tempo de crescimento, pois diferentes áreas apresentam condições ambientais específicas (Blanckenhorn e Demont, 2004). Essas condições ambientais diversas determinam variações morfológicas, fisiológicas, reprodutivas e comportamentais nas populações, resultando em diferentes taxas de crescimento e estratégias reprodutivas (Hayd e Anger, 2013).

Diversas regras macroecológicas avaliam o comportamento das espécies, definem padrões de tamanho corporal e analisam as relações entre condições ambientais específicas e as características das espécies. Usando indicadores como diferentes gradientes latitudinais, essas regras ajudam a entender como a temperatura das diferentes regiões afeta os aspectos morfológicos dos animais (Blanckenhorn et al., 2006). Nesse contexto, algumas diretrizes biogeográficas foram formuladas para relacionar a latitude com padrões observados em certos animais. Entre elas, destaca-se a regra de Thorson, que prevê uma fase larval mais curta em latitudes mais altas, e o postulado de Clarke, que estabelece uma maior produção de ovos durante o ciclo reprodutivo em latitudes mais baixas (Blanckenhorn et al., 2006).

Um dos princípios macroecológicos mais conhecidas é a Regra de Bergmann. Em 1840, Carl Bergmann observou que, com o aumento da latitude, também ocorre um aumento do tamanho corporal nos endotérmicos. Ele levou em consideração a área de superfície e o volume, argumentando que animais maiores têm uma diminuição relativa da área de superfície, o que lhes confere vantagens energéticas em áreas mais frias. Esse padrão é seguido por uma grande variedade de grupos de animais, incluindo pássaros, mamíferos e répteis (Blanckenhorn e Demont, 2004; Blanckenhorn et al., 2006).

Alguns animais ectotérmicos também demonstram seguir o padrão da regra de Bergmann. Entre eles estão alguns crustáceos decápodes, como o caranguejo violinista *Minuca pugnax* Smith, 1870 (Johnson et al. 2019), o camarão marinho *Betaeus emarginatus* H.Milne-Edwards, 1837 (Lardies et al., 2008) e os caranguejos eremitas do gênero *Clibanarius*: *Clibanarius antillensis* Stimpson, 1859, *Clibanarius scolopetarius* Herbst, 1796 e *Clibanarius symmetricus* Randall, 1840 (Vale et al., 2024).

Para os animais ectotérmicos, o tamanho corporal maior em regiões mais frias está

relacionado à duração do período de intermuda, que é mais longo nessas regiões devido às menores temperaturas. Isso resulta em mais tempo disponível para o crescimento (Bauer, 2023). Em contraste, em regiões com latitudes mais baixas, onde as temperaturas são mais altas, o desenvolvimento é mais acelerado e a duração da intermuda é mais curta. Isso significa, relativamente, menos tempo disponível para o crescimento, levando os indivíduos a atingirem o tamanho corporal máximo mais rapidamente e, conseqüentemente, em um tamanho médio menor (Orensanz et al., 2007).

Com a análise desta regra em alguns animais ectotérmicos, observou-se que a latitude pode interferir de maneira oposta à regra de Bergmann. Ou seja, populações que habitam regiões mais quentes (baixas latitudes) apresentam tamanhos corporais maiores do que aquelas que habitam áreas mais frias (altas latitudes), um fenômeno descrito como o inverso da regra de Bergmann (Mousseau, 1997; Blanckenhorn & Demont, 2004). Este padrão foi observado em ectotérmicos, como por exemplo, o caranguejo da neve *Chionoecetes opilio* Fabricius, 1788 (Orensanz, 2007). As hipóteses desenvolvidas sobre essa relação inversa descrevem como a sazonalidade favorece espécies que habitam regiões de latitudes mais baixas, onde a estação de reprodução e desenvolvimento é mais longa, expandindo o ambiente e disponibilizando mais nutrientes, o que resulta em um tamanho corporal maior (Blanckenhorn, 2004).

O tamanho corporal é uma característica que varia não apenas entre os locais habitados pelas populações, mas também entre machos e fêmeas da mesma espécie. Essa diferença é conhecida como dimorfismo sexual de tamanho (SSD – Dimorfismo sexual de tamanho), que pode ser influenciado por vários aspectos intimamente ligados à seleção natural e/ou sexual, favorecendo machos ou fêmeas a desenvolver um viés de tamanho (Blanckenhorn, 2004).

Os diferentes tamanhos entre machos e fêmeas, e os fatores associados ao SSD, levaram ao desenvolvimento de padrões macroecológicos distintos nas espécies. Com isso, o pesquisador Bernhard Rensch postulou o que ficou conhecido cientificamente como a regra de Rensch (Rensch, 1950). Esta regra prevê que o SSD aumenta conforme o tamanho do corpo aumenta dentro de uma espécie, quando os machos apresentam tamanhos maiores. No entanto, quando as fêmeas são maiores que os machos, esse SSD diminui em relação ao aumento médio do tamanho corporal das fêmeas (Rensch, 1950; Blanckenhorn, 2004 e 2006).

Nos camarões, os machos apresentam tamanhos maiores quando realizam comportamentos agonísticos para defesa ou garantia de parceiras e abrigos (Bauer, 2023). Conseqüentemente, a seleção natural favorece machos de tamanhos maiores, pois esses estão mais aptos a defender ou garantir as fêmeas contra outros machos da espécie, bem como contra predadores presentes na área. Geralmente, esses machos obtêm maior sucesso de acasalamento e reprodução (Wu et al., 2014).

Em relação às fêmeas, um viés de tamanho maior pode proporcionar uma maior área para acondicionar os ovos, promovendo um índice maior de fecundidade e atração dos machos (Bauer, 2010 e 2023).

Dentre os grupos de crustáceos, a família Palaemonidae Rafinesque, 1815, é uma das mais importantes. Formada por quase 900 espécies de camarões, ela se originou a partir de um clado marinho e evoluiu, desenvolvendo adaptações aos ambientes de água salobra e doce (Anger, 2013). Nesta família, em termos de diversidade e quantidade, o gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868, é frequentemente considerado o maior, esse gênero obteve muito sucesso ocupando ambientes estuarinos e dulcícolas, composto por cerca de 267 espécies (De Grave e Fransen, 2011; WoRMS, 2022) e possui uma extensa distribuição geográfica, habitando áreas tropicais e subtropicais, tendo grande importância ecológica e econômica (Anger, 2013; Rossi et al., 2020).

Neste gênero, o camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), é uma espécie amplamente distribuída na maior parte da América do Sul, ocorrendo nas principais bacias desta região, tem uma grande importância ecológica, pois se alimenta de resíduos e algas, e serve de alimento para muitos peixes (Maciel e Valenti, 2009). Sua alta plasticidade fenotípica proporcionou uma grande capacidade de adaptação e estratégias reprodutivas, o que facilita o crescimento em ambientes estuarinos e de água doce. Isso induz o desenvolvimento de populações, fisiologicamente e morfológicamente, distintas de acordo com o local de ocorrência (Paschoal e Zara, 2019). Por isso, a espécie apresenta diferentes fenótipos e estratégias reprodutivas (Sampaio et al., 2007; Pantaleão et al., 2012).

Os machos da espécie podem apresentar diferentes morfótipos, definidos a partir das diferenças no comprimento, coloração e espinagem dos quelípodos, além do tamanho corporal. Assim, foram denominados garra translúcida (translucid claw - TC), garra de canela (cinnamon claw - CC), garra verde 1 (green claw 1 - GC1) e garra verde 2 (green claw 2 - GC2) (Moraes-Riodades e Valenti, 2004; Pantaleão et al., 2014). No entanto, esses morfótipos não estão presentes em todas as populações de água doce (Hayd e Anger, 2013).

Diante disso, os questionamentos referentes à espécie *M. amazonicum* em escopo macroecológico são: (1) a espécie mencionada segue a regra de Bergmann ou seu inverso? (2) a espécie segue a regra de Rensch ou seu inverso? (3) os grupos de morfótipos de machos têm variações distintas de SSD? (4) o SSD é mais acentuado de acordo com as faixas latitudinais?

As hipóteses desenvolvidas perante esses questionamentos são: (1) o camarão *M. amazonicum* segue o inverso do proposto pela regra de Bergmann; (2) segue o padrão proposto pela regra de Rensch, ou seja, os machos apresentam tamanho maior que as fêmeas e esta tendência se acentua a medida que machos aumentam de tamanho; (3) a hierarquia social da espécie reflete em

variações de SSD; e (4) o SSD aumenta de acordo com a diminuição da latitude.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

Avaliar se a espécie *Macrobrachium amazonicum* segue as regras macroecológicas, de influência latitudinal, Regra de Bergmann, e de dimorfismo sexual de tamanho, Regra de Rensch.

### 2.2 Objetivos Específicos

- ✓ Realizar uma revisão sistemática sobre o comprimento corporal do *M. amazonicum* na literatura especializada;
- ✓ Comparar as trajetórias de tamanho médio e dimorfismo sexual do *M. amazonicum* das diferentes ecorregiões de ocorrência;
- ✓ Verificar se *M. amazonicum* segue as regras macroecológicas de Bergmann e Rensch ou os seus respectivos inversos;
- ✓ Analisar se a hierarquia social dos machos da espécie causa variações no SSD ao longo da distribuição geográfica;
- ✓ Atualizar a distribuição geográfica da espécie *M. amazonicum* e disponibilizar para acesso público

## REFERÊNCIAS

- Anger K (2013) Neotropical *Machobrachium* (Caridea: Palaemonidae): On the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal Of Crustacean Biology*, 33 (2): 151-183 p.
- Bauer RT (2010) Chemical Communication in Decapod Shrimps: The Influence of Mating and Social Systems on the Relative Importance of Olfactory and Contact Pheromones. *Chemical Communication in Crustaceans*, 277–296
- Bauer, R. T. (2023). *Shrimps: Their Diversity, Intriguing Adaptations and Varied Lifestyles* (Vol. 42). Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-97843-8>
- Bergmann, C. (1847). Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien*, 3, 595-708.
- Bertness, M. D., Gaines, S. D., & Hay, M. E. (2001). *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates.
- Blanckenhorn, W. U., & Demont, M. (2004). Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: Two ends of a continuum?. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 413-424. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.413>
- Blanckenhorn, W. U., Stillwell, R. C., Young, K. A., Fox, C. W., & Ashton, K. G. (2006). When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude?. *Evolution*, 60(10), 2004-2011. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01842.x>
- Briggs, J. C. (1995). *Global Biogeography*. Elsevier Science.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Brusca, R. C., & Brusca, G. J. (2002). *Invertebrates* (2<sup>a</sup> ed.). Sinauer Associates.
- Castro, P., & Huber, M. E. (2018). *Marine Biology* (10<sup>a</sup> ed.). McGraw-Hill Education.
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119-1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- De Grave S e Fransen, C. (2011). Carideorum Catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*. 85. 195-588.
- Johnson, D. S., Crowley, C., Longmire, K., Nelson, J., Williams, B., & Wittyngham, S. (2019). The fiddler crab, *Minuca pugnax*, follows Bergmann's rule. *Ecology and Evolution*, 9(24), 14489-14497. <https://doi.org/10.1002/ece3.5863>
- Hayd, L., & Anger, K. (2013). Reproductive and morphometric traits of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) from the Pantanal, Brazil, suggests initial speciation.

*Revista de Biología Tropical*, 61, 39-57. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.11276>

Lardies, M. A., Medina, M. H., & Correa, J. A. (2008). Intraspecific biogeographic pattern breakage in the snapping shrimp *Betaeus emarginatus* caused by coastal copper mine tailings. *Marine Ecology Progress Series*, 358, 203-210. <https://doi.org/10.3354/meps07316>

Lomolino, M. V., Riddle, B. R., & Brown, J. H. (2006). *Biogeography* (3<sup>a</sup> ed.). Sinauer Associates.

Maciel, C. R., & Valenti, W. C. (2009). Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*: A review. *Nauplius*, 17(2), 61-79.

Melo, G. A. S. (2003). *Manual de Identificação dos Crustacea Decapoda de Água Doce do Brasil*. Edições Loyola.

Moraes-Riodades, P. M., & Valenti, W. C. (2004). Morphotypes in male Amazon River prawns, *Macrobrachium amazonicum*. *Aquaculture*, 236(1-4), 297-307.

Mousseau, T. A. (1997). Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 630-632.

Orensanz, J. M., Ernst, B., & Armstrong, D. A. (2007). Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 576-591. <https://doi.org/10.1651/S-2750.1>

Pantaleão JAF, Hirose GL e Costa RC (2012). Relative growth, morphological sexual maturity, and size of *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862)(Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. *Invertebrate Reproduction & Development*, 56(3), 180-190.

Paschoal LRP e Zara FJ (2019) The androgenic gland in male morphotypes of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *General and comparative endocrinology*, 275, 6-14. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.01.014>

Rensch, B. (1950). Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge*, 1, 58-69.

Rossi, N., Magalhaes, C., Mesquita, E. R., & Mantelatto, F. L. (2020). Uncovering a hidden diversity: A new species of freshwater shrimp *Macrobrachium* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from Neotropical region (Brazil) revealed by morphological review and mitochondrial genes analyses. *Zootaxa*, 4732(1), 177-195. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4732.1.8>

Sampaio, C. M. S., Silva, R. R., Santos, J. A., & Sales, S. P. (2007). Reproductive cycle of *Macrobrachium amazonicum* females (Crustacea, Palaemonidae). *Brazilian Journal of Biology*, 67, 551-559.

Vale, V. F., Freire, F. A. D. M., & Alencar, C. E. R. D. (2024). Bergmann-Rensch Continuum Under Shell: Gender-Specific Trend in Response to Latitudinal Gradient. *Evolutionary Biology*, 51(1), 217-234.

WoRMS Editorial Board (2024). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2024-09-03. doi:10.14284/170

Wu H, Jiang T, Huang X, Lin H, Wang H, Wang L, Niu H, Feng J (2014). A test of Rensch's rule in greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) with female-biased sexual size dimorphism. *PLOS ONE*, 9(1), e86085. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086085>

Manuscrito submetido para publicação na Aquatic Biology, ISSN: 1864-7782 (Online); Qualis CAPES: A4; Fator de Impacto: 1.25; Percentil Scopus: 54%

**O CAMARÃO DA AMAZÔNIA *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862)  
(DECAPODA, PALAEMONIDAE): NOVAS OCORRÊNCIAS, INSIGHTS  
BIOGEOGRÁFICOS E DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA NATIVA E NÃO-NATIVA  
ATUALIZADA**

Lidiana de Sousa Rodrigues<sup>1,5</sup>; Thiago Andrade Silva<sup>1</sup>; José Iago Muniz<sup>3</sup>; Sávio Arcanjo Santos Nascimento de Moraes<sup>4</sup>; Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar<sup>1,2,3,5</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), Universidade Regional do Cariri (URCA), Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Rua Cel. Antônio Luiz, 1161, 63105-000, Pimenta, Crato, CE, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Biologia, Ecologia e Evolução de Crustáceos (LABEEC), Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Departamento de Botânica e Zoologia, Centro de Biociências, Campus Universitário Lagoa Nova, Caixa Postal 1524, CEP 59078-970, Natal, RN, Brasil.

<sup>3</sup>Laboratório de Zoologia e Parasitologia Animal (LZPA) Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), Departamento de Ciências Exatas e Naturais, Itapetinga, BA, Brasil.

<sup>4</sup>Secretária de Estado de Educação, da Cultura, do Esporte e do Lazer do Rio Grande do Norte. Centro Administrativo do Estado do Rio Grande do Norte, Lagoa Nova, CEP: 59064-901, Natal, RN, Brasil.

<sup>5</sup>Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Departamento de Química Biológica, Universidade Regional do Cariri, URCA, Rua Coronel Antônio Luiz 1161, 63100-000 Crato, CE, Brasil.

## **RESUMO**

O camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), pertencente à família Palaemonidae, é uma espécie nativa amplamente distribuída na América do Sul, sendo encontrado associado as macrófitas aquáticas que proporcionam alimento e abrigo. O presente trabalho tem o objetivo de apresentar a distribuição geográfica atualizada da espécie através de uma sistematizada revisão de dados primários e secundários, além de reportar novas ocorrências em ecorregiões nunca antes relatadas. Foram compiladas 1.042 ocorrências válidas da espécie, sendo 42 ocorrências de dados primários e 1.136 ocorrências da literatura e coleções científicas. A distribuição geográfica se

estendeu por cerca de 4.976,12 km, de Norte ao Sul, desde a ecorregião hidrográfica de Maracaibo (Venezuela) até o Baixo Paraná (Argentina), entre as latitudes 10°40'37" N e 27°20'31.1" S. E cerca de 5.226,01 km, de leste ao oeste, do Rio Tuirá (Panamá) ao Atlântico Nordeste Oriental (Rio Grande do Norte), entre as longitudes 79°31'30.0" W e 35°12'07.0" W. Abrangendo grande parte da América do Sul e duas ecorregiões hidrográficas no Panamá, detectamos expansão geográfica, com novos registros continentais e costeiros, tanto em áreas nativas de ocorrência da espécie, como também em áreas não-nativas com populações isoladas. Novas ocorrências foram registradas nas ecorregiões hidrográficas do Gurupi (Maranhão); Baixo Piranhas-Açu (Rio Grande do Norte); Médio São Francisco (Bahia); Alto Tocantins (Goiás); Médio Paraguai (Mato Grosso do Sul); Tarauacá (Amazonas); Maracaibo, Trinidad e Orinoco (Venezuela); Magdalena-Sinu (Colômbia); Chagres (Panamá) e no Altos Andes do Amazonas (Bolívia). O novo registro em Maracaibo ampliou em 361,62 km ao norte a extensão da ocorrência da espécie e em Chagres no Panamá, na América Central em 51,10 km ao Oeste. O *M. amazonicum* apresentou uma distribuição neotropical, já conhecida para a espécie com populações costeiras e continentais. A evidência de introdução antrópica em diferentes reservatórios brasileiros é corroborada pela ausência de registro em prováveis locais de conexão com as bacias do Orinoco e Amazonia, estas geologicamente separadas da bacia La Plata. Nossos resultados também expandem a enorme plasticidade da espécie em diversas condições abióticas ao longo das ecorregiões hidrográficas sul-americanas.

Palavras-Chave: Biogeografia; Bacia Amazônica; Camarão da Amazônia; Caridea; Neotropical.

## 1. INTRODUÇÃO

A família Palaemonidae Rafinesque, 1815, é um dos grupos mais representativos de camarões, abrangendo mais de 900 espécies (Pileggi e Mantelatto, 2012). Esta família se originou a partir de um clado marinho e evoluiu desenvolvendo adaptações fisiológicas e morfológicas, que proporcionaram a colonização dos ambientes continentais e estuários das áreas costeiras (Anger, 2013). Atualmente composto por cerca de 267 espécies (De Grave e Fransen, 2011; WoRMS, 2022b), o gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868, obteve maior sucesso, ao ocupar os mais diversos ambientes como, rios, córregos, açudes, estuários e riachos (Anger, 2013).

Discussões sobre a distribuição de espécies desse gênero apontam sua amplitude e plasticidade fenotípica para os mais diversos tipos de habitat, com uma grande distribuição geográfica nas áreas tropicais e subtropicais, e em quase todos os tipos de corpos de água doce e estuarinos (Melo, 2003; Moraes et al., 2021). O camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) é uma espécie nativa da Bacia Amazônica, que foi introduzida em outras regiões hidrográficas no Nordeste e Sudeste brasileiros, atingindo uma ampla distribuição na América do Sul, representando um dos maiores casos de invasões limnáticas do gênero (Anger, 2013).

Habita corpos de água, sendo encontrados junto às macrófitas aquáticas que proporcionam alimento e abrigo, principalmente durante os períodos reprodutivos (Maciel e Valenti, 2009). A espécie é composta por populações anfídromicas que ocorrem nas regiões costeiras e populações de água doce que ocorrem exclusivamente nos ambientes aquáticos continentais (Vergamini et al., 2011).

Análises filogenéticas mostraram que essa espécie, ao longo de sua distribuição, pode ser dividida em três linhagens: as populações nativas que habitam regiões do interior e áreas costeiras da bacia Amazônica e as que foram introduzidas por atividades antrópicas no interior da região Paraná/Paraguai e em áreas do Nordeste do Brasil (Vergamini et al. 2011). Além disso, a espécie apresenta uma grande plasticidade fenotípica intraespecífica, devido à ausência de fluxo gênico entre tais populações e à grande diversidade de condições ambientais. Assim, esses indivíduos exibem características morfológicas e fisiológicas distintas entre si (Augusto et al. 2007; Paschoal e Zara, 2019, 2020).

Os machos da espécie podem apresentar diferentes morfótipos, definidos a partir das diferenças no comprimento, coloração e espinagem dos quelípodos e no tamanho corporal. Assim, foram denominados como garra translúcida (translucid claw - TC), garra de canela (cinnamon claw - CC), garra verde 1 (green claw 1 - GC1) e garra verde 2 (green claw 2 - GC2) (Moraes-Riodades e Valenti, 2004; Pantaleão et al., 2014), mas essa hierarquia não está presente em todas as populações continentais (Hayd e Anger, 2013).

Na década de 1940, o programa de pesca e piscicultura da companhia energética de São Paulo (CESP) transportou alguns exemplares de *M. amazonicum*, nativos da região da bacia Amazônica, para algumas bacias hidrográficas no Atlântico Nordeste Oriental e Paraná-Paraguai (Scaico, 1992, Magalhães et al. 2005). Formando populações não nativas, com o intuito de utilizá-los na aquicultura como alimento para peixes provenientes da mesma área (Scaico, 1992, Vergamini et al., 2011). Essas atividades levaram à liberação acidental ou intencional da espécie, para fora da sua distribuição natural. E a partir disso, ela pôde se estabelecer e se proliferar em novas áreas (Vergamini et al., 2011). Com isso, novas adaptações surgiram na espécie para conseguir se manter e desenvolver (Charmantier e Anger, 2011).

Muito explorado na pesca artesanal do Norte, Nordeste e Sudeste brasileiros, com grande potencial para a aquicultura, devido ao seu rápido desenvolvimento e crescimento. Além disso, é bastante comercializado para servir como isca para pesca e alimento para peixes (Maciel e Valenti, 2009).

Nesse contexto, faz-se necessário expandir o conhecimento sobre a distribuição atual das populações naturais e introduzidas para entender a evolução das linhagens. Isso contribuirá para novas investigações relacionados a filogeografia e estruturação genética das populações listadas no presente estudo. É essencial identificar quais populações são nativas, especialmente aquelas encontradas em outros países, e distinguir aquelas formadas por introdução ou dispersão natural a partir da invasão de novos ambientes.

Considerando que a aquicultura aumentou no Brasil nas últimas décadas do século passado e que atividades antrópicas introduziram essa espécie em vários reservatórios e rios no Nordeste e Sudeste do Brasil (Collart, 1988), é importante notar que, até o momento, não houve uma revisão em escala macroespacial abrangendo todas as áreas de ocorrência. A distribuição geográfica dessa espécie é conhecida apenas em locais específicos da América do Sul (Holthuis, 1952 e 1966; Pettovello, 1996; Montoya, 2003; Magalhães et al. 2005; Lianos et al. 2018; Moraes et al. 2021; Santos e Coelho-Filho, 2021).

Com isso, o presente estudo tem o objetivo de apresentar a distribuição geográfica atualizada, reportar novas ocorrências e discutir aspectos biogeográficos em áreas nativas e não-nativas. Para isso, realizamos a mais extensa e completa revisão de dados primários e secundários para a espécie, destacando as novas ocorrências e extensões de distribuição em ecorregiões hidrográficas da América do Sul.

## 2. METODOLOGIA

Os dados utilizados para a descrição da distribuição geográfica da espécie foram

classificados primeiramente de acordo com a origem e assim denominados em dados primários e secundários. Os dados primários são os espécimes do *M. amazonicum* que estão depositados nas coleções biológicas do Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE) da Universidade Regional do Cariri (URCA), originados de coletas realizadas entre 2011 e 2023 nos estados do Ceará, Pará, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Goiás; e do Laboratório de Ecologia e Evolução de Crustáceos (LABEEC) da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), provenientes de coletas realizadas de 2011 a 2023 nos estados do Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba e Piauí. Todas as características taxonômicas foram analisadas para a confirmação da espécie seguindo os critérios descritos nas chaves de identificação propostas por Melo (2003) e Vera-Silva et al. (2017).

Os dados secundários foram obtidos a partir da realização de uma revisão sistemática da literatura especializada utilizando palavras chaves e linhas de comando de busca (Anexo I e II) e nas bases de dados de coleções científicas de ocorrência da espécie. Não foram utilizados estudos da literatura cinza, como trabalhos de conclusão de curso, dissertações, teses e resumos de eventos. Nessa etapa também foi realizada uma revisão nos bancos de dados de ocorrência de diversas coleções científicas disponíveis no Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2019) e SpeciesLink (SpeciesLink, 2019). As instituições com dados depositados disponíveis foram o Instituto de Pesquisa de Recursos Biológicos, SIB Colômbia, UMS PatriNat, Museu Paraense Emílio Goeldi, Museu de Zoologia da UNICAMP, iNaturalist, Museu Nacional, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Museu Nacional de História Natural, Conservação Internacional, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Centro de Biodiversidade Naturalis, Instituto de Ciências Naturales, Instituto de Biologia UNAM, Instituto Europeu de Bioinformática, Centro de Biodiversidade Naturalis, Instituto Real Belga de Ciências Naturais, Museu Field de História Natural, Museu de La Salle Bogotá, Museu Americano de História Natural, Arquivo Europeu de Nucleotídeos (EMBL-EBI), Instituto de Investigação de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Museu Argentino de Ciências Naturais "Bernardino Rivadavia", Instituto de Pesquisa Senckenberg, Coleção Crustacea – ZMB, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, Museu de Zoologia Comparada, Coleção Zoológica Delta do Parnaíba, Museu de Zoologia Comparada, Museu de Zoologia da UNICAMP, Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS e Sistema de Informações Biogeográficas dos Oceanos.

Não foram utilizados os dados que continham informações incompletas do local de amostragem, coordenadas geográficas incorretas, problemas na taxonomia e ausência de informações da instituição na qual estão preservadas, seguindo o proposto por Alencar et al. (2017, 2023).

As ocorrências que não tinham informações de coordenadas geográficas, mas que tinham

dados suficientes da localidade, foram estimadas através do banco de dados de identificação geográfica GeoNames e confirmadas no software de mapeamento por satélite Google Earth considerando o sistema de coordenadas geográficas em WGS84. Os passos utilizados para validação das localidades de ocorrências secundárias da espécie, bem como as estimativas das coordenadas das áreas, seguiram os métodos propostos por Alencar et al. (2017, 2023). O mapa foi construído utilizando o software QGIS 3.28 com bases de dados hidrográficos definidos por Abell et al. (2008) e o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatísticas (IBGE, 2010).

### 3. RESULTADOS

Taxonomia

Ordem Decapoda

Família Palaemonidae Rafinesque, 1815

Gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868

*Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)

**Material examinado: Brasil: Estado do Ceará:** Município de Barro, Vila de Cuncas, 11.VIII.2014, 2♂, (CL = 21,98), 7°05'18.8"S 38°43'27.6"W, (LACRUSE 017); idem 25.IV.2013, 2♂ 8 ♀, (CL = 15,25), (LACRUSE 018); 11.VIII.2014, 2♂, (CL = 23,64), (LACRUSE 075); 11.VIII.2014, 1♂ (CL = 23,63), (LACRUSE 076); 22.I.2014, 3♂ 2♀ (CL = 13,67), (LACRUSE 078); 31.I.2013, 132♂ 110♀, (CL = 4,96), (LACRUSE 201). Município de Aiuaba, Açude Benguê, 15.VI.2012, 1♂ 35♀, (CL = 8,23), 6°35'58.2"S 40°08'30.3"W (LACRUSE 022), idem 19.IX.2012, 68♂ 155♀, (CL = 7,99), (LACRUSE 036), 15.VI.2012, 1♂, (CL = 7,49), (LACRUSE 037); Estação ecológica, 16.VI.2012, 4♂ 29♀, (CL = 7,88) 6°36'53.0"S 40°07'27.4"W, (LACRUSE 024), idem 19.IX.2012, 2♂ 51♀, (CL = 8,45), (LACRUSE 038), 19.IX.2012, 4♂, (CL = 7,73), (LACRUSE 040); Município de Assaré, Açude Canoas: 24.VIII.2014, 3♂ 7♀ (1 Ovig.), (CL = 15,78), 6°57'26.5"S 39°55'59.8"W, (LACRUSE 222); Município de Cedro, Açude Ubaldinho: 6°35'02.6"S 39°14'20.9"W, 1♂ 3♀, (CL = 8,18), (LACRUSE 125); Município de Crato, Rio Caras do Umari, 10.XII.2015, 5♂ 3♀ (1 Ovig.), (CL = 9,46), 7°05'40.2"S 39°28'01.0"W, (LACRUSE 224); idem, 27.II.2015, 2♂ 14 ♀ (5 Ovig.), (CL = 9,14), (LACRUSE 226); 31.VII.2015, 13♂ 27♀, (CL = 6,30), (LACRUSE 283); 31.VII. 2015, 1♂ 70♀, (CL = 8,82), (1 Ovig.), (LACRUSE 220); 1.VII. 2015, 46♀, (CL = 9,39), (30 Ovig.), (LACRUSE 299); Município de Icó, Açude Lima Campos, 11.XI.2022, 55♂ 168♀, (CL = 9,57), (75 Ovig.), 6°24'06.4"S 38°57'29.8"W, (LACRUSE 271); Município de Lavras da Mangabeira, Açude do Rosário, 31.I.2012, 1♂87♀ (87 Ovig.), (CL = 7,87), 6°53'15.0"S 39°04'51.0"W, (LACRUSE 063); idem, 20.VIII.2013, 84♂107♀, (CL = 7,11), (13

Ovig.), (LACRUSE 068); 22.VII.2013, 84♂114♀(16 Ovig.), (CL = 6,44). (LACRUSE 069); Riacho do machado, 16.VIII.2012, 4♂1♀, (CL = 10,91), 6°41'28.5"S 38°57'52.9"W, (LACRUSE 064); Município de Juazeiro do Norte, Açude Umari (Thomás Osterne), 28.VII.2012, 1♀ (Ovig.), (CL = 16,59) 7°10'10.1"S 39°12'26.5"W, (LACRUSE 86); idem, 02.IV.2014, 8♂ 48♀ (1 Ovig.), (CL = 6,68), (LACRUSE 092); 30.VIII.2013, 24♂ 67♀ (4 Ovig.), (CL = 4,87), (LACRUSE 095); 2016, 17♂ 48♀ (24 Ovig.), (CL = 11,98), (LACRUSE 123); 29.II.2016, 2♂ 41♀, (CL = 5,51), (LACRUSE 278); Açude dos Carneiros, 20.I.2015, 9♂23♀ (9 Ovig.), (CL = 8,91), 7°10'10.1"S 39°12'26.5"W, (LACRUSE 233); idem, 21.XI.2013, 6♀ (2Ovig.), (CL = 7,01), (LACRUSE 280); 21.XI.2013, 24♂18♀, (CL = 5,32), (LACRUSE 284); 20.III.2014, 2♂, (26,62), (LACRUSE 297); 05.IX.2013, 35♂ 22♀ (3 Ovig.), (CL = 5,42), (LACRUSE 298); 05.IX.2013, 2♂ 21♀, (CL = 8,19), (LACRUSE 300); 31.I.2012, 12♂17♀, (CL = 6,77), (LACRUSE 301); 27♂33♀, (CL = 6,38), (LACRUSE 302); 14♂ 3♀, (CL = 7,55), 7°10'10.1"S 39°12'26.5"W, (LACRUSE 295); Município de Maranguape, Amanari, 17.VIII.2014, 5♂ 10♀ (4 Ovig.), (CL = 13,19), 4°00'38.8"S 38°52'58.9"W, (LACRUSE 129); idem, 17.VIII.2014, 8♂18♀ (3 Ovig.), (LACRUSE 130); 17.VIII.2014, 5♂ 5♀ (4 Ovig.), (CL = 15,17), (LACRUSE 132); 17.VIII.2014, 7♂ 59♀ (8 Ovig.), (CL = 9,76), (LACRUSE 133); Município de Cariutaba, Barragem de Cariutaba: 12.IX.2013, 1♂, (CL = 15,09), 6°49'12.1"S 39°31'39.0"W, (LACRUSE 175); idem, 09.VII.2013, 1♂, (CL = 13,19), (LACRUSE 176); 10.X.2013, 1♂ 1♀, (CL = 24), (LACRUSE 178); 10.IX.2013, 1♂, (CL = 17,55), (LACRUSE 180); Município de Várzea Alegre, Açude Olho D'água, 10.XII.2015, 1♂ 11♀ (4 Ovig.), (CL = 6,47), 6°47'28.1"S 39°22'30.4"W, (LACRUSE 223); **Estado de Goiás**, Lago de Serra da Mesa: 22.VI.2022, 1♂, (CL = 6), 14°33'25.6"S 49°01'40.4"W, (LACRUSE 272); 22.VI.2022, 1♂, (CL = 7,71), 14°44'38.1"S 49°04'07.3"W, (LACRUSE 273); 24.VI.2022, 7♂ 8♀ (5 Ovig.), (CL = 6,27), 14°08'50.4"S 48°30'46.3"W, (LACRUSE 275); 20.I.2023, 19♂, (CL = 6,92), 14°33'25.6"S 49°01'40.4"W, (LACRUSE 290); 21.I.2023, 2♂, (CL = 5,83), 14°08'50.4"S 48°30'46.3"W, (LACRUSE 291); 21.I.2023, 1♀, (CL = 10,41), 14°26'31.5"S 48°06'50.3"W, (LACRUSE 294); **Estado do Pará**: Município de Castanhal: IX.2011, 2♂, (CL = 27,98), 1°17'10.9"S 47°55'59.6"W, (LACRUSE 080); **Estado da Paraíba**: Município de Paulista, Rio São Bento, 14.VI.2012, 3♂ 2♀, (CL = 12,03), 6°35'35"S; 37°37'44"W (LACRUSE 016); **Estado do Pernambuco**: Município de Ouricuri, Rio São Pedro, 21.XIII.2012, 29♂ 55♀ (1 Ovig.), (CL = 10,87), 8°07'57.7"S 40°05'04.0"W, (LACRUSE 048); idem 16.VI.2012, 3♂ 20♀, (CL = 7,07), (LACRUSE 049); 23.VII.2012, 2♂ 16♀, (CL = 6,99), (LACRUSE 054), 18.II.2012, 11♂ 18♀, (CL = 6,52), (LACRUSE 058). **Estado do Piauí**: Pinacurucu: 12.X.2014, 5♀ (2 Ovig.), (CL = 8,50), 3°56'14.6"S 41°42'14.8"W (LACRUSE 190); Município de Barras, Rio Marataoan, 13.XII.2014, 2♂6♀ (1 Ovig.), (CL = 6,37), 4°15'47.2"S 42°17'51.6"W, (LACRUSE 204). Município de Luíz

Correia, localidade de Tabuleiro, 16.VI.2023, 40♂ 123♀, 2°55'25.0"S 41°47'37.3"W, (GEEFAA/UFRN 2592).

**Material comparado:** Brasil: Estado do Ceará: Município de Lavras da Mangabeira, Açude do Rosário, (Média geral dos machos, CC = 7,12), (Média geral das fêmeas= 5,97), 31.I.2012, 1♂87♀ (87 Ovig.) 6°53'15.0"S 39°04'51.0"W, (LACRUSE 063); idem, 20.VIII.2013, 84♂107♀ (13 Ovig.), (LACRUSE 068); 22.VII.2013, 84♂114♀(16 Ovig.), (LACRUSE 069) (De Lucena et al. 2020). Brasil: Estado do Rio Grande do Norte: Apodi-Mossoró—82 ♂ (4.48 a 15.14 mm), 62 ♀ (3.81 a 14.1 mm), Upanema, Passagem de água a jusante do Upanema, rio do Carmo, 05°32'27.8''S 37°17'27.8''W, 28.III.2013, (GEEFAA/UFRN 088). Piranhas-Açu—1 ♂ (13.85 mm), 5 ♀ (17.02 to 28.85 mm), Serra Negra, Reservatório da ESEC Seridó, 06°34'47.2''S 37°15'21.5''W, 02.VI.2013, (GEEFAA/UFRN 107). Trairi—3 ♂ (12.54 to 14.19 mm), 3 ♀ (3.35 to 12.86 mm), Nísia Floresta, a jusante da ponte de madeira, rio Pirangi, 06°06'30.3''S 35°12'07.7''W, 30.XI.2013, (GEEFAA/UFRN 170).

**Diagnose:** Apresentam o rostro longo e curvado para cima que alcança além do escafocerito, a parte superior pode apresentar uma variação de 9 a 12 dentes, enquanto a parte inferior a variação é de 8 a 10 dentes, com o primeiro dente da região superior atrás da órbita, na metade têm 7 dentes juntos uniformemente divididos e os últimos ficam mais divididos ao longo do restante do rostro, com o último estando na extremidade posterior. O telson apresenta dois pares de espinhos que não ultrapassam a sua extremidade aguda. Nos adultos observa-se o segundo par de pereiópodes maiores e mais fortes, no qual o carpo alcança além do escafocerito, os dedos medem aproximadamente  $\frac{3}{4}$  do comprimento da palma, que são preenchidos com algumas cerdas, dentes nas duas faces cortantes dos dedos, palma e carpo com espínulos. Os três últimos pares de pereiópodes são longos, e o terceiro alcança o final do escafocerito. O própodo do terceiro par de patas mede três vezes a medida do dátilo. O carpo, própodo e mero dos machos adultos são revestidos por espínulos, os quais estão ausentes nas fêmeas (Melo 2003, Vera-Silva et al. 2017).

Foram compiladas 1.218 ocorrências da espécie, das quais, 1.157 foram consideradas válidas, considerando os critérios descritos. A partir da análise, 82 ocorrências foram provenientes dos dados primários e 1.136 ocorrências da literatura.

A distribuição geográfica da espécie se estendeu por 4.976,12 km, desde a ecorregião hidrográfica de Maracaibo na Venezuela, até o Baixo Paraná, na Argentina, entre as latitudes 10°40'37"N e 27°20'31.1"S, e do Rio Tuira no Panamá ao Atlântico Nordeste Oriental, no Rio Grande do Norte, entre as longitudes 79°31'30.0"W e 35°12'07.0"W (Figura 1). O novo registro em

Maracaibo aumentou em 361,62 km ao norte a área de ocorrência da espécie e em Chagres, no Panamá, na América Central, em 51,10 km a oeste, em linha reta.

Com ocorrências válidas para as ecorregiões hidrográficas da América do Sul e Central: Amazonas, Chaco, Chagres, Essequibo, Guapore – Itenez, Guianas, Magdalena – Sinu, Mamore, Maracaibo, Orinoco, Paraná, Rio Atrato, Rio negro, Rio Tuirá e Trinidad. Abrangendo os países, Argentina, Bolívia, Colômbia, Guiana Francesa, Panamá, Paraguai, Peru, Suriname e Venezuela. No Brasil com registros para os estados do Acre, Alagoas, Amazonas, Amapá, Bahia, Ceará, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Paraíba, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Rondônia, Roraima, São Paulo e Tocantins; compreendendo as macrorregiões hidrográficas das Bacias Amazônica, Atlântico Leste, Atlântico Nordeste Oriental e Ocidental, Paraguai, Paraná, Paraíba, Rio da Prata, São Francisco e Tocantins-Araguaia.

Foram registradas novas ocorrências nas micro e mesorregiões hidrográficas brasileiras no Turiaçu/Pericumã no Gurupi, no estado do Maranhão; no baixo Piranhas-Açu, no Rio Grande do Norte; em Rãs, do Médio São Francisco na Bahia; no alto Tocantins em Goiás; no Negro e médio Paraguai no Mato Grosso do Sul e Tarauacá no Amazonas. Além dessas, também foram descritas novas ocorrências nas ecorregiões hidrográficas do Maracaibo, Trinidad e Orinoco Guiana Shield na Venezuela; Magdalena – Sinu, na Colômbia; do Amazonas High Andes, na Bolívia e no Chagres, no Panamá.

Em relação a estrutura populacional, 11 populações, baseadas em dados primários, incluíam machos pertencentes aos quatro grupos de morfótipos, enquanto oito populações adicionais foram identificadas a partir de dados secundários, em áreas costeiras e em populações totalmente de água doce. Com presença nas populações nativas das ecorregiões hidrográficas da Amazônica e populações não-nativas do Atlântico Nordeste Oriental, São Francisco, Paraguai, Paraná e Tocantins-Araguaia.

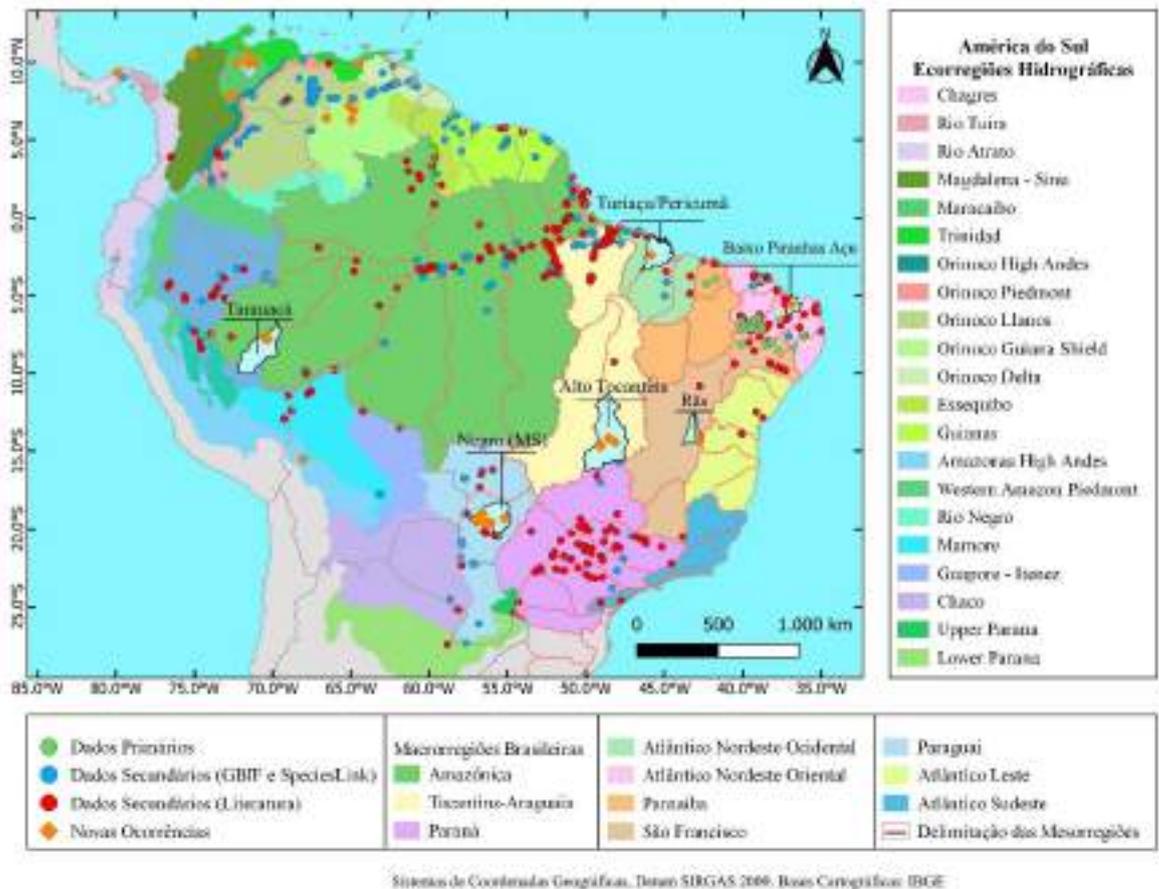


Figura 1: Registro de ocorrências do *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) nas diferentes ecorregiões hidrográficas da América do Sul e Central.

#### 4. DISCUSSÃO

O camarão de água doce *M. amazonicum* apresenta uma distribuição Neotropical, habitando grande parte da América do Sul e duas regiões hidrográficas da América Central (Panamá), com populações de áreas costeiras e continentais. Detectamos expansão geográfica tanto em áreas nativas (Orinoco e Amazonas) quanto em não-nativas (Tocantins-Araguaia, Paraná, Atlântico Nordeste Oriental e Ocidental, São Francisco, Parnaíba, Paraguai, Atlântico Leste e Sudeste, Chaco), com novos registros em regiões continentais e costeiras.

O Atlântico Sul Ocidental está expressivamente subdividido, Caribe e a Costa brasileira, constituindo assembleias de biodiversidade distintas, que são diferentes das águas temperadas do norte do Atlântico dos Estados Unidos e da região correspondente à Colômbia e Panamá. Contudo, é observado que as espécies de decápodes nas Américas estão estruturadas em uma fauna temperada setentrional, ao norte do Cabo Canaveral, uma Caribenha e outra meridional, tropical brasileira ao sul do Delta do Rio Orinoco (Boschi, 2000).

A distribuição das populações de *M. amazonicum* reflete um padrão de ocupação que se

sobrepõe às diferentes regiões hidrográficas, demonstrando uma dinâmica ecológica que também se observa em outras espécies de decápodes nas Américas, onde se destaca a subdivisão entre as faunas temperadas e tropicais.

A hipótese da Incurção Marinha Caribenha propõe que, durante o Mioceno, as faunas do Pacífico e do Caribe ainda não estavam isoladas e colonizaram o Sistema Lagunar de Pebas, contribuindo para a formação hidrogeológica da Bacia Amazônica (Bloom et al., 2011). Essa zona úmida, formada no início do Mioceno, ofereceu condições ideais para o desenvolvimento de diversas espécies e atuou como barreira geográfica para animais terrestres (Hoorn et al., 2010, 2022). Com a elevação do nível do mar, a conexão com o Mar do Caribe permitiu a migração de táxons marinhos para ambientes de água doce, transformando algumas áreas em ambientes salobros, o que facilitou a adaptação de espécies costeiras. Posteriormente, a redução do nível do mar e a formação de barreiras geológicas resultaram no isolamento de uma vasta fauna marinha no interior da Amazônia, levando à transição do sistema Pebas para a fase Acre e à origem do Rio Amazonas (Lovejoy et al., 1998, 2006; Hoorn et al., 2010, 2022).

Considerando a origem marinha das linhagens de *Macrobrachium* (Murphy e Austin, 2005; Anger, 2013) e as incursões marinhas entre 11 a 20 milhões de anos, é possível que essas espécies tenham colonizado primeiro o sistema lagunar, estabelecendo linhagens mais a oeste, na divisa com o Alto Amazonas.

Nossos resultados indicam a presença de diversas populações nas bacias Amazônica e Orinoco, corroborando a hipótese de dispersão histórica biogeográfica associada à incurção marinha caribenha. Com isso, concluímos que as novas localidades primárias e secundárias registradas para essa região correspondem a populações nativas. Estas populações provavelmente se dispersaram de forma natural, uma vez que muitas das novas ocorrências estão situadas próximas à localidade-tipo da espécie, como na Amazônia Peruana, e outras estão em tributários conectados a registros anteriores. Em todos os casos, as novas ocorrências em regiões nativas são em áreas conectadas com as bacias derivadas do sistema Orinoco-Amazonas (e. g. Sistema lagunar Pebas).

Os novos registros nas regiões hidrográficas de Maracaibo, Trinidad e Magdalena-Sinu, na Venezuela e Colômbia, revelaram as ocorrências mais ao norte da distribuição das populações nativas da espécie. Com isso foi estabelecido um novo limite biogeográfico ao norte, revelando que novas localidades estão sendo colonizadas pelas populações nativas, expandindo sua ocorrência. Esse processo pode estar relacionado a uma expansão natural a partir das populações nativas da bacia do Orinoco.

A expansão natural da espécie pode estar relacionada a atividades geomorfológicas que moldaram os limites e junções das bacias, e possibilitou a colonização de novos ambientes. Essas

mudanças geomorfológicas, resultantes de eventos geológicos como a subida dos Andes ao longo da porção Ocidental, criaram novas oportunidades para a dispersão das espécies, contribuindo para a ampla distribuição geográfica apresentada (Pillegi, et al., 2014). Segundo Magalhães et al. (2005), muitas espécies de decápodes conseguiram se dispersar após esses eventos geológicos. O *M. amazonicum* evoluiu possivelmente na bacia Amazônica ou Orinoco, após a formação dos sistemas fluviais que são considerados precursores dos antigos sistemas paleo-Amazonas-Orinoco, estabelecidos ao longo do antemão inicial dos Andes no final do período Cretáceo/início do Paleoceno. Ainda de acordo com os autores mencionados anteriormente, em seguida se dispersaram pelas paleobacias após os eventos geológicos terem moldado suas delimitações. Atualmente, pelos resultados observados, a expansão moderna está se revelando em direção ao noroeste do continente sul-americano.

O novo limite de distribuição da espécie ao oeste é na ecorregião de Chagres, no Panamá, América Central. Registros prévios no Panamá, Rio Tuira, indicam que rios e córregos interconectados estão permitindo que a espécie migre naturalmente para novas áreas (Pillegi et al., 2014). Uma observação em macro escala pode nos revelar que as expansões/dispersões para novas áreas ao norte e ao oeste sejam limítrofes e, relacionadas, a fatores biogeográficos e abióticos correlatos a variação latitudinal (10°N), potencialmente relevantes para a dispersão e história natural da espécie na sua distribuição nativa.

O evento de fechamento do Istmo do Panamá pode ter tido papel preponderante na distribuição geográfica limítrofe norte da espécie. De acordo com Pillegi et al. (2014), este evento atuou na separação de muitas espécies de camarões, como por exemplo, entre *M. amazonicum* e *M. panamense*, espécies que não compartilham um ancestral comum de acordo com estudos filogenéticos recentes. Assim, as ocorrências no istmo do Panamá podem tratar-se de registros não-nativos, devido à ausência de conexão direta entre as bacias do Orinoco e Panamá. Uma futura investigação detalhada pode revelar se trata de populações isoladas após os embaiamentos marinhos prévios a 20,4 milhões de anos (Albert et al. 2018), ou de introdução exótica por quaisquer motivos. Para estes dados do Panamá, não há, até o momento, informação se podem ter sido oriundos de registros de introdução. Assim, com base nos nossos resultados estamos hipotetizando que a região de 10°N de latitude pode ser indicada como o limite de distribuição nativa da espécie até novas informações.

A região da bacia La Plata, que inclui as ecorregiões do Paraná e Paraguai, foi hidrologicamente separada das planícies do Orinoco e Amazônica no tempo geológico, o que impossibilitaria uma possível dispersão natural da espécie (Anger, 2013). Essa separação pode ser mais uma evidência da transgressão marinha e o isolamento de calhas principais e afluentes,

formando barreiras naturais que impedem a drenagem direta entre essas bacias (Abell et al., 2008).

É evidente várias lacunas de informações de distribuição geográfica na região próxima à delimitação da Bacia Amazônica, na região central do Tocantins-Araguaia e São Francisco, em comparação a área mais central e ao Norte da Bacia amazônica, Orinoco e Paraná-Paraguai. Isto pode ser evidência de potenciais barreiras naturais que separaram as principais bacias onde a espécie ocorre. Por exemplo, um impedimento a dispersão natural da espécie na Bacia do Paraná, são as Cataratas do Guáira e o soerguimento da Serra de Maracaju (Magalhães et al. 2005). Este soerguimento é composto por cadeias de montanhas, serras e planaltos que funcionam como divisores de águas naturais entre elas (Abell et al., 2008). As variações climáticas e as mudanças na vegetação durante o Pleistoceno e o Holoceno contribuíram para a diversificação e a distribuição das espécies na bacia Tocantins-Araguaia. Contudo, não podemos deixar de enfatizar que, apesar de estudos prévios terem se debruçado a entender as barreiras biogeográficas associadas a diversificação de *Macrobrachium*, estes não contemplam toda a área das ecorregiões do Tocantins-Araguaia e São Francisco (Collart, 1988; Collart, 1991; Collart e Rabelo, 1996; Flexa et al., 2005; Andrade et al., 2010; Pileggi, et al., 2013; Guerra et al., 2019; Paschoal e Zara, 2019; Moraes et al. 2021; Santos e Coelho-Filho, 2021; Silva et al., 2021; Sterzelecki et al., 2021 e Martins et al., 2022).

Uma das atividades mais importantes que resultou na ampla distribuição não-nativa da espécie, é que ela foi inadvertidamente introduzida em diversos reservatórios brasileiros, devido às atividades de pesca (Scaico, 1992). Essa introdução ocorreu como parte da transposição do peixe Scianidae *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) de reservatórios do Nordeste brasileiro para o estado de São Paulo, com o objetivo de utilizá-los como alimento para esses peixes (Scaico, 1992; Magalhães et al., 2005). Isso explica os registros nas regiões hidrográficas Atlântico Nordeste Ocidental e Oriental, Parnaíba e São Francisco, no Nordeste brasileiro, e na Bacia do Paraná, no Sudeste.

A construção de reservatórios de água na região semiárida brasileira, proporcionou o rápido estabelecimento de populações do *M. amazonicum* (Marques e Moraes-Valenti, 2012). Esses canais artificiais funcionam como uma ligação entre bacias historicamente separadas, e elimina as barreiras geológicas, o que possibilita a invasão de táxons (Daga et al., 2019). Essas criações têm como principal objetivo a expansão da aquicultura, que segundo Pereira et al. (2018) é considerada uma das principais atividades que ocasiona a introdução de espécies não-nativas nos ambientes, que pode causar a redução de espécies nativas.

O aumento da atividade de aquicultura e do número de fazendas de criação de peixes e camarões no Brasil, contribui bastante com a dispersão da espécie, visto que se trata de uma espécie

utilizada na carcinocultura para comercialização alimentícia e ornamental, bem como para servir de alimento para peixes e isca de pesca (Scaico, 1992). Essa espécie é uma das principais na pesca em várias comunidades ribeirinhas nas áreas dos estuários do rio Amazonas e no final da década passada, foi responsável por aproximadamente 85% da pesca de camarão (Marques e Moraes-Valenti 2012). A partir das ações de introdução, os camarões puderam se dispersar além dos reservatórios onde foram inicialmente introduzidos, invadindo rios, riachos e outros corpos d'água adjacentes (Scaico, 1992).

A ligação entre as bacias e a construção de reservatórios é bastante importante para levar água a regiões precárias. Porém, o estudo de Daga et al. (2019) mostra a problemática envolvida nessas situações, pois as instituições governamentais responsáveis desconsideram as adversidades ambientais que são causadas a médio e longo prazo. Nessas situações, os animais introduzidos podem competir com espécies nativas, alterar ecossistemas e causar impactos negativos na biodiversidade e no equilíbrio ecológico (Daga et al., 2019). Eles aumentam ou diminuem a predação de determinadas espécies (Levis et al. 2013), isso levanta um alerta para a introdução do *M. amazonicum* em novos tributários e seu possível potencial invasor. Embora não se saiba até o momento o potencial de intervenção ecológica que o *M. amazonicum* tem nas localidades da sua distribuição não-nativa, todos os novos registros de introdução (registros não-nativos) precisam ser monitorados prontamente. Sobretudo os novos registros em ecorregiões nunca antes relatadas. Neste sentido, nossos resultados revelam que pouco se sabe sobre a distribuição de *M. amazonicum* em diversas áreas da América do Sul.

A introdução de *M. amazonicum* ocorreu em vários ecossistemas onde não é nativo, seja intencionalmente para fins de aquicultura ou acidentalmente, por exemplo, através de translocações não controladas (Marques e Moraes-Valenti, 2012). Após a introdução, e em sequência a adaptação da espécie ao novo ambiente, rios interligados podem ser colonizados, o que expande o alcance geográfico da espécie em áreas não-nativas. Por isso, destacamos novas ocorrências de populações não-nativas nas ecorregiões hidrográficas de Negro (Mato Grosso do Sul), no Alto Tocantins (Goiás), em Rãs (Bahia) e no Baixo Piranhas-Açú (Rio Grande do Norte). Destas, as ocorrências nas ecorregiões do Alto Tocantins e em Rãs se apresentam como urgentes, e preocupantes, pois se trata de áreas não-nativas de ocorrência da espécie, onde é visto um isolamento da população. Este aparente isolamento observado pode ser advindo da falta de estudos e informações acerca da ocorrência e dinâmica populacional nessas áreas. Para estas ecorregiões, destacamos como urgente a necessidade de novos levantamentos regionais.

Na bacia do Paraná, principalmente nas ecorregiões de Paranapanema, Tietê e Grande nossa revisão indicou um relevante número de registros de ocorrências, não-nativas. Isso evidencia que,

após essa introdução, a espécie conseguiu se adaptar bem às áreas não-nativas e colonizar novos ambientes. Segundo as análises filogenéticas propostas por Vergamini et al. (2011), as populações dessa bacia se dispersaram naturalmente no alto rio Paraná, atingindo a bacia hidrográfica do Paraguai. Em adição, as populações dessas duas bacias compartilham haplótipos e características morfológicas semelhantes (Vergamini, et al., 2011) revelando eventos recentes de viabilidade populacional ao longo da distribuição regional.

O ambiente lântico proporciona condições propícias para a colonização de novas áreas (Magalhães et al. 2005), na literatura são relatadas muitas populações nesses ambientes (Scaico, 1992; Hayd e Anger, 2013; Pantaleão et al., 2012; 2014; 2018; Paschoal e Zara, 2019; 2020; de Lucena et al. 2020; Calixto et al. 2021; Perroca et al., 2022; Nogueira et al. 2023).

A colonização, ou até mesmo a invasão, de ambientes de água doce é causada por adaptações fisiológicas que proporcionam à espécie a capacidade de se adaptar a diversos níveis de salinidade (Augusto et al., 2007). De acordo com o conhecimento atual para a espécie, esse aspecto foi desenvolvido durante eventos de migração diádroma, momento no qual os espécimes foram expostos a diferentes concentrações salinas. Na migração diádroma, as fêmeas ovígeras seguem a jusante para liberar seus filhotes na região próxima aos estuários (Anger, 2013).

As larvas de populações costeiras de *M. amazonicum* necessitam de salinidade específica para completar o seu desenvolvimento. Essa exposição à diferentes níveis de salinidade foi importante para os processos de adaptações fisiológicas como a osmorregulação intra e extracelular, bem como a regulação iônica (Charmantier e Anger, 2011). Refletindo assim, os vários eventos independentes passados, nos quais palaemonídeos invadiram a água doce, e tornaram o gênero *Macrobrachium* o mais expressivo desse ambiente (Murphy e Austin 2005, Anger 2013).

As populações costeiras são fisiologicamente capazes de hipo-osmorregular em ambiente de alta salinidade. Essa função osmorregulatória facilita o transporte dos estágios larvais para áreas com maiores níveis de salinidade, essenciais para o seu desenvolvimento, devido a dependência larval dessas condições. Isso viabiliza a colonização de novas áreas além das populações originárias (Hayd e Anger, 2013; Bauer, 2023). Além disso, aponta eventos independentes de colonização da água doce por espécies do gênero *Macrobrachium*, que teriam ocorrido além dos limites da Incursão Marinha Caribenha, na qual linhagens mais adaptadas e selecionadas à interface do mar-continente, colonizaram bacias independentes costeiras (Murphy e Austin 2005, Anger 2013). Consequentemente, as estratégias reprodutivas de linhagens de *Macrobrachium* tendem a ser menos uniformes do que as de outros decápodes de água doce (Anger 2013, Cumberlidge et al. 2015, Irving et al. 2017). Como tal, os camarões de água doce podem ser considerados menos "dulcícolas" do que outros decápodes terrestres. Não surpreendentemente, os camarões de água doce requerem

água permanente, e aqueles que são anfídromos requerem uma rota de migração para o mar (Page et al. 2005).

O contato com diferentes níveis de salinidade também foi essencial para posteriormente realizar a colonização e o desenvolvimento em ambientes de água doce. Em comparação às populações costeiras, os indivíduos das populações continentais de *M. amazonicum*, se desenvolvem totalmente em água doce, pois possuem a capacidade de hiper-osmorregulação, ou seja, de manter uma concentração de sais maior que a do meio ambiente (Charmantier e Anger, 2011). Nesse ambiente continental, as larvas se desenvolvem em um tempo reduzido em comparação com as de populações costeiras, e assim atingem as fases juvenil e adulta em um tamanho máximo menor (Hayd e Anger, 2013). O caráter hipo-osmoregulatório, até o momento, não tem relato nas populações de águas continentais, e quando expostas a condições similares as localidades de populações costeiras, estas apresentam uma elevada taxa de mortalidade (Augusto et al. 2007; Charmantier e Anger, 2011).

A variabilidade genética das populações pode aumentar o desenvolvimento de adaptações a muitas áreas, auxiliando no processo de colonização de ambientes com aspectos abióticos e bióticos distintos das populações originárias (Hayd e Anger, 2013). O isolamento genético das populações do *M. amazonicum*, causado pela grande área de ocorrências naturais ou introduzidas, causa variações morfológicas, fisiológicas, reprodutivas e comportamentais, conforme descritas nos estudos de Augusto et al. (2007), Charmantier e Anger (2011), Hayd e Anger (2013), Pantaleão et al. (2018) e Paschoal e Zara (2020).

O processo de evolução dos aspectos adaptativos comportamentais, permitiu que esses organismos se distribuíssem amplamente e se estabelecessem em diversos habitats dulcícolas. Pressões seletivas podem restringir a distribuição das espécies e causar variações fenotípicas entre as populações (Charmantier e Anger 2011; Anger, 2013). Nesse contexto, há a possibilidade do desenvolvimento de processos de especiação, como a descrição da espécie *Macrobrachium pantanalense* (Dos Santos, Hayd e Anger, 2013). Uma espécie recém-descrita da região do Pantanal que previamente era compreendida como parte de um clado presente no complexo de *M. amazonicum*. As duas espécies diferem em morfologia e forma, mas algumas dessas diferenças não são muito claras, provavelmente devido à baixa distância genética que as separa (Nogueira et al., 2023), pois estão em um processo inicial de especiação.

As diferenças morfológicas são causadas pelas condições ambientais, mas são necessários estudos filogenéticos para comprovar o processo de especiação críptica. Por exemplo, as populações do Atlântico Nordeste Oriental, compartilham haplótipos com populações costeiras do estado do Pará, demonstrando que são provenientes desta região, também oriundas a partir de atividades

antrópicas (Vergamini et al. 2011). De acordo com nossa compilação de dados, as populações de Rãs (Bahia) e Alto-Tocantins (Goiás) se apresentam como locais potenciais para levantamento e caracterização genética devido a estarem possivelmente isoladas em relação a registros prévios da literatura. Não estamos indicando que estas populações podem estar em processo de especiação críptica. Nem tão pouco desenvolvemos estudos morfológicos comparativos. Contudo, dado as pressões seletivas diferenciais nas ecorregiões listadas anteriormente serem distintas das ecorregiões das áreas nativas, recomendamos atenção a estas ecorregiões. Por outro lado, isto pode ser um resultado da deficiência Wallaceana (*Wallacean shortfall*; sensu Hortal et al. 2015) para *M. amazonicum* em algumas regiões do Brasil. Neste último caso, levantamentos espaço-temporais da biodiversidade de crustáceos decapodes de água doce são mandatórios para melhor compreensão da ocorrência das espécies nessas macrorregiões do Tocantins-Araguaia e do Alto e Médio São Francisco.

Dentre as novas ocorrências registradas da espécie, na microrregião do Alto Tocantins, no estado de Goiás, trata-se de uma das regiões limnológicas mais centrais do Brasil. Em Goiás, foram amostrados apenas os machos do morfótipo translúcido (TC), ao longo de coletas em um ciclo anual. A dificuldade em coletar os machos dos morfótipos maiores pode ser atribuída à sua tendência de se manterem no fundo dos ambientes aquáticos e à sua baixa atividade (Santos, et al. 2006). Mesmo com coletas realizadas ao longo de um ciclo anual na região, a obtenção desses machos pode ser desafiadora. Contudo, diante do delineamento adotado nas coletas, com uso de peneiras e armadilhas com isca, entendemos que as populações amostradas podem não apresentar todos os morfótipos, ou que os microhabitats tradicionalmente amostrados (vegetação marginal, troncos decaídos, material vegetal depositado no fundo e etc..) não são ocupados pelos outros morfótipos e, estão em outros microhabitats não considerados.

A ausência de machos de morfótipos desenvolvidos (CC, GC1 e GC2) também foi descrita na população da ecorregião do médio-Paraguai, essa estrutura populacional provoca diferentes estratégias comportamentais e reprodutivas (Hayd e Anger 2013). Contudo, a maioria dos dados disponíveis na literatura sobre a estrutura das populações, não divide os machos em classes de morfótipos, considerando-os apenas pelo gênero sexual. Isto abre espaço para novas análises que classifiquem os machos em diferentes morfótipos com base em características morfológicas detalhadas de cada população e se busquem insights macroecológicos da ocorrência dos morfótipos. No presente estudo, devido a falta de informações de estrutura populacional dos morfótipos de machos, não conseguimos reunir dados suficientes para comentar sobre a ocorrência de morfótipos de machos em macroescala. Além disso, é importante implementar análises genéticas para identificar possíveis variações entre diferentes morfótipos, o que pode ajudar a compreender a

diversidade dentro das populações. E também investigar o comportamento dos diferentes morfótipos em relação à reprodução, alimentação e interação social para entender melhor suas funções ecológicas nos ambientes.

## 5. CONCLUSÃO

Ao ampliar o conhecimento da área de distribuição geográfica da espécie, incluindo novas ocorrências, novas expansões de áreas nativas e não-nativas, e *insights* biogeográficos – nossos dados revelam o grande poder de adaptação de *M. amazonicum* aos mais diversos ambientes alcançados. Em parte, a partir da introdução antrópica, em parte na expansão dos limites de distribuição nativos.

A distribuição atualizada da espécie, em seus possíveis habitats naturais, traz informações relevantes para entender o padrão de dispersão das linhagens que compõem a espécie *Macrobrachium amazonicum*. Nossos dados constituem um reflexo contemporâneo da invasão dos paleomonídeos nos eventos de incursões marinhas e colonizações a partir do mar com foco em *M. amazonicum*. Esta primeira tentativa na literatura, de reunir a mais extensa quantidade de dados de ocorrência pode proporcionar o desenvolvimento de novas hipóteses e investigações em escala macroecológica e, nos casos particulares destacados aqui, estudos regionais de biodiversidade e locais de dinâmica populacional.

As lacunas existentes principalmente nas regiões mais centrais mostram uma carência nas pesquisas relacionada a espécie nessa região. O que a torna uma área com grande potencial para novas pesquisas, para aumentar o conhecimento da distribuição, biodiversidade e aspectos bioecológicos para populações do *M. amazonicum* ainda não registradas. Mais estudos são necessários para fornecer novas análises sobre esse potencial invasor e quais os prejuízos que podem ser causados no ambiente a partir da introdução dessa espécie. Levando em consideração a falta de levantamentos da ocorrência das populações nas ecorregiões do Alto Tocantins e em Rãs, destacamos essas áreas como prioritárias para a realização de estudos populacionais mais detalhados.

Por fim, nossa revisão sistemática da literatura mostrou que os estudos para *M. amazonicum* estão concentrados em áreas geográficas específicas, causando agrupamentos das ocorrências nas regiões do Nordeste, Sudeste e Norte do Brasil, este último principalmente nos estados do Pará e Amapá. Possivelmente, isto é um reflexo das localizações dos grupos de Carcinologia na América do Sul. Para novos passos, é importante promover colaborações entre universidades e centros de pesquisa de diferentes regiões para compartilhar conhecimento, recursos e dados, ampliando a abrangência geográfica dos estudos. Além disso, é necessário oferecer programas de capacitação e

treinamento para pesquisadores e estudantes de regiões menos estudadas, visando aumentar a expertise local em carcinologia, incentivar novos estudos e apoiar os profissionais que queiram conduzir estudos em áreas geográficas sub-representadas.

## 6. AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida para o desenvolvimento desta pesquisa a LSR (processo #88887.836385/2023-00), ainda agradecemos a Thiálida Duarte, Caio Martins e Maria Aparecida Santos pelo auxílio na análise dos dados primários e coletas em campo. Ainda agradecemos a Nielson Félix França pelo auxílio na coleção carcinológica da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN).

## 7. REFERÊNCIAS

- Abell R, Thieme ML, Revenga C, Bryer M, Kottelat M, Bogutskaya N & Petry P (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5): 403-414.
- Albert JS, Val P & Hoorn C (2018). The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. *Neotropical Ichthyology*, 16(03), e180033.
- Alencar CERD, Vale VF, Moraes, SASN, Araújo PVN e Freire FAM (2017) New record of the Six-holed Keyhole Urchin, *Leodia sexiesperforata* (Leske, 1778) (Clypeasteroidea, Mellitidae), from the Brazilian coast, with an updated distribution map. *Check List* 13, 597–603.
- Alencar CERD, Gomes FJDS, Alves ICF e Machado RJP (2023) New records, extended and updated geographic distribution of the South American native antlion *Dimares elegans* (Perty, 1833)(Neuroptera, Myrmeleontidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 66, e20220085.
- Andrade NPC, Messias Filho F, Carrera MV, Jatobá L, Franco I & da Costa MM (2010). Microbiota bacteriana do *Macrobrachium amazonicum* do rio São Francisco. *Acta Veterinaria Brasilica*, 4(3), 176-180.
- Anger K (2013) Neotropical *Machobrachium* (Caridea: Palaemonidae): On the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal Of Crustacean Biology*, 33 (2): 151-183 p.
- Augusto A, Greene LJ, Laure HJ e McNamara JC (2007) The ontogeny of isosmotic intracellular regulation in the diadromous, freshwater palaemonid shrimps, *Macrobrachium amazonicum* and *M. olfersi* (Decapoda). *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 626-634.
- Bauer RT (2023). *Shrimps: Their Diversity, Intriguing Adaptations and Varied Lifestyles* (Vol. 42). Springer Nature.
- Bauer RT (2010) *Chemical Communication in Decapod Shrimps: The Influence of Mating and*

- Social Systems on the Relative Importance of Olfactory and Contact Pheromones. *Chemical Communication in Crustaceans*, 277–296
- Bloom DD, Lovejoy NR, Albert JS & Reis RE (2011). The biogeography of marine incursions in South America. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*, 137-144.
- Boschi EE (2000). Species of decapod crustaceans and their distribution in the marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13, 7–136. Google Scholar
- Calixto-Cunha M, Rodrigues TS, Ueira-Vieira C, Alves DFR & de Almeida, A. C. (2021). Genetic and phenotypic variability in populations of the *Macrobrachium amazonicum* complex: new findings to the Upper Paraná Hydrographic Basin. *Zoologischer Anzeiger*, 293, 26-36.
- Charmantier G & Anger K (2011) Ontogeny of osmoregulatory patterns in the South American shrimp *Macrobrachium amazonicum*: loss of hypo-regulation in a land-locked population indicates phylogenetic separation from estuarine ancestors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 396(2), 89-98.
- Collart OO (1991) Tucuruí dam. and the populations of the prawn *Macrobrachium amazonicum* in the Lower Tocantins (Pa-Brazil): a four year study. *Arch. Hydrobiol*, 121(2), 213-227.
- Collart OO e Rabelo H (1996). Variation in egg size of the fresh-water prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae). *Journal of crustacean biology*, 16(4), 684-688.
- Collart, O. O. (1988). Aspectos ecológicos do camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) no baixo Tocantins (Pa-Brasil). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 48(Supl), 341-353.
- Cumberlidge N, Hobbs HH, Lodge DM (2015). Chapter 32 - Class Malacostraca, Order Decapoda, Academic Press, 797-847. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00032-2>
- Daga VS, Azevedo-Santos VM, Pelicice FM, Fearnside PM, Perbiche-Neves G, Paschoal LRP, Cavallari DC, Erickson J, Ruocco AMC, Oliveira I, Padial AA & Vitule JRS. Water diversion in Brazil threatens biodiversity. *Ambio* 49, 165–172 (2020). <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01189-8>
- De Grave S e Fransen, C. (2011). Carideorum Catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*. 85. 195-588.
- Dos Santos A, Hayd L & Anger K (2013). A new species of *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae), *M. pantanalense*, from the Pantanal, Brazil. *Zootaxa*, 3700(4), 534-546.
- Flexa, C. E., Silva, K. C. A., e Cintra, I. H. A. (2005). Morfometria do camarão-canela, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), no município de Cameté-Pará. *Boletim Técnico-*

*Científico do Cepnor*, 5(1), 41-54.

Global Biodiversity Information Facility – GBIF, 2019. *Macrobrachium amazonicum* occurrence download. (acesso Maio 2023).

Guerra, J. A., Nunes, C. A. R., Lima, J. A., Sousa, G. R., Freidas, I. S., Carvalho, L. S., ... e Amorim, T. S. (2019). Óleo de buriti (*Mauritia flexuosa*) na alimentação do camarão *Macrobrachium amazonicum* (heller, 1862). *Revista Brasileira de Engenharia de Pesca*, 12(1), 10-26.

Hayd L e Anger K (2013) Reproductive and morphometric traits of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) from the Pantanal, Brazil, suggests initial speciation. *Revista de Biología Tropical*, 61(1), 39-57. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.10881>

Heller, C. (1862). Beiträge zur näheren Kenntniss der Macrouren. K. k. Hof-und Staatsdruckerei.

Holthuis LB (1952) A general revision of the Palaemonidae, (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II. The subfamilies Palaemonidae. Allan Hancock Foundation Publications: Occasional Papers, 12: 1–396.

Holthuis LB (1966) A collection of freshwater prawns (crustacea decapoda, palaemonidae) from Amazonia, Brazil, collected by Dr. G. Marlier. *Bull, Inst, r. Sci, nat, Belg*, 42/10: 1–11.

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Hovikoski, J., & Guerrero, J. (2010). The development of the amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*, 123, 142.

Hoorn, C., Boschman, L. M., Kukla, T., Sciumbata, M., & Val, P. (2022). The Miocene wetland of western Amazonia and its role in Neotropical biogeography. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199(1), 25-35.

Hortal J, de Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM & Ladle RJ (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 46(1), 523-549.

Iketani, G., Pimentel, L., Torres, E. D. S., Rêgo, P. S. D., e Sampaio, I. (2021). Mitochondrial heteroplasmy and pseudogenes in the freshwater prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862): DNA barcoding and phylogeographic implications. *Mitochondrial DNA Part A*, 32(1), 1-11. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatísticas, [Bacias e Divisões Hidrográficas do Brasil | IBGE](#) (2021), Acesso em (28-06-2023).

Irving, R.A., T.P. Dawson, and D. Wowor. 2017. An amphidromic prawn, *Macrobrachium latimanus* (von Martens, 1868) (Decapoda: Palaemonidae), discovered on Pitcairn, a remote island in the southeastern Pacific Ocean. *Journal of Crustacean Biology* 37:503–506

Levis, C., Ramos, T. P. A., e Lima, S. M. Q. (2013). A disputa desigual entre peixes nativos e

exóticos do semiárido. Natal: EDUFRN. 67p.

Lianos L, Molleberg M, Rodrigues LA, Vetorelli MP e Santana W (2018). Checklist of the species of *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from the lower Parnaíba River basin, Piauí, Brazil. *Nauplius*, 26.

Lovejoy, N. R., Bermingham, E., e Martin, A. P. (1998). Marine incursion into South America. *Nature*, 396(6710), 421-422.

Lovejoy, N. R., Albert, J. S., e Crampton, W. G. (2006). Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1-2), 5-13.

Lucena IC, Nascimento WM, Pinheiro AP e Cascon P (2020) Ecological responses of two shrimp populations (Palaemonidae) to seasonal abiotic factor variations in a Brazilian semiarid reservoir. *Ethology Ecology e Evolution*, 32(5), 409-432.

Maciel CR e Valenti WC (2009) Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*: a review. *Nauplius*, 17(2), 61-79.

Magalhães C, Bueno SLS, Bond-Buckup G, Valenti WC, Silva HLMD, Kiyohara F e Rocha SS (2005). Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of São Paulo, Brazil: records and possible causes of their introduction. *Biodiversity e Conservation*, 14, 1929-1945.

Marques AHL & Moraes-Valenti PM (2012). Current status and prospects of farming the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii* (De Man 1879) and the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862)) in Brazil. *Aquaculture Research*, 43(7), 984-992.

Martins, D. E., Silva, K. C., Klautau, A. G., Cintra, I. H., e Alves-Júnior, F. A. (2022). Report of morphological abnormalities in *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Caridea, Palaemonidae) from the Brazilian Amazon province. *Crustaceana*, 95(4), 497-504.

Melo GAS (2003) Manual de Identificação dos Crustacea Decapoda de Água Doce do Brasil. Edições Loyola, 362 p.

Montoya JV (2003) Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). *Caribbean Journal of Science*, 39(1), 155-159.

Moraes AB, Moraes DCS, Alencar CERD, Pinheiro AP, Lima, SMQ e Freire FAM (2021) *Macrobrachium*/Spence Bate, 1868 (Decapoda: Palaemonidae): New records, range extension and geographic distribution in the Northeastern Caatinga amp; Coastal Drainages, and São Francisco hydrographic ecoregions, Northeast of Brazil. *Zootaxa*, 4964(1), zootaxa-4964.

Moraes-Riodades PM & Valenti WC (2004). Morphotypes in male Amazon River prawns, *Macrobrachium amazonicum*. *Aquaculture*, 236(1-4), 297-307.

- Murphy, N.P., and C.M. Austin. 2005. Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zoologica Scripta* 34:187–197
- Nogueira, C. S., Camargo, N. F., Pantaleão, J. A., e Costa, R. C. (2023). Elucidating taxonomic problems of two closely related freshwater prawn lineages of the genus *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): A geometric morphometrics approach. *Zoologischer Anzeiger*, 304, 73-83.
- Page T.J., A.M. Baker, B.D. Cook, and J.M. Hughes. 2005. Historical transoceanic dispersal of a freshwater shrimp: the colonization of the South Pacific by the genus *Paratya* (Atyidae). *Journal of Biogeography* 32:581–593.
- Pantaleão JAF, Hirose GL e Costa RC (2012). Relative growth, morphological sexual maturity, and size of *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862)(Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. *Invertebrate Reproduction & Development*, 56(3), 180-190.
- Pantaleão JAF, Hirose GL e Costa RC (2014). Ocorrência de male morfotipos de *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. *Brazilian Journal of Biology*, 74, S223-S232.
- Pantaleão JAF, Carvalho-Batista A, Teodoro SS e Costa RC (2018) The influence of environmental variables in the reproductive performance of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Caridea: Palaemonidae) females in a continental population. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90, 1445-1458. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201820170275>
- Paschoal LRP e Zara FJ (2019) The androgenic gland in male morphotypes of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *General and comparative endocrinology*, 275, 6-14. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.01.014>
- Paschoal LRP e Zara FJ (2020) Size at onset of sexual maturity in *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) phenotypes: an integrative approach. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92, e20180560. DOI: 10.1590/0001-3675202020180560
- Pereira LS, Neves RDAF, Miyahira IC, Kozlowsky-Suzuki B, Branco CWC, de Paula JC & dos Santos LN (2018). Non-native species in reservoirs: how are we doing in Brazil?. *Hydrobiologia*, 817, 71-84.
- Pettovello AD (1996) First Record of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae) in Argentina. *Crustaceana*, 69(1), 113-114.
- Pileggi LG, Rossi N, Wehrtmann IS & Mantelatto FL. (2014). Molecular perspective on the American transisthmian species of *Macrobrachium* (Caridea, Palaemonidae). *ZooKeys*, (457), 109.

- Pileggi LG, Magalhães C, Bond-Buckup G & Mantelatto, F. L. (2013). New records and extension of the known distribution of some freshwater shrimps in Brazil. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(2), 563-574.
- Pileggi LG e Mantelatto FL (2012) Taxonomic revision of doubtful Brazilian freshwater shrimp species of genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 102, 426-437.
- Sampaio CMS, Silva RR, Santos JA e Sales SP (2007) Reproductive cycle of *Macrobrachium amazonicum* females (Crustacea, Palaemonidae). *Brazilian Journal of Biology*, 67, 551-559.
- Santos, J. A., Sampaio, C. M., e Soares Filho, A. A. (2006). Male population structure of the Amazon river prawn (*Macrobrachium amazonicum*) in a natural environment. *Nauplius*, 14(2), 55-63.
- Santos LVR & Coelho-Filho PA (2021). An update of the amazon prawn (*Macrobrachium amazonicum*) distribution in the low course of the São Francisco river (northeast Brazil). *Neotropical Biology and Conservation*, 16(1), 105-114.
- Scaico MA (1992) Fecundidade e fertilidade de *Macrobrachium amazonicum*, (CRUSTACEA, DECAPODA) de um açude do Nordeste brasileiro. B. Inst. Pesca, Campina Grande – PB, 89 – 96 p.
- Silva, G. M., Mendes, Y. A., Pantoja, J. C., Gonçalves, L. B., Queiroz, L. D., Rocha, R. M., e Ferreira, M. A. (2021). Energy allocation trade-off in *Macrobrachium amazonicum*, with no resting stage. *Zoologischer Anzeiger*, 293, 1-8.
- SpeciesLink (2019) SpeciesLink Network, *Macrobrachium amazonicum* Occurrence Download. Available in: [specieslink.net](https://specieslink.net) (acesso Maio 2023).
- Sterzelecki, F. C., Santos, G. R., de Gusmão, M. T. A., de Carvalho, T. C. C., dos Reis, A. R., Guimarães R., Santos MLS, Melo NFAC, Luz, RK & Palheta, G. D. A. (2021). Effects of hydroponic supplementation on Amazon river prawn (*Macrobrachium amazonicum* Heller, 1862) and lettuce seedling (*Lactuca sativa* L.) development in aquaponic system. *Aquaculture*, 543, 736916.
- Vera-Silva AL, Carvalho FL & Mantelatto FL (2017). Redescription of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877)(Caridea, Palaemonidae). *Zootaxa*, 4269(1), 44-60.
- Vergamini FG, Pileggi LG e Mantelatto FL (2011) Genetic variability of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Contributions to Zoology*, 80(1), 67-83.
- WoRMS Editorial Board (2024). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2024-09-03. doi:10.14284/170.

## CAPÍTULO 2

Manuscrito em preparação a ser submetido para publicação na *Evolutionary Biology*, ISSN: 0071-3260; percentil Scopus: 66%, Qualis CAPES: A2; Fator de Impacto: 2,5

### **QUEM ESTÁ MOLHADO DE CHUVA, NÃO TEM MEDO DE SERENO: LATITUDE E PLUVIOSIDADE INFLUENCIAM O TAMANHO CORPORAL POPULACIONAL E INTERSEXUAL DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862) (DECAPODA, PALAEMONIDAE)**

Lidiana de Sousa Rodrigues<sup>1</sup>; Thiálida Sabrina Duarte Viração<sup>1</sup>; José Iago Muniz<sup>3</sup>; Sávio Arcanjo Santos Nascimento de Moraes<sup>4</sup>; Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), Universidade Regional do Cariri (URCA), Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Rua Cel. Antônio Luiz, 1161, 63105-000, Pimenta, Crato, CE, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Biologia, Ecologia e Evolução de Crustáceos (LABEEC), Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Departamento de Botânica e Zoologia, Centro de Biociências, Campus Universitário Lagoa Nova, Caixa Postal 1524, CEP 59078-970, Natal, RN, Brasil.

<sup>3</sup>Laboratório de Zoologia e Parasitologia Animal (LZPA) Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), Departamento de Ciências Exatas e Naturais, Itapetinga, BA, Brasil.

Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Departamento de Química Biológica, Universidade Regional do Cariri, URCA, Rua Coronel Antônio Luiz 1161, 63100-000 Crato, CE, Brazil

<sup>4</sup>Secretária de Estado de Educação, da Cultura, do Esporte e do Lazer do Rio Grande do Norte. Centro Administrativo do Estado do Rio Grande do Norte, Lagoa Nova, CEP: 59064-901, Natal, RN, Brasil.

## RESUMO

O tamanho corporal é uma das características individuais mais importantes nos animais. Algumas regras auxiliam a entender padrões de adaptação evolutiva em diferentes ambientes e contextos ecológicos. As regras de Bergmann e Rensch são princípios ecológicos que descrevem padrões em relação ao tamanho corporal animal e ao ambiente em que vivem. A regra de Bergmann indica que animais de uma mesma espécie tendem a ser maiores em regiões frias, para reter calor, e menores em regiões quentes, facilitando a dissipação de calor. A regra de Rensch prevê que a relação entre tamanho corporal e dimorfismo sexual de tamanho (SSD) varia entre espécies. Nas espécies que apresentam machos maiores, o SSD tende a aumentar com o aumento do corpo dos machos, devido a pressões seletivas relacionadas à competição intrasexual, escolha de parceiros e/ou recursos e índices reprodutivos. Enquanto em espécies onde as fêmeas são maiores, essa diferença de tamanho tende a diminuir com o aumento do tamanho do corpo macho (inverso da Regra). O *Macrobrachium amazonicum* é um camarão de água doce encontrado nas principais bacias hidrográficas da América do Sul, com adaptações físicas e fisiológicas que lhe permitem se adaptar e prosperar em uma variedade de habitats de água doce. Essa espécie possui populações anfídrômas e hololimnéticas e tem elevada importância ecológica no ambiente natural. O presente trabalho tem o objetivo de avaliar se o camarão de água doce *M. amazonicum* segue as regras de Bergmann e Rensch, através da obtenção de dados primários e secundários do comprimento da carapaça (CC) e do quelípodo (CQ) a partir de uma extensa e sistematizada revisão de dados primários e secundários, e avaliar qual variável ambiental está relacionada com a variação do comprimento da carapaça. Os resultados mostram que a espécie segue o inverso da regra de Bergmann e que apenas a pluviosidade apresentou relação positiva ou sobre o tamanho corporal médio em *M. amazonicum*. Isso se deve, provavelmente, por conta do pico de desenvolvimento e reprodução nas épocas chuvosas. Nas regiões de baixas latitudes da Bacia Amazônica, onde as chuvas são mais intensas, as populações apresentaram tamanhos maiores. Partes corporais distintas (carapaça, quelípode) aparentam ser resultados de trajetórias de seleção sexual opostas. Analisando a carapaça, detectamos viés feminino, estrutura com relação anatômica e funcional aos órgãos reprodutivos, ampliando a fecundidade, fornecendo mais espaço para o desenvolvimento e acondicionamento dos ovos. Analisando os quelípodos detectamos viés masculino, estrutura fundamental para vantagens comportamentais (agonismo) e sucesso reprodutivo (corte e cópula).

Palavras-chave: Tamanho corporal, Caridea, Regra de Bergmann, Regra de Rensch

## 1. INTRODUÇÃO

O tamanho corporal é uma característica variável e crucial nos animais, influenciando aspectos fisiológicos, comportamentais, sucesso reprodutivo, fecundidade e tempo de crescimento, moldados pelos fatores abióticos de cada área habitada (Blanckenhorn e Demont, 2004). Os fatores abióticos, como por exemplo, temperatura e pluviosidade, também afetam as estratégias reprodutivas, influenciando o dimorfismo sexual de tamanho (SSD) nos organismos (Lima-Filho et al. 2017).

Cientistas têm mostrado grande interesse em entender as diferenças morfológicas entre populações de ambientes distintos, investigando como os mecanismos evolutivos da seleção sexual interagem com os fatores abióticos (Vale et al., 2024). Para entender os mecanismos dessas diferenças, diversas regras foram criadas para explicar padrões biogeográficos. Um dos postulados mais conhecidos da macroecologia é a regra de Bergmann, formulada por Carl Bergmann em 1847. Ele observou uma relação entre latitude e o tamanho corporal de animais endotérmicos: quanto maior a latitude, maior o tamanho corporal, sendo este influenciado principalmente pela temperatura (Blanckenhorn e Demont, 2004; Blanckenhorn et al., 2006).

A partir disso, pesquisadores avaliaram muitos organismos ectotérmicos em relação a essa regra. Alguns seguiram os pressupostos, enquanto outros apresentaram o oposto do estipulado pela regra (Orensanz et al., 2007; Vale et al., 2024), ou seja, observaram um tamanho corporal maior em áreas de latitudes mais baixas, fenômeno conhecido como o inverso da regra de Bergmann (Blanckenhorn & Demont, 2004).

Pesquisadores atribuem este padrão inverso em ectotérmicos à sazonalidade, incluindo as estações específicas de reprodução, e não à temperatura (Belk & Houston, 2002; Blanckenhorn et al., 2006). Nas latitudes mais altas, as estações reprodutivas tendem a ser mais curtas, o que limita o tempo de forrageamento (Orensanz et al., 2007). A duração dessas estações varia entre as diferentes faixas latitudinais, aumentando a disponibilidade de alimentos em algumas regiões e prolongando o desenvolvimento nas populações de latitudes mais baixas (Orensanz et al., 2007).

Além das diferenças interpopulacionais, cientistas também observam diferenças intersexuais, conhecidas como dimorfismo sexual de tamanho (SSD - Sexual Size Dimorphism). A seleção sexual e o desenvolvimento de características reprodutivas influenciam as variações no tamanho corporal de espécies dióicas, favorecendo machos ou fêmeas (Vale et al., 2024). Esse fenômeno segue o padrão descrito pela Regra de Rensch (Rensch, 1950), que afirma que, em espécies onde os machos são maiores, o SSD aumenta conforme o tamanho corporal cresce. Em contrapartida, quando as fêmeas são maiores, o SSD diminui à medida que o tamanho corporal

aumenta (Rensch, 1950; Lima-Filho et al., 2017).

Essas duas regras macroecológicas auxiliam a entender como o tamanho corporal responde a diferentes gradientes latitudinais e ao SSD em diversas espécies animais, tanto ectotérmicas quanto endotérmicas. Eles realizaram avaliações em vários grupos, incluindo peixes (Lima-Filho et al., 2017), répteis (Ashton e Fildeman, 2003), aves (Alvarenga et al., 2002) e mamíferos (Wu et al., 2014), além de organismos invertebrados, como insetos (Shelomi, 2012) e crustáceos. Entre os crustáceos, destacam-se os estudos com ermitões (Vale et al., 2024), caranguejos intertidais (Johnson et al., 2019), camarões marinhos da espécie *Betaeus emarginatus* H. Milne-Edwards, 1837 (Lardies et al., 2008) e *Farfantepenaeus aztecus* (Ives, 1891) (Kerk et al., 2016). Os crustáceos, com uma ampla distribuição geográfica, constituem excelentes modelos para avaliar o SSD e a influência latitudinal no tamanho corporal, pois suas adaptações morfológicas e fisiológicas refletem variações em tamanho e fecundidade (Augusto, 2007; Belli et al., 2009). Até o presente momento, os pesquisadores não realizaram avaliações das regras de Bergmann e Rensch em espécies de carídeos de água doce em escala macroecológica.

Um dos crustáceos que teve mais sucesso na colonização de novos ambientes foi o camarão dulcícola da família Palaemonidae, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), que possui ampla distribuição geográfica na América do Sul (Anger, 2013). Essa espécie é caracterizada principalmente por diferenças morfológicas que resultam das distintas estratégias reprodutivas selecionadas entre as populações de diferentes regiões (Pantaleão et al., 2018). A espécie tem populações em bacias costeiras, geralmente com tamanhos corporais médios a grandes, e populações em bacias continentais, com porte corporal menor (Vergamini et al. 2011). Cada fenótipo responde de maneira distinta às condições ambientais que afetam sua região (Paschoal e Zara, 2019).

Os machos de *M. amazonicum* são divididos em quatro grupos de morfótipos, determinados pela comparação do comprimento corporal, coloração e espinhação dos quelípodos. Esses diferentes grupos apresentam comportamentos distintos em aspectos reprodutivos e são influenciados pelos variados tamanhos corporais de cada grupo (Moraes-Riodades e Valenti, 2004; Pantaleão et al., 2014). Foram identificados os morfótipos denominados garra translúcida (TC), garra de canela (CC), garra verde 1 (GC1) e garra verde 2 (GC2) (Moraes-Riodades e Valenti, 2004; Pantaleão et al. 2014). Para as fêmeas, até o momento, não há conhecimento sobre uma possível estruturação em morfótipos.

A grande variabilidade morfológica constatada em *M. amazonicum*, juntamente com sua ampla distribuição geográfica pela maior parte da América do Sul, faz dessa espécie um excelente modelo para avaliar a influência latitudinal e o dimorfismo sexual de tamanho corporal, além de

investigar os fatores ambientais e ecológicos correlatos. O objetivo deste estudo é analisar a variação intrapopulacional e intersexual no tamanho corporal de populações de *Macrobrachium amazonicum* ao longo de sua distribuição geográfica, com base em duas regras macroecológicas: a de Bergmann e a de Rensch.

Considerando essas questões, os questionamentos referentes à espécie *Macrobrachium amazonicum* em um escopo macroecológico são: (1) A espécie segue a Regra de Bergmann ou seu inverso? (2) A espécie segue a Regra de Rensch ou seu inverso? (3) Os grupos de morfótipos de machos apresentam variações distintas de dimorfismo sexual de tamanho (SSD) ou seguem um único viés? (4) O SSD é mais acentuado de acordo com a variação latitudinal preconizada pela Regra de Bergmann ou seu inverso?

Considerando que a espécie é nativa da Bacia Amazônica, o que pode favorecer o desenvolvimento de tamanhos maiores, e que os machos apresentam uma hierarquia social baseada no tamanho, as hipóteses desenvolvidas em resposta aos questionamentos são: (1) o camarão *M. amazonicum* segue o inverso do proposto pela Regra de Bergmann; (2) segue o padrão proposto pela Regra de Rensch, com os machos apresentando viés de tamanho em relação às fêmeas; (3) na hierarquia social, cada morfótipo de machos reflete o padrão proposto pela Regra de Rensch; e (4) o SSD aumenta conforme a latitude diminui.

## **2. METODOLOGIA**

### **Base de dados**

A coleta de dados foi realizada em duas etapas. Na primeira etapa, foram analisados os espécimes de *M. amazonicum* presentes em coleções científicas e provenientes de coletas. Na segunda etapa, foi realizada uma revisão sistemática da literatura. Esses dados estão sendo denominados aqui como dados primários e dados secundários, respectivamente, de acordo com a origem de cada material utilizado.

Os dados primários consistem de espécimes de *M. amazonicum* depositados no Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE) da Universidade Regional do Cariri (URCA) e no Laboratório de Ecologia e Evolução de Crustáceos (LABEEC) da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN).

Os espécimes do LACRUSE são provenientes de coletas realizadas entre 2011 e 2023. Foram coletados nos municípios de Aiuaba (Açude Benguê), Barro (Vila de Cuncás), Crato (Rio Carás do Umari), Icó (Açude Lima Campos), Lavras da Mangabeira (Açude do Rosário), Juazeiro do Norte (Açude Umari), Assaré (Açude Canoas) e Maranguape (Amanari), no estado do Ceará e na cidade de Ouricuri (Rio São Pedro) no estado de Pernambuco. Os espécimes do LABEEC são

provenientes de coletas realizadas entre 2011 e 2014 nas seguintes cidades: em Araripe (Açude Paraíso), Aiuaba (Rio Umbuzeiro) e Icó (Açude Lima Campos) no estado do Ceará; em Boqueirão (Açude Epitácio Pessoa), no estado da Paraíba; em Ibimirim (Rio Moxotó) e Serra Talhada (Riacho da Serrinha), no estado de Pernambuco. Novas coletas foram realizadas no Açude Canoas, cidade de Assaré, no estado do Ceará; na Localidade de Tabuleiro no município de Luis Correia, no estado do Piauí e no Reservatório da Serra da Mesa e tributários, estado de Goiás.

Os dados secundários de tamanho corporal de *M. amazonicum* disponíveis na literatura foram obtidos através de uma Revisão Bibliográfica Sistemática (RBS). Foram compilados os valores médios do comprimento da carapaça por população e por sexo, além das latitudes dos locais de ocorrência, conforme proposto por Alencar et al. (2017, 2023). Para as buscas, foram previamente determinadas palavras-chave (ver Anexo 1) e linhas de comando de busca (ver Anexo 2) nos seguintes bancos de dados: Google Acadêmico, Periódicos CAPES, JSTOR e Web of Science. A revisão considerou estudos publicados entre 1993 e 2023, em inglês, espanhol e português. Não foram incluídos dados secundários de teses, dissertações, trabalhos de conclusão de curso ou resumos de eventos, conforme orientações de Alencar et al. (2017, 2023).

Os dados coletados foram compilados em uma planilha que inclui: (a) nome do autor; (b) ano do estudo; (c) número total de indivíduos analisados, divididos por fêmeas e machos; (d) média do tamanho dos machos; (e) média do tamanho das fêmeas; (f) descrição da área de ocorrência, especificando país, estado e cidade; (g) tipo de ambiente; (h) latitude e longitude dos locais de coleta. Quando as coordenadas geográficas não estavam disponíveis no estudo original, estas foram estimadas com base em descrições detalhadas usando o site GeoNames (<https://www.geonames.org/>) e confirmadas pelo software Google Earth. As coordenadas foram posteriormente convertidas em graus decimais usando a calculadora geográfica disponível pelo INPE em <https://www.dpi.inpe.br/calcula/>.

### **Identificação e biometria**

A identificação dos espécimes foi confirmada utilizando chaves de identificação propostas por Melo (2003) e Vera-Silva et al. (2017), analisando a quantidade de espinhos no rosto, nas características dos quelípodos e na extremidade do telson. Os espécimes menores do que o menor macho encontrado (presença de apêndice masculino) foram considerados como juvenis indiferenciados (Pantaleão et al. 2012) e descartados da análise. A sexagem foi realizada com base na presença ou ausência do apêndice masculino localizado no segundo par de pleópodes, identificando machos e fêmeas, respectivamente, conforme proposto por Vera-Silva et al. (2017), utilizando um estereomicroscópio LEICA EZ4W3535. Após a sexagem, os espécimes foram mensurados quanto ao comprimento da carapaça (da margem posterior da órbita ocular até o ponto

médio da margem posterior da carapaça - CC), comprimento total (da extremidade do rostro à extremidade do telson- CT), comprimento do quelípodo (CQ), comprimento do dactilo (CD), comprimento do própodo (CP), comprimento do carpo (CCP), comprimento do mero (CM) e comprimento do ísquio (CI) (Lardies et al. 2008), utilizando um paquímetro digital de precisão Mitutoyo Absolute com precisão de 0,01 mm.

Os morfótipos dos machos da espécie foram determinados a partir da análise do comprimento e espinação dos quelípodos e do tamanho corporal, sendo definidos como garra translúcida (TC), garra canela (CC), garra verde I (GC1) e garra verde II (GC2), conforme proposto por Moraes-Riodades e Valenti (2004), Pantaleão (2014) e Paschoal e Zara (2022). As fêmeas foram separadas e classificadas como adultas (quando não apresentavam ovos) e em fêmeas ovígeras (com ovos presentes na câmara de incubação) (Pantaleão et al. 2012).

Como a presença dos morfótipos pode afetar a estrutura populacional, e os efeitos de seleção sexual no tamanho corporal, os machos foram analisados de três formas, independente do morfótipo e, separadas, apenas nos machos do morfótipo TC, e unificando os dados de morfótipos maiores (CC, GC1 e GC2).

#### **Análise de dados**

Os dados de comprimento médio da carapaça (CC) e do comprimento médio do quelípodo (CQ) das populações de *M. amazonicum*, assim como as latitudes em grau decimal das respectivas populações, foram logaritimizados (Zar, 2010). Em seguida, testamos a normalidade usando o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro e Wilk, 1965). As médias do comprimento da carapaça e do comprimento médio do quelípodo das populações foram analisadas de três formas em relação as fêmeas (F) e a latitude por meio de análise estatística: (a) Machos do morfótipo TC ( $M_{TC}$ ), (b) Machos exceto translúcidos ( $M_C$ ) e, (c) Machos independente do morfótipo (M), bem como as médias do comprimento do quelípodo. Devido à ampla distribuição da espécie, que abrange populações tanto costeiras quanto continentais, estas foram analisadas separadamente, e conjuntamente.

#### Regra de Bergmann: Complexo Tamanho vs. Latitude

Para avaliar a regra de Bergmann, os dados médios da medida padrão dos camarões (comprimento da carapaça – CC) das populações e a latitude foram logaritimizados ( $\log_{10}$ ) e testados quanto à normalidade (Shapiro & Wilk, 1965). A Regra de Bergmann foi analisada aplicando o método de regressão do tipo II (Sokal & Rohlf, 1985; Warton, 2006):  $CC_{POP}$  vs. Latitude;  $M_{TC}$  vs. Latitude;  $M_C$  vs. Latitude; M vs. Latitude, e F vs. Latitude. A regressão do tipo II contabiliza no modelo o erro das variáveis dependente e independente (Kendall & Stuart 1973; Sokal & Rohlf, 1985; Warton, 2006).

As análises foram conduzidas utilizando o software R (R Development Core Team, 2012) e

o pacote "smatr" para análises de RMA (Warton et al., 2012). O nível de significância que foi adotado para os testes foi de 5% (Zar, 2010).

#### Regra de Rensch: Complexo Tamanho vs. Sexo

Para o cálculo da regra de Rensch e o grau do SSD, primeiramente os dados das médias da carapaça das populações (CC) foram logaritimizadas ( $\log_{10}$ ) e a normalidade foi testada (Shapiro & Wilk, 1965). Em seguida, foi calculado o grau de SSD, que é a diferença da média do tamanho da carapaça dos machos pelas fêmeas (M - F) (Smith, 1999). Resultados positivos demonstram que a espécie segue a regra de Rensch, enquanto resultados negativos demonstram que segue o inverso da regra (Nascimento et al., 2020). O grau de SSD foi analisado adotando o método de regressão do tipo II (Sokal & Rohlf, 1985; Warton, 2006) de forma: SSD vs.  $CC_F$  ( $\log_{10}$ ); SSD (MTC) vs.  $CC_F$  ( $\log_{10}$ ). Também foi calculado o SSDratio, que é a razão entre os tamanhos dos machos e fêmeas, obtido a partir da divisão dos valores médios da carapaça dos machos pelos valores das médias da carapaça das fêmeas (M/F) (Smith, 1999), da mesma maneira valores positivos de SSDratio indicam um viés masculino, enquanto valores negativos indicam um viés feminino (Zar, 2010).

Para esta análise da Regra de Rensch, a hipótese nula da linha de inclinação foi considerada como  $b = 1$ , que equivale a isometria sexual, testada pelos intervalos de confiança de 95% (Warton, 2006). Caso a inclinação da reta resulte em um valor maior que 1 ( $b > 1$ ), significa que o SSD evolui em conformidade com a regra de Rensch mas, se a inclinação resultar em um valor menor que 1 ( $b < 1$ ), o SSD evolui inversamente do proposto pela regra de Rensch.

#### Bergmann vs. Rensch: Complexo Latitude-Tamanho vs. Sexo

Para avaliar a influência da diferença latitudinal sobre o SSD, foi utilizada a regressão do tipo II, considerando a latitude das seguintes formas: (a) SSD vs. Latitude. Foi testada a hipótese nula da linha de inclinação ( $b = 0$ ) pelos intervalos de confiança de 95% (Warton, 2006). Todas as análises foram realizadas empregando o software R (R Development Core Team, 2012) e o pacote "smatr" (Warton et al., 2012).

#### Relação comprimento individual com variáveis ambientais e latitude

Após investigação da influência latitudinal pela Regra de Bergmann, também foi realizado ensaio para investigação das variáveis correlatas a variação latitudinal em relação ao tamanho corporal. As variáveis consideradas foram: Temperatura Média Anual (bio 1), Intervalo Diário Médio (Média de mensal (temperatura máxima - temperatura mínima)) (bio 2), Isotermalidade ( $BIO2/BIO7$ ) ( $\times 100$ ) (bio 3), Sazonalidade da temperatura (desvio padrão  $\times 100$ ) (bio 4), Temperatura Máxima do Mês Mais Quente (bio 5), Temperatura mínima do mês mais frio (bio 6), Faixa Anual de Temperatura (bio 7), Temperatura média do quarto mais úmido (bio 8), Temperatura média do trimestre mais seco (bio 9), Temperatura média do trimestre mais quente

(bio 10), Temperatura média do quarto mais frio (bio 11), Precipitação Anual (bio 12), Precipitação do mês mais chuvoso (bio 13), Precipitação do mês mais seco (bio 14), Sazonalidade da precipitação (coeficiente de variação) (bio 16), Precipitação do Trimestre Mais Úmido (bio 17), Precipitação do trimestre mais seco (bio 18), Precipitação do Trimestre Mais Quente e Precipitação do quarto mais frio (bio 19) e Latitude. Todas as variáveis estão disponíveis no site do WorldClim (Hijmans, et al., 2005) (<https://www.worldclim.org>).

A relação da comprimento da carapaça do camarão *M. amazonicum* com as variáveis ambientais e latitudes foram analisados por meio de modelo aditivo generalizado para localização, escala e forma (GAMLSS). As variáveis ambientais foram coletadas na base de dados “WordClim”, selecionando as seguintes informações: bio1, bio2, bio3, bio4, bio5, bio6, bio7, bio8, bio, bio10, bio11, bio12, bio13, bio14, bio15, bio16, bio17, bio18, bio19 e Latitude. Em seguida, a distribuição da variável de resposta foi conduzida utilizando a função "fitDist" do pacote "gamlss", com base no menor valor do Critério de Informação de Akaike Generalizado (Rigby e Stasinopoulos, 2005). Essa técnica de modelagem possibilita a adequação de modelos em que a variável dependente pode seguir uma ampla gama de distribuições (Roquim et al., 2021). A função "stepGAICAll.A" ajustou e verificou os processos, aplicando um método de seleção de modelo baseado em etapas (Roquim et al., 2021).

As análises foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team, 2012) e os pacotes, “geoData” (Hijmans et al. 2024), para obtenção e visualização dos dados da iniciativa WorldClim, os pacotes “raster” (Hijmans 2023), “sp” (Pebesma e Bivand, 2005; Bivand et al. 2013), “data.table” (Barrett et al. 2024), 'DHARMA' (Hartig, 2022), “multcomp” (Hothorn et al. 2008) e “emmeans” (Lenth, 2024). para a análise, e os pacotes “ggplot2” (Wickham, 2016) e “cowplot” (Wilke, 2024) para construção do gráfico.

### **Crescimento Relativo**

Uma das populações amostradas no presente estudo revelou um padrão conspícuo de variações corporais médias esperadas, se comportando como um outlier nas investigações da Regra de Rensch. Após minuciosa investigação, foi observado que o padrão não se tratava de erro de mensuração do autor da dissertação. Mas sim, de uma variação incomum para um conjunto particular das fêmeas. Dessa forma, para investigar esta única população com distinta marcação corporal realizamos análises de crescimento relativo.

O crescimento relativo foi avaliado em machos e fêmeas, sendo o comprimento do quelípodo (CQ) a variável dependente, e o comprimento da carapaça (CC) como variável independente. Para essa análise utilizamos regressão do tipo I (Warton 2006, Zar 2010) de acordo com os procedimentos amplamente propostos pela literatura (Hartnoll, 1978; Hartnoll et al. 1980;

Moraes-Riodades e Valenti 2002; Pantaleão et al. 2018; Nascimento et al. 2020). O coeficiente angular ( $b$ ) foi testado contra a hipótese nula de isometria. Assim, o  $b = 1$  ( $H_0: b = 1; p > 0.05$ ) como hipótese nula, e como hipótese alternativa  $b$  diferente de 1;  $p < 0.05$ ), com isso a alometria positiva quando o  $b$  apresentar valor maior que 1 ( $b > 1$ ) e negativa quando o  $b$  for menor que 1 ( $b < 1$ ) (Pantaleão et al. 2012). Os dados foram analisados para cada gênero sexual e morfótipos (Moraes-Riodades e Valenti, 2004; Paschoal e Zara, 2022). As fêmeas conspícuas das fêmeas regulares da espécie foram analisadas separadamente, por análise de crescimento relativo e por padrão de comprimento e espinação dos quelípodos e do tamanho corporal seguindo os autores mencionados previamente.

### 3. RESULTADOS

Nossos resultados constataram que a espécie *M. amazonicum* segue o inverso do proposto pela regra de Bergmann e tendência também ao inverso da regra de Rensch. Os dados compilados estão distribuídos entre 01° a 24° de latitude (Tabela 1).

A média do comprimento da carapaça foi de  $9,92 \pm 3,52$ mm para a população geral,  $8,53 \pm 2,06$ mm para população geral somente com os machos do morfótipo TC,  $10,35 \pm 4,16$ mm para machos (M),  $9,82 \pm 4,16$ mm para machos do morfótipo (M<sub>TC</sub>),  $15,05$ mm para machos maiores (M<sub>c</sub>),  $10,86 \pm 4,66$ mm para fêmeas e  $11,12 \pm 2,18$ mm para fêmeas ovígeras. Na população de Minas Gerais (Barragem Miranda, 19°S), foram observados os menores tamanhos médios corporais, sendo a média do comprimento da carapaça da população geral de 4,48mm; a média dos machos de 4,50mm e a das fêmeas, 4,64mm. Na população de Flexal, no Pará (Península Bragantina, 1°S), foram observados os maiores tamanhos médios corporais, sendo a média do comprimento da carapaça da população geral de 47,83mm; a média dos machos de 50,40 mm e a das fêmeas, 45,26 mm (Tabela I).

A média do comprimento do quelípodo foi de 23,47mm para população geral, 18,13mm para população geral somente com os machos do morfótipo (M<sub>TC</sub>), 28,80mm para os machos (M), 15,80mm para os machos (M<sub>TC</sub>), 50,03mm para machos maiores (M<sub>c</sub>) e 19,24mm para fêmeas. Essa estrutura variou de 2,5mm na localidade de Carmo do Rio Claro, Minas Gerais (20° S) a 141,97mm na localidade de Juazeiro do Norte, Ceará (07° S) nos machos, e de 5,28mm na localidade de Juazeiro do Norte, Ceará (07°S) a 57,5mm na localidade de Cássia, Minas Gerais (20°), (Tabela I).

Tabela 1: Descrição das médias do tamanho da carapaça (mm) das Populações utilizadas na análise, (CC<sub>POP</sub>) Comprimento da Carapaça populacional, (M) Machos; (M<sub>TC</sub>) Machos do morfótipo TC; (F) Fêmeas; (F<sub>O</sub>) Fêmeas ovígeras; médias iguais em machos das populações geral e TC são provenientes de estudos que mostram somente uma média. (N<sup>o</sup>) número de indivíduos, DP: Desvio padrão. (CE) Ceará; (PE) Pernambuco; (MG) Minas Gerais; (SP) São Paulo; (PA) Pará; (AM) Amapá; (GO) Goiás; (PB) Paraíba; (PI) Piauí.

	CC <sub>POP</sub>	M	M <sub>TC</sub>	F	F <sub>O</sub>	N	Latitude	Local
Origem/Autor	CC ± DP	CC ± DP	CC ± DP	CC ± DP	CC ± DP	N	Latitude	Local
2017, Freire et al.	13,56	12.92 ± 0.03	12.92 ± 0.03	14.20 ± 0.02	NA	360	00°42'00"S	PA
2014, Bentes et al.	11,88 ± 5,63	NA	NA	NA	NA	NA	01°08'31"S	PA
2013, Nóbrega et al.	14,12 ± 4.73	NA	NA	NA	NA	520	01°10'00"S	PA
2014, Nóbrega et al.	12,59	11.75 ± 1,5	11,75 ± 1,5	13,44 ± 2,97	NA	5.488	01°19'00"S	PA
2014, Bentes et al.	12,87 ± 4,49	NA	NA	NA	NA	909	01°20'37"S	PA
2011, Bentes et al.	12	11,3	11,3	12,7	NA	1.019	01°25'41"S	PA
2016, Bentes et al.	12,88 ± 3.68	12,95 ± 1.78	12,95 ± 1.78	14,8 ± 2.84	NA	9.117	01°28'30"S	PA
2016, Silva et al.	12,88 ± 3.68	12,95 ± 1.78	12,95 ± 1.78	14,8 ± 2.84	NA	9.077	01°29'55"S	PA
2014, Bentes et al.	12,88 ± 4,42	NA	NA	NA	NA	NA	01°29'58"S	PA
2012, Freire et al.	16,6 ± 4,2	17.05 ± 4.37	17.05 ± 4.37	16.85 ± 2.98	NA	1.300	01°51'22"S	PA
2012, Freire et al.	18,77 ± 3,2	19,45 ± 3.89	19,45 ± 3.89	22,64 ± 3.80	NA	297	01°55'59"S	PA
2017, Freire, et al.	13,45	13.14 ± 0.18	13.14 ± 0.18	13.77 ± 0.18	NA	360	02°14'00"S	PA
2023, Almeida et al.	17,55	15.6 ± 0.26	15.6 ± 0.26	19.5 ± 0.37	NA	28	02°22'29,10"S	PA
2017, Taddei et al.	7,88	7.75 ± 3.12	7.75 ± 3.12	8.00 ± 3.77	7.95 ± 3.55	1.300	02°40'52"S	AM
<b>Presente estudo</b>	11,68 ± 2,10	11,11 ± 2,06	11,11 ± 2,06	11,86 ± 2,09	NA	162	02°55'25.0"S	PI
2017, Freire, et al.	9,04	7.61 ± 0.18	7.61 ± 0.18	10.47 ± 0.20	NA	360	03°51'00"S	PA
2019, Vásquez e	14,94	14.77 ± 4.01	14.77 ± 4.01	15.12 ± 5.44	NA	NA	03°55'10"S	Peru

---

Bocanegra								
<b>Presente estudo</b>	12,79 ± 2,77	13,35 ± 2,49	10,44 ± 2,49	12,41 ± 2,67	11,81 ± 2,38	117	04°01'06"S	CE
<b>Presente estudo</b>	9,57 ± 1,79	9,74 ± 2,53	8,71 ± 2,53	9,53 ± 1,49	10,09 ± 0,93	223	06°24'08"S	CE
<b>Presente estudo</b>	6,86 ± 2,29	6,39 ± 1,51	6,39 ± 1,51	7,36 ± 2,83	NA	151	06°24'13,7"S	CE
<b>Presente estudo</b>	7,12 ± 1,71	6,92 ± 1,35	6,92 ± 1,35	7,63 ± 2,35	NA	249	06°35'45,8" S	CE
<b>Presente estudo</b>	7,31 ± 1,31	6,56 ± 0,69	6,56 ± 0,69	8,4 ± 1,25	NA	17	06°36'6,8" S	CE
<b>Presente estudo</b>	8,05 ± 1,54	6,46 ± 0,90	6,41 ± 0,90	8,61 ± 1,32	NA	160	06°40'49"S	CE
<b>Presente estudo</b>	6,97 ± 1,53	6,32 ± 1,16	6,32 ± 1,16	7,33 ± 1,60	8,33 ± 1,36	390	06°51'01"S	CE
<b>Presente estudo</b>	6,36 ± 2,40	9,04	6,38 ± 3,66	7,51 ± 1,57	8,21 ± 1,03	251	07°05'13,2"S	CE
<b>Presente estudo</b>	5,87 ± 3,57	5,94 ± 3,90	5,94 ± 3,90	5,78 ± 3,15	15,00 ± 1,08	262	07°05'36"S	CE
<b>Presente estudo</b>	8,33 ± 1,71	6,97 ± 2,47	6,97 ± 2,47	8,66 ± 1,44	9,43 ± 1,24	181	07°05'40,2"S	CE
<b>Presente estudo</b>	7,02 ± 3,63	9,19 ± 5,64	6,00 ± 5,64	6,66 ± 3,07	10,34 ± 3,33	309	07°10'10,1"S	CE
<b>Presente estudo</b>	12,83 ± 3,83	13,18 ± 3,17	13,18 ± 3,17	11,22 ± 5,98	NA	68	07°11'58,3" S	CE
<b>Presente estudo</b>	13,27 ± 4,57	13,72 ± 4,76	13,72 ± 4,76	11,51 ± 3,20	NA	172	07°29'11,9" S	PB
<b>Presente estudo</b>	10,07 ± 1,34	8,75 ± 0,67	8,75 ± 0,67	10,85 ± 0,97	NA	67	08°1'58,9"S	PE
<b>Presente estudo</b>	9,00 ± 3,06	10,80 ± 3,62	8,23	8,30 ± 2,49	NA	154	08°07'57,7"S	PE
<b>Presente estudo</b>	6,16 ± 1,66	5,99 ± 1,15	5,99 ± 1,15	6,37 ± 2,11	NA	280	08°12'41,4"S	PE
<b>Presente estudo</b>	5,61 ± 0,93	5,41 ± 1,16	5,41 ± 1,16	5,77 ± 0,66	NA	83	08°31'59,2"S	PE
<b>Presente estudo</b>	7,19 ± 1,47	6,02 ± 1,47	6,02 ± 1,47	7,92 ± 2,02	8,5 ± 0,7	56	14°33'25,6"S	GO
2021, Calixto et al.	6,25	5,5 ± 2,2	5,5 ± 2,2	7 ± 1,6	NA	NA	18°52'26,28"S	MG
2019, Silva et al.	4,48 ± 1,32	4,50 ± 0,71	4,50 ± 0,71	4,64 ± 1,47	NA	2423	19°03'13"S	MG
2020, Rodrigues et al,	7,47	7,44 ± 3,40	7,44 ± 3,40	7,5 ± 3,47	NA	6,455	19°51'47"S	MG

---

---

2021, Calixto et al.	8.7	$8.6 \pm 2.7$	$8.6 \pm 2.7$	$8.8 \pm 3.8$	NA	NA	19°59'17,12"S	MG
2020, Paschoal & Zara	13.97	$13.15 \pm 5.08$	8.17	$14.79 \pm 3.41$	NA	NA	20°30'53"S	MG
2020, Paschoal & Zara	9.02	$9.02 \pm 2.56$	8.11	$10.58 \pm 3.08$	NA	1,224	20°39'43"S	MG
2020, Paschoal & Zara	7.25	$6.9 \pm 1.05$	$6.9 \pm 1.05$	$7.6 \pm 1.24$	NA	5,575	20°40'16"S	MG
2020, Paschoal & Zara	7.52	$6.89 \pm 1.14$	$6.89 \pm 1.14$	$8.15 \pm 1.72$	NA	886	20°43'10"S	MG
2021, Perroca et al,	9,19	$8,23 \pm 1,83$	$9,98 \pm 1,22$	$10,15 \pm 2,29$	NA	3,686	20°49'00"S	SP
2020, Nogueira et al.	NA	NA	NA	10,52	$11,81 \pm 1,64$	1,412	20°49'31"S	SP
2020, Paschoal & Zara	7,97	7,3	7,3	8,64	NA	1643	20°57'20"S	MG
2019, Bueno et al.	$4,9 \pm 1,6$	$6,7 \pm 0,7$	$6,7 \pm 0,7$	$7,2 \pm 0,9$	$8,0 \pm 1,0$	2,492	21°09'32"S	MG
2014, Silva e Taddei	$7,93 \pm 1,02$	NA	NA	NA	NA	30	21°34'10"S	SP
2012, Pantaleão et al.	6,02	$5,82 \pm 0,85$	$5,82 \pm 0,85$	$6,22 \pm 1,36$	$8,74 \pm 0,95$	1786	22°01'39"S	SP

---

### Regra de Bergmann: Complexo Tamanho vs. Latitude

A relação entre o CC e a latitude na comparação entre a população geral ( $R^2 = 0.47$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ ,  $b = -0.33$ ,  $p < 0.01$ , Fig. 1a), Mtc ( $R^2 = 0.57$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ ,  $b = -0.33$ ,  $p < 0.01$ , Fig. 1b), M ( $R^2 = 0.38$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ ,  $b = -0.37$ ,  $p < 0.01$  Fig. 1c), Mtc ( $R^2 = 0.45$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ ,  $b = -0.37$ ,  $p < 0.01$ , Fig. 1d) e fêmeas ( $R^2 = 0.42$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ ,  $b = -0.35$ ,  $p < 0.01$ , Fig. 1e) apresentaram relação negativa. De forma contrária, a relação entre o CC e a latitude somente para os Mc não foi observado relação significativa na regressão ( $R^2 = 0.0001$ ,  $P_{RMA} = 0.96$ ,  $b = 0.30$ ,  $p < 0.01$ , Fig. 1f).

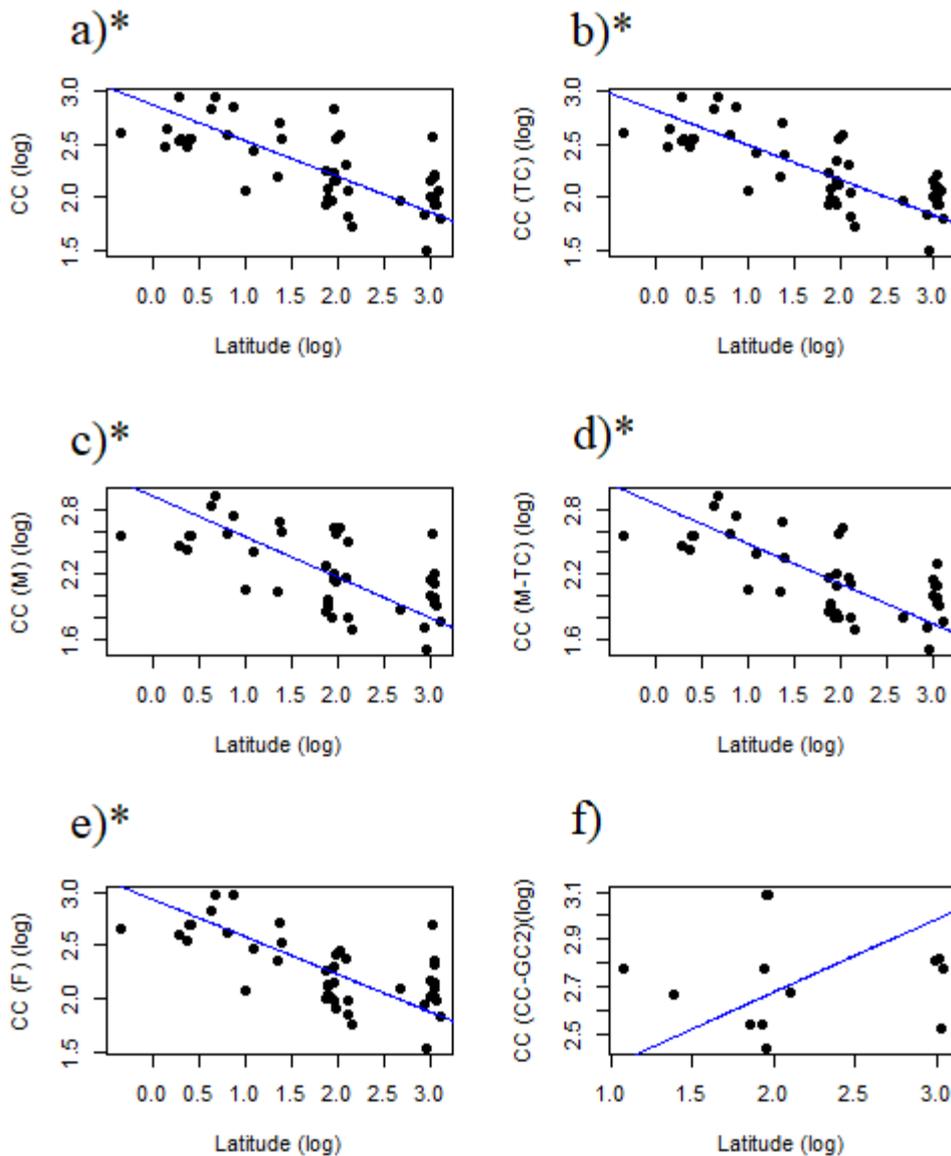


Figura 1. Complexo Latitude vs. Tamanho – Regra de Bergmann para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). (a) População geral, (b) População geral somente com o morfótipo M<sub>TC</sub>. Análise dos sexos separadamente: (c) Machos, (d) Machos morfótipo TC, (e) Fêmeas e, (f) Machos Maiores: CC, GC1 e GC2. valor de significância: \*  $p < 0.5$ .

### Regra de Rensch: Complexo Tamanho vs. Sexo

A análise da regressão do tamanho da carapaça entre machos e fêmeas, foi significativa ( $R^2 = 0.79$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ , Fig. 2a), a inclinação da RMA contra HO de  $b = 1$ , não diferiu significativamente ( $b = 1.06$ ,  $p = 0.38$ ; Fig. 2a). Isto é, o crescimento é isométrico ( $b = 1$ ), então o mesmo padrão de crescimento é observado em machos e fêmeas. Na investigação contabilizando somente os machos TC ( $R^2 = 0.85$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ ,  $b = 1.05$ ,  $p = 0.38$ , Fig. 2c) e machos maiores (Fig. 2e); ( $R^2 = 0.24$ ,  $P_{RMA} = 0.08$ ,  $b = 0.83$ ,  $p = 0.49$ ) (Fig.: 2e) o resultado foi semelhante.

Em relação ao grau de SSD para o tamanho da carapaça de *M. amazonicum*, foi visto um resultado significativo e diferente de 1, com alometria negativa ( $b < 1$ ) indicando um padrão inverso a regra de Rensch. Isto é, a diferença de tamanho da carapaça de machos e fêmeas diminui com o aumento do tamanho médio das fêmeas ( $b = -1.96$ ,  $p_{(b=1)} < 0.01$ ) (Fig. 2b). Quando analisado somente com os machos do morfótipo TC ( $b = -1.40$ ,  $p_{(b=1)} < 0.05$ ) (Fig.: 2d) e dos morfótipos maiores (CC, GC1 e GC2) também revelou o inverso da Regra de Rensch ( $b = -3.64$ ,  $p_{(b=1)} < 0.01$ , Fig.: 2f).

A regressão do comprimento dos quelípodos entre machos e fêmeas da população geral, não foi significativa ( $R^2 = 0.002$ ,  $P_{RMA} = 0.06$ ) (Fig. 3a), bem como a inclinação da reta ( $b = 5.24$ ,  $p_{(b=1)} < 0.01$ ) (Fig. 3a). Quando analisados os machos dos morfótipos maiores na relação com as fêmeas ( $R^2 = 0.17$ ,  $P_{RMA} = 0.19$ ,  $b = 1.67$ ,  $p_{(b=1)} = 0.10$ ) (Fig. 3e) o resultado seguiu o observado para o geral. Contudo, para os machos do morfótipo TC houve relação significativa ( $R^2 = 0.44$ ,  $P_{RMA} < 0.01$ ) (Fig. 3c) e a inclinação da reta não diferiu significativamente ( $b = 1.13$ ,  $p = 0.55$ ) (Fig.: 3c).

Na análise do grau de SSD, utilizando dados das médias dos quelípodos, obtivemos um resultado significativo e diferente de 1, com alometria positiva ( $b = 5.24$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 3b). Isto é, o dimorfismo sexual do tamanho dessa estrutura corrobora com a Regra de Rensch, resultado similar para machos  $M_C$  ( $b = 2.64$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig.: 3f). Na análise utilizando as médias dos machos  $M_{TC}$  foi visto um resultado significativo e diferente de 1 com alometria negativa ( $b = -1.76$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig.: 3d), indicando que segue o inverso da regra de Rensch.

A análise da razão do dimorfismo sexual de tamanho ( $SSD_{ratio}$ ) apresentou uma inclinação significativa, mostrando um padrão inverso à regra de Rensch ( $R^2 = 0.01$ ,  $P_{RMA} = 0.47$ ,  $b = -0.04$ ,  $p < 0.01$ , Fig.: 4c) como também analisando só com machos do morfótipo TC ( $R^2 = 0.002$ ,  $P_{RMA} = 0.76$ ,  $b = -0.40$ ,  $p < 0.01$ , Fig.: 4d).

### **Bergmann vs. Rensch: Complexo Latitude-Tamanho vs. Sexo**

A regressão do SSD da população geral e a latitude, não mostrou relação significativa ( $R^2 = 0.06$ ,  $P_{RMA} = 0.09$ ) (Fig.: 5a). A regressão do SSD da população geral ( $M_{TC}$ ) com a Latitude mostrou uma relação significativa ( $R^2 = 0.10$ ,  $P_{RMA} < 0.05$ ) (Fig. 5b), indicando que na espécie, o

SSD tende a aumentar conforme aumenta a latitude. Isto é, o inverso da Regra de Rensch se magnifica com a latitude. A regressão do SSD da população geral ( $M_C$ ) e a latitude, não mostrou relação significativa ( $R^2 = 0.003$ ,  $P_{RMA} = 0.84$ ) (Fig.: 5c).

Utilizando as médias do comprimento do quelípodo, a regressão do SSD da população geral e a latitude indicou uma correlação significativa ( $R^2 = 0.39$ ,  $P_{RMA} = 0.02$ ) (Fig. 5d). As regressões do SSD da população geral incluindo machos  $M_{TC}$ , como também da população geral incluindo somente machos dos morfótipos  $M_C$  e a latitude, não mostraram relação significativa, ( $R^2 = 7.24$ ,  $P_{RMA} = 0.97$ ) ( $R^2 = 0.01$ ,  $P_{RMA} = 0.67$ ) (Figs. 5e, 5f), respectivamente.

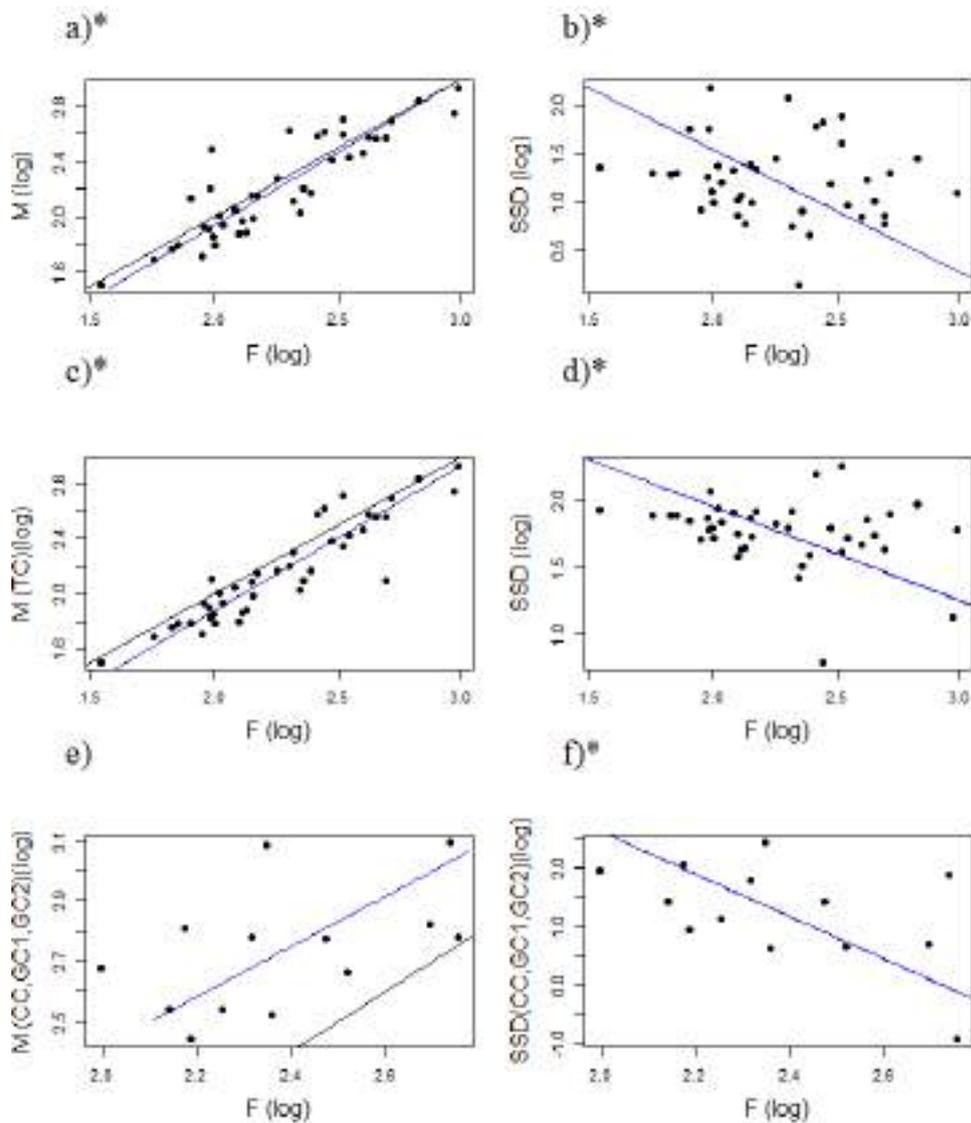


Figura 2. Complexo Tamanho vs. Sexo – Regra de Rensch com comprimento da carapaça para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). (a) Machos-Fêmeas: População geral, (b) SSD/Fêmeas: População geral, (c) Machos – Fêmeas: População geral somente com os machos TC, (d) SSD/Fêmeas: População somente com os machos TC, (e) Machos CC, GC1 e GC2)-Fêmeas, (f) SSD - Fêmeas (população - CC, GC1 e GC2). valor de significância: \*  $p < 0.05$ .

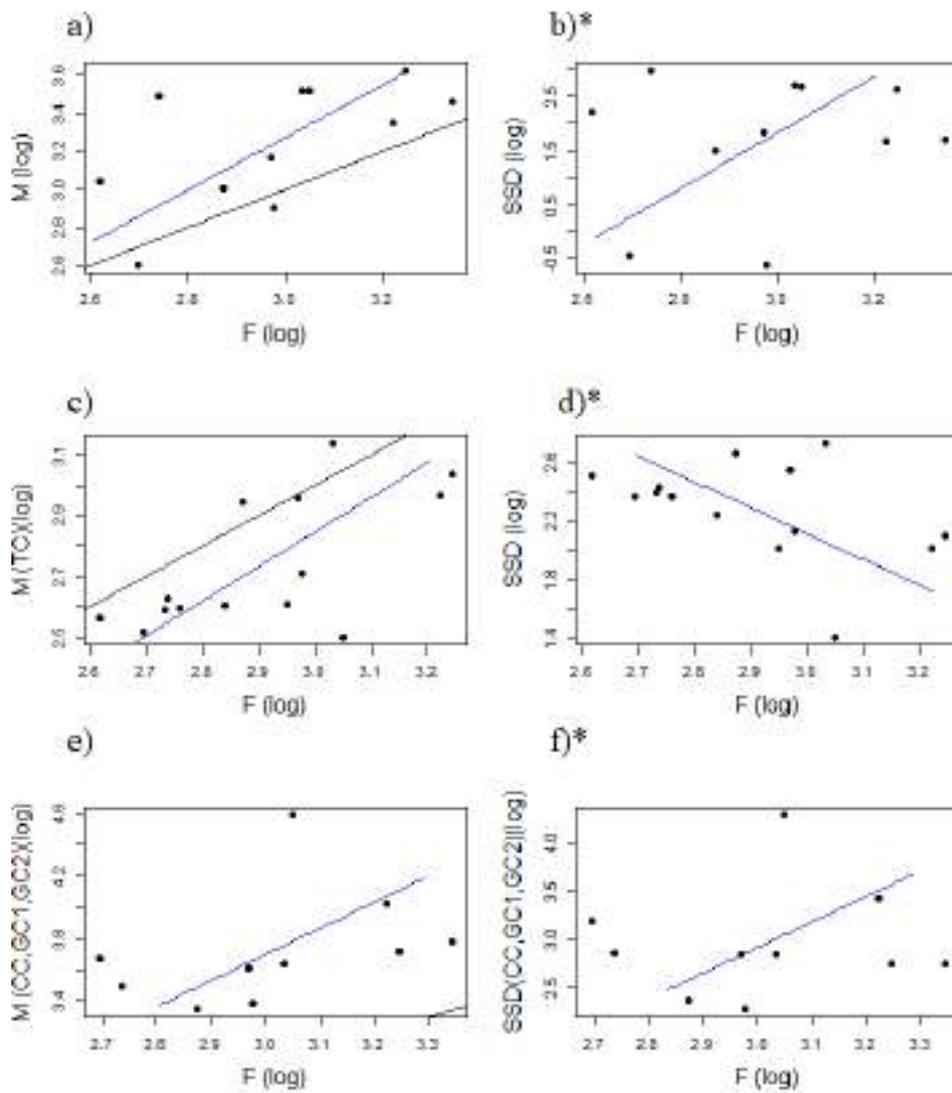


Figura 3. Complexo Tamanho vs. Sexo – Regra de Rensch com médias do comprimento dos quelípodas para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). (a) Machos-Fêmeas: População geral, (b) SSD/Fêmeas: População geral, (c) Machos – Fêmeas: População geral somente com os machos TC, (d) SSD/Fêmeas: População somente com os machos TC, (e) Machos CC, GC1 e GC2)-Fêmeas, (f) SSD - Fêmeas (população - CC. GC1 e GC2).

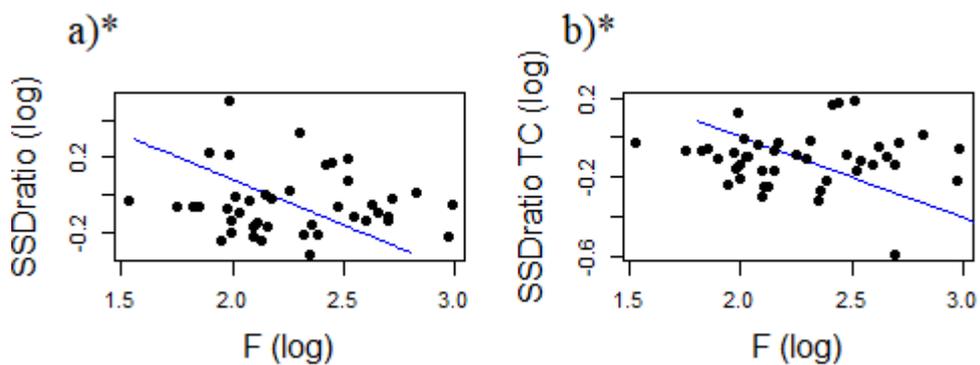


Figura 4. Complexo Tamanho vs. Sexo – Regra de Rensch *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). Regressão da razão do dimorfismo sexual de tamanho (SSDratio) e o tamanho médio de fêmeas (F) (a) para população geral (b) para população geral somente com o morfótipo TC.

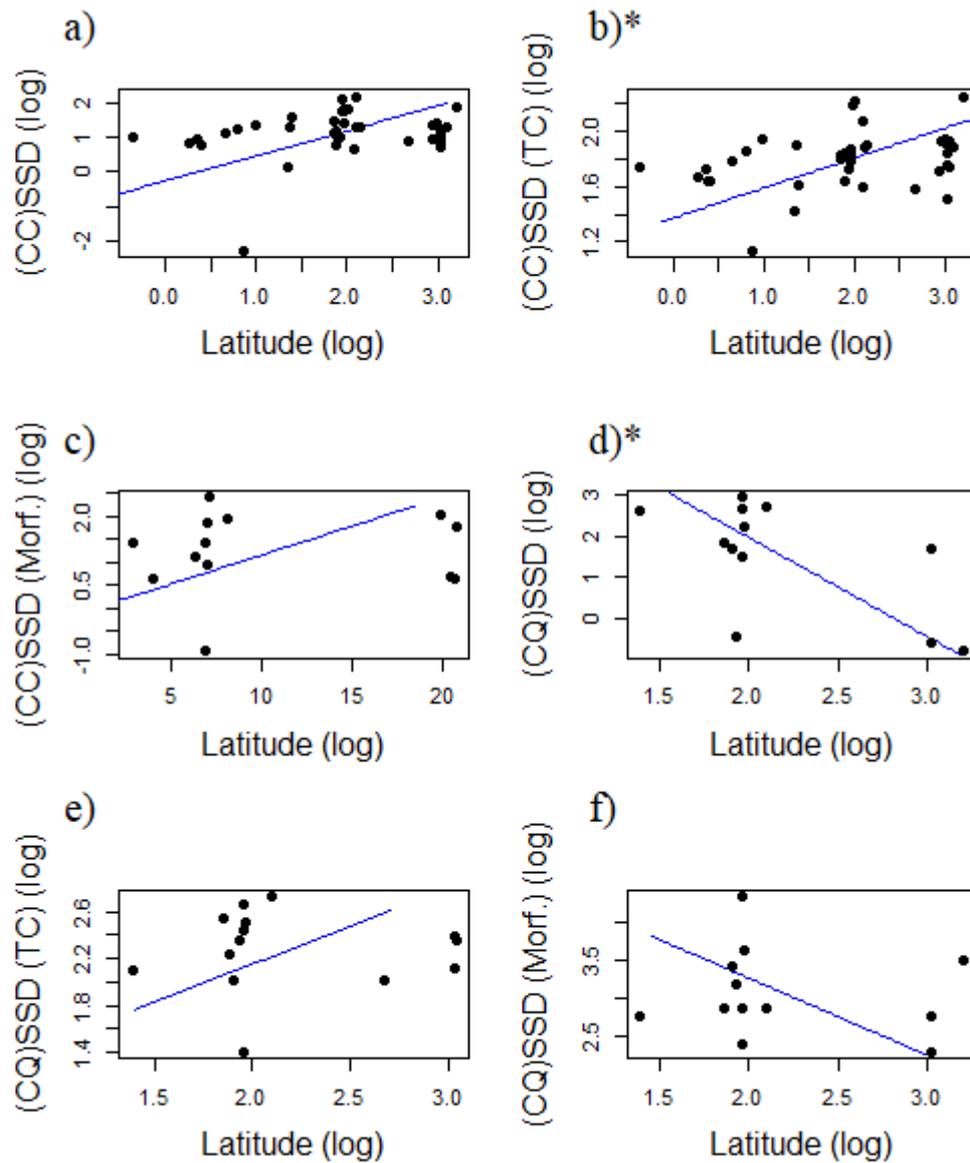


Figura 5. Complexo Latitude-Tamanho vs. Sexo: Regra de Bergmann vs. Rensch para *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). Regressão da influência da Latitude no SSD. Comprimento da carapaça (a) SSD vs. Latitude: População geral, (b) SSD vs. Latitude: População geral com os machos TC, (c) SSD vs. Latitude: população com os morfótipos maiores. Comprimento do quelípodo: (d) SSD vs. Latitude: População geral, (e) SSD vs. Latitude: População geral com os machos TC, (f) SSD vs. Latitude: população com os morfótipos maiores.

### Variáveis ambientais correlatas a latitude

A pluviosidade, além da latitude, influenciou significativamente a variação do tamanho da carapaça do *M. amazonicum* entre as variáveis ambientais analisadas ( $p < 0,01$ ) (Tabela 3, Fig. 6a). As demais variáveis analisadas não tiveram relação significativa com tamanho corporal ( $p > 0,05$ ).

Tabela 2: Resultados de modelos aditivos generalizados para localização, forma e escala (GAMLSS) e as comparações por Latitude e Pluviosidade. Siglas:

<i>Mu coef.</i>	Estimativa	Erro Padrão	Valor T	P (>   t  )
Intercept	2.059e+00	1.016e-01	20.271	< 2e-16 ***
Latitude	1.989e-02	4.547e-03	4.375	9.15e-05 ***
Pluviosidade	2.280e04	2.607e-05	6.321	2.07e-07 ***
<i>Sigma coef.</i>	Estimativa	Erro Padrão	Valor T	P (>   t  )
(Intercept)	-1.0292746	0.2307432	-4.461	7.04e-05 ***
Pluviosidade	<b>-0.0003234</b>	<b>0.0001376</b>	<b>-2.350</b>	<b>0.024 *</b>

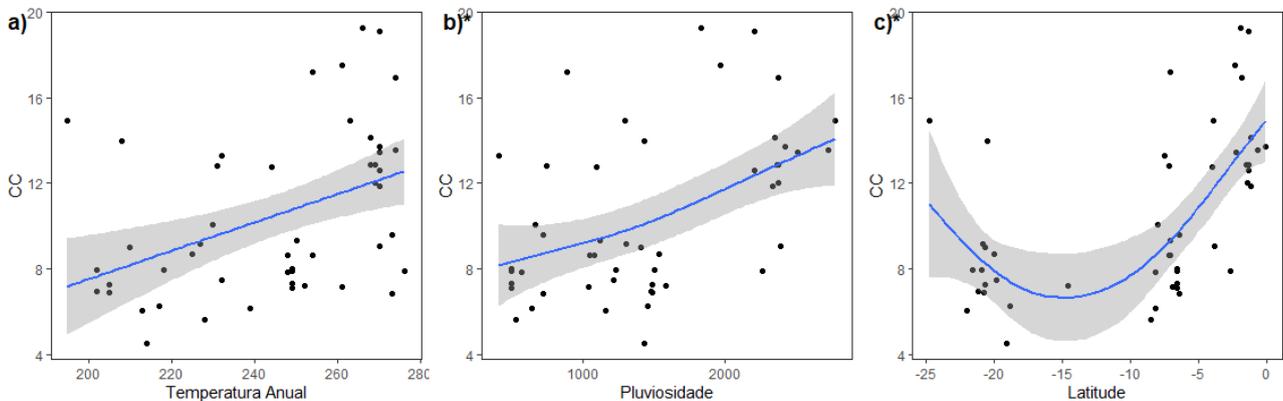


Figura 6: Regressão da Variável ambiental (precipitação) vs. Comprimento da carapaça de *M. amazonicum* (Heller, 1862): (a): Comprimento da Carapaça (CC) vs. Precipitação

### Crescimento relativo

Nas fêmeas de *M. amazonicum* da localidade de Assaré (Açude Canoas), foram observados quelípodos hipertrofiados, com a presença de espinhos no carpo e coloração distinta entre as fêmeas comuns e hipertrofiadas (Fig. 7), similar aos machos dos maiores morfótipos (TC, CC, GC1). Os resultados da análise do crescimento relativo mostram que há relação positiva e fraca entre o CC e o CQ nos grupos das fêmeas com quelípodos normais e o grupo dos machos TC (tabela 4). E nos grupos das fêmeas com quelípodos hipertrofiados, dos machos CC e GC1 há uma relação positiva e forte entre o CC e o CQ.

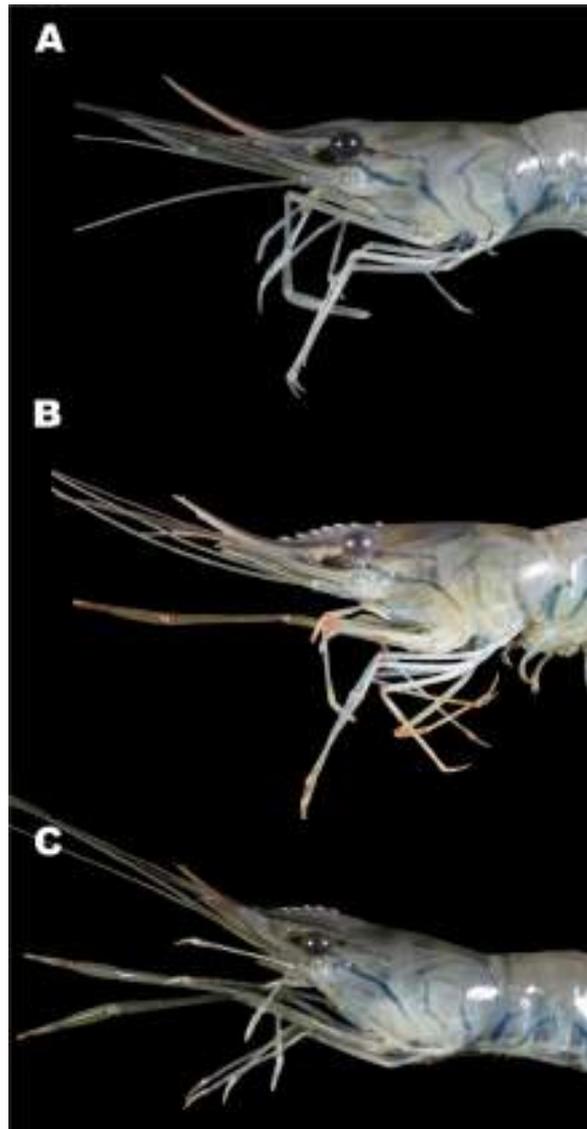


Figura 7: Fêmeas com quelípodos hiperatrofiados de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862): A: fêmea com quelípodo de tamanho comum; B: Fêmea ovígera com quelípodo cor de canela semelhante ao morfótipo CC; C: Fêmea com quelípodo verde claro semelhante ao morfótipo GC1.

Tabela 3: Resultado do Crescimento relativo do comprimento dos quelípodos (ChL) em resposta ao comprimento da carapaça (CL) para machos e fêmeas. Machos GC1 (M GC1), Machos CC (M CC), Machos TC (M TC), Fêmeas Hipertrofiadas (F HI), Fêmeas comuns (F CO).

Relação	Classe	R <sup>2</sup>	b	P valor	Alometria
CC vs. CQ	M (GC1)	0.90	1.57	= 0.0035	+
	M (CC)	0.53	2.10	< 0.0001	+
	M (TC)	0.94	1.16	< 0.0001	+
	F (HI)	0.61	1.51	< 0.0001	+
	F (CO)	0.79	1.15	< 0.0001	+

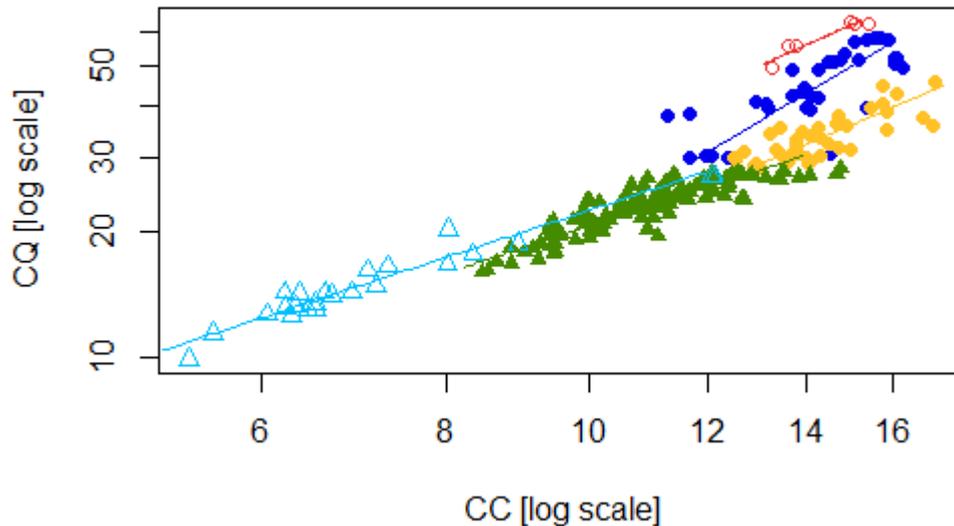


Figura 7: Crescimento relativo do comprimento dos quelípodos (ChL) em resposta ao comprimento da carapaça (CL) para machos GC1 (linha vermelha), machos CC (linha azul escuro), machos TC (linha azul claro), fêmeas normais (linha verde) e fêmeas hipertrofiadas (linha amarela) de *Macrobrachium amazonicum*, (Heller, 1862), coletadas na cidade de Assaré (Açude Canoas), demonstrando diferenças de tamanho nos dois sexos.

#### 4. DISCUSSÃO

O *Macrobrachium amazonicum* é uma das espécies do gênero que apresenta muitas diferenças ecológicas entre as populações (Vergamini et al., 2011), graças à grande distribuição geográfica (Melo, 2003) e aos diversos ambientes habitados, especialmente entre as populações de água doce e as de áreas costeiras. Dessa forma, estudos que abrangem toda a área de ocorrência da espécie, como a presente investigação macroecológica, são importantes para revelar padrões de tamanhos corporais inesperados ou que não são detectados em avaliações locais, ampliando, assim, o conhecimento sobre as estratégias evolutivas de populações isoladas. Este estudo apresenta a primeira avaliação das regras de Bergmann e Rensch no *Macrobrachium amazonicum*, uma espécie com hierarquia social dentro do gênero *Macrobrachium*, e oferece novas informações sobre os padrões de variação de tamanho corporal em relação aos gradientes latitudinais e ao dimorfismo sexual, elucidando processos ecológicos e evolutivos da espécie.

##### **Regra de Bergman: Complexo Tamanho vs. Latitude**

O *M. amazonicum* segue o inverso da Regra de Bergmann, apresentando maior tamanho corporal médio em áreas de baixa latitude. Esse padrão pode estar relacionado a diversos aspectos ecológicos e reprodutivos da adaptação da espécie às variações ambientais, como nível de

salinidade e a disponibilidade de recursos nutritivos. As variações abióticas em cada local habitado pelas populações afetam o tamanho corporal. Tais fatores abióticos influenciam o período de desenvolvimento dos organismos e interagem com a história de vida da espécie (Roff, 1986), podendo resultar em modificações/alterações corporais em populações que habitam diferentes gradientes latitudinais. Além dos fatores abióticos, a atividade dos genes que controlam o período de crescimento também pode provocar essas diferenças (Masaki, 1967; Mousseau, 1997).

O nosso estudo corrobora a hipótese de que o *M. amazonicum* não segue os pressupostos idealizados pela Regra de Bergmann, o inverso pode estar associado a taxas metabólicas e fisiológicas por adaptação local, como observado pontualmente nos estudos de dinâmica populacional realizados com a espécie (Meireles et al. 2013; Pantaleão et al. 2014; Perroca et al. 2021). As áreas de latitudes mais altas (latitudes entre 15°S e 25°S) são majoritariamente representadas por populações de água doce introduzidas a partir de atividades antrópicas, isto é, áreas não-nativas. O registro de indivíduos de *M. amazonicum* maiores em baixas latitudes está relacionado com a pluviosidade elevada, como o observado na Amazônia. A pluviosidade é um dos fatores abióticos que mais varia na área de ocorrência da espécie. Um estudo de 15 anos sobre os níveis de precipitação revelou que o Nordeste do Brasil registra os menores índices. Na Bacia do Paraná-Paraguai, os valores são moderados, enquanto na Bacia Amazônica, local de origem da espécie, as chuvas são abundantes. Esse padrão pode ser influenciado pela passagem de linhas de tempestade nessas regiões e pela atuação da Zona de Convergência do Atlântico (Nimer, 1989).

As regiões de latitudes mais baixas (latitudes entre 5°N° e 10°S) são representadas por populações nativas das áreas costeiras e interiores da bacia Amazônica e áreas não-nativas do Nordeste Oriental (Rodrigues et al. – Em preparação). Áreas costeiras e interiores divergem significativamente em relação aos seus fatores abióticos (Brito et al. 2014). Populações dessas áreas costeiras possuem tamanhos corporais maiores que indivíduos de áreas de água doce, essas características distintas também foram relatadas por Mashiko (1990, 2000) e Mashiko e Numachi (1993, 2000) para a espécie *M. nipponense* De Haan (1849).

Como o território brasileiro abrange uma grande área, é observado muitas variações climáticas em cada região, no Norte do país predomina um clima equatorial com altas temperaturas e chuvas abundantes ao longo do ano. No sertão Nordestino prevalece o clima tropical semiárido marcado por altas temperaturas e baixa pluviosidade. O clima subtropical que é presente na região Sul e em algumas partes do Sudeste é caracterizado por invernos frios (Nimer, 1989).

Cada população pode se adaptar diferentemente ao seu ambiente, e isto se refletir em variações corporais e, indiretamente em diferentes estratégias de história de vida, comportamentais e reprodutivas. O *M. amazonicum* é uma espécie que exhibe plasticidade na alocação de energia para

a reprodução e isso reflete em variações comportamentais e funciona como uma resposta as variações climáticas de cada ambiente habitado (Kerk et al. 2016). Essas táticas de história de vida fazem parte do processo de colonização de novas áreas (Vergamini et al. 2011). Estudos pontuais e comparativos aparentam descrever estratégias regionais que pode estar associada a fatores ambientais locais (Perroca et al. 2022; Meireles et al. 2013).

A taxa intrínseca de crescimento, longevidade, capacidade osmorregulatória e número de ovos diferem entre populações dulcícolas e estuarinas. Populações totalmente adaptadas a ambientes de água doce apresentam diferenças em aspectos reprodutivos e tamanho máximo do corpo. Populações introduzidas em ambientes dulcícolas mostraram que o tamanho corporal máximo é menor quando comparado com populações de estuários (Pantaleão et al., 2012; Hayd e Anger, 2013; Silva et al., 2019).

Estudos pontuais sobre populações de *M. amazonicum*, quando comparadas, revelam diferenças no desenvolvimento inicial, que resultam em variações no crescimento assintótico na fase adulta (Perroca et al. 2021). Nos estudos de Freire et al., (2012) com populações do Pará e Perroca et al., (2021) com população de São Paulo, a taxa intrínseca de crescimento em regiões de latitudes mais altas (São Paulo, latitude entre 20°S e 25°S) é de 4,42 para machos e 3,94 para fêmeas, enquanto em populações de latitudes baixas (Pará, latitude entre 2°N e 2°S) é de 0,3 para machos e 0,33 para fêmeas. Ainda de acordo com os autores mencionados anteriormente, em São Paulo, a população de *M. amazonicum* atinge comprimento médio de carapaça de 19,98 mm para machos e 16,94 mm para fêmeas, enquanto no Pará o comprimento são de 50,40 mm e 45,26 mm, respectivamente. A alta taxa de crescimento em populações de altas latitudes resulta em um período de desenvolvimento mais curto, levando ao alcance de um tamanho corporal máximo menor (Mousseau, 1997).

Outra tática de história de vida que varia entre as populações da espécie é o peso seco dos ovos, uma característica que, segundo Meireles et al. (2013), permite avaliar a energia investida no seu desenvolvimento. Em comparação aos ambientes costeiros, nas áreas dulcícolas o peso seco dos ovos é maior, indicando um maior investimento energético. As fêmeas dessas populações investem uma quantidade significativa de energia para produzir ovos maiores, com um diâmetro crescente e uma quantidade substancial de vitelo. Como resultado, as larvas eclodem em um tamanho médio maior, após um curto período de desenvolvimento, e apresentam uma alta taxa de crescimento larval. Isso reduz o investimento energético em outros aspectos, como o crescimento corporal na fase adulta (Meireles et al. 2013; Costa et al. 2016).

As fêmeas das populações anfídromas não precisam investir tanta energia na produção de ovos, pois o ambiente estuarino é rico em produtividade primária, fornecendo nutrientes para o

desenvolvimento das larvas (Pantaleão et al., 2018). Em comparação, isso resulta na produção de ovos de diâmetro cada vez menor e em grande quantidade. Para sustentar essa estratégia quantitativa de produção de ovos, as fêmeas atingem tamanhos corporais médios maiores e alocam mais energia no crescimento da câmara pleonal, o que aumenta o sucesso reprodutivo e favorece a alocação de embriões (Mantelatto e Barbosa, 2005). Assim, o sucesso e o índice de fecundidade estão correlacionados com o tamanho corporal médio das fêmeas, pois tamanhos corporais menores limitam a quantidade de ovos que pode ser produzida (Bauer, 2023; Pantaleão et al., 2018).

As fêmeas apresentam diferenças no número de ovos de acordo, também, com o local habitado. Em estudos pontuais, analisando-os de forma comparativa, diferenças de investimento reprodutivo são observadas. A média do número de ovos em uma população de água doce que necessita da água salobra para completar o ciclo reprodutivo no estado do Pará (1°S) é de 2.237 ovos, enquanto em uma população de Minas Gerais (20°S) é de apenas 271 ovos, em adição, com o menor tamanho corporal médio das fêmeas das populações continentais restringindo a área abdominal para comportar os ovos (Meireles et al., 2013). Adicionalmente, comparações entre populações totalmente de ambientes lênticos e lóticos em Minas Gerais mostraram médias de 141,63 e 219,87 ovos em ambientes lênticos e 814,43 e 846,39 em lóticos, estes com maior taxa de fecundidade (Paschoal et al., 2018), da mesma forma no estado de São Paulo (22°) mostram uma média de 921 ovos. Mesmo assim, esses valores são inferiores aos encontrados em áreas costeiras.

O tamanho corporal e a quantidade dos ovos estão associados ao tamanho da fêmea e à proximidade das áreas costeiras. Populações próximas às áreas costeiras realizam migrações diádromas, durante as quais pode ocorrer perda ou predação de algumas larvas. Para compensar essa perda, as fêmeas produzem uma grande quantidade de ovos menores, garantindo que um número significativo de larvas complete seu desenvolvimento. Assim, quanto maior o tamanho da fêmea, maior a quantidade de ovos que ela pode produzir (Bauer, 2023). No presente estudo, populações de bacias costeiras e continentais foram avaliadas em todas as faixas latitudinais e, não houve covariação do tamanho corporal entre estratégias de vida (anfídromas e hololimnéticas) associados a variação latitudinal. Portanto, em macroescala, as variações existentes nas populações anfídromas e hololimnéticas não são distintas, isto é, não seguem trajetórias distintas por efeito latitudinal. E são compreendidas como ambas seguindo uma mesma trajetória inversa a Regra de Bergmann. Contudo, independente da estratégia, foram magnificadas pela latitude.

Estudos moleculares confirmam que a espécie é endêmica da região amazônica e foi introduzida em bacias do Nordeste e Sudeste brasileiros por atividades antrópicas. A adaptação a novos ambientes pode ser um processo lento (Vergamini et al. 2011), influenciando tanto as diferenças morfológicas entre populações, como também estruturas populacionais em diferentes

períodos. Por exemplo, Pantaleão et al. (2012; 2014) estudaram populações continentais. No primeiro estudo, há a ausência dos morfótipos CC, GC1 e GC2, e posteriormente na pesquisa seguinte, há a presença de todos os grupos de morfótipos dos machos.

As classes maiores desses morfótipos, têm uma tendência a seguir a regra de Bergmann, mostrado pela inclinação da reta, possivelmente esses machos são afetados de maneira diferente pelos fatores abióticos, enquanto os machos TC seguem a mesma trajetória que as fêmeas em relação aos gradientes latitudinais, esse machos maiores podem ter uma estratégia metabólica distinta.

O resultado positivo da relação do CC dos morfótipos CC, GC1 e GC2 com a latitude pode ser influenciado pelo pequeno número de populações com esses morfótipos disponíveis, pois a maioria das populações da literatura não tinha divisão dos grupos de morfótipos (tabela 2).

Sendo a latitude influente para a espécie, buscamos investigar potenciais fatores abióticos correlatos a variação latitudinal. Segundo Bauer (2023), o desenvolvimento dos camarões palaeomonídeos é influenciado pela temperatura da água, influente no período de desenvolvimento larval, durando maior período em ambientes frios e menor período em ambientes quentes, proporcionando taxas diferenciais de crescimento larval. A temperatura, embora listada como fundamental para camarões palaemonídeos e relacionada à regra tamanho-temperatura (Ray, 1960; Atkinson, 1994), é frequentemente associada a Regra de Bergmann e não ao seu inverso. No que diz respeito a temperatura, sazonalidade é frequentemente associada com o padrão inverso da Regra de Bergmann para ectotérmicos (Mousseau, 1997). Sazonalidade também não foi uma variável influente na variação de tamanho corporal médio de *M. amazonicum*.

Apenas um fator abiótico mostrou influência sobre o tamanho corporal médio em *M. amazonicum*, pluviosidade. A pluviosidade influencia o tamanho corporal de várias maneiras, especialmente pelo impacto no ambiente aquático e na disponibilidade de recursos (Sampaio et al 2007). A chuva pode melhorar a qualidade da água, aumentar a oxigenação, estimular o crescimento de fitoplâncton e transportar nutrientes das áreas terrestres para os corpos d'água, enriquecendo o ambiente (Lima et al. 2013; Pantaleão et al. 2018). Pode também criar novos habitats e refúgios, reduzir a competição e a predação com o aumento de nutrientes e a expansão da área e facilitar o crescimento dos indivíduos (Pantaleão et al. 2018). Além de influenciar parâmetros como temperatura e salinidade da água, que são críticos para o desenvolvimento e crescimento das populações (Sampaio et al., 2007).

O ciclo reprodutivo em *M. amazonicum* é positivamente associada com o nível de pluviosidade, que aumenta a oxigenação da água e os níveis de clorofila, resultando em picos reprodutivos e um maior número de fêmeas ovígeras durante as épocas chuvosas (Bragagnoli e

Grotta, 1995; Lima et al. 2013; Sampaio et al. 2007). Em áreas de latitudes mais altas, como na Bacia Amazônica, a precipitação intensa expande o habitat das populações, aumentando a disponibilidade de alimentos e proporcionando mais energia para o desenvolvimento (Maciel e Valenti, 2009; Costa, 2016). O *M. amazonicum* se reproduz de maneira contínua, mas apresenta picos reprodutivos durante as épocas chuvosas (Maciel e Valenti, 2009). Os ciclos reprodutivos da espécie estão ligados aos ciclos de chuva, proporcionando condições ótimas para o crescimento dos juvenis e aumentando o número de fêmeas ovíferas.

Outras espécies do gênero também apresentam relação do ciclo reprodutivo com a época chuvosa, como as fêmeas do *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1778) que possuem um tamanho corporal maior durante essas épocas (Lima et al. 2013) e *M. rosenbergii* (De Man, 1879), que têm associação entre o número de fêmeas ovíferas e o regime de chuvas (Almeida et al. 2023).

A chuva pode ampliar o ambiente, transportar nutrientes das áreas terrestres para os corpos d'água, enriquecer o ambiente e promover o crescimento das macrófitas e algas, que são utilizadas para a alimentação do *M. amazonicum* (Maciel & Valenti, 2009). Assim entendemos que a criação ou expansão de áreas de água doce, oferece novos habitats e refúgios para os camarões, o que pode reduzir a competição e predadores e facilitar o crescimento.

#### **Regra de Rensch: Complexo Tamanho vs. Sexo**

O *M. amazonicum* apresentou um resultado não esperado em relação ao dimorfismo sexual do tamanho da carapaça, o inverso da Regra de Rensch, com a diferença de tamanho entre machos e fêmeas diminuindo conforme aumenta o tamanho médio da carapaça das fêmeas. A análise da diferença de tamanho dos quelípodos mostrou resultados distintos, os machos de classes de morfótipos maiores seguem a regra de Rensch, ou seja, a diferença de tamanho entre machos e fêmeas aumenta conforme aumenta o tamanho médio das fêmeas, entretanto, nos morfótipos menores, essa diferença de tamanho diminui com o aumento do tamanho das fêmeas, seguindo o inverso da regra de Rensch.

As estruturas analisadas mostraram resultados distintos, o que reflete ao investimento de energia realocada para cada parte corporal que é mais necessária e importante para fêmeas, machos e classes de morfótipos. A carapaça é a estrutura onde estão localizados os órgãos reprodutivos, então é um local que vai ter um maior investimento energético por parte das fêmeas, que vai proporcionar maior fecundidade (Moraes-Riudades e Valenti, 2002). Nas populações utilizadas nas análises, a grande maioria é formada por fêmeas com comprimento da carapaça maior que os machos, porque os machos dos morfótipos maiores são os dominantes, então estão sempre em menor quantidade do que o morfótipo translúcido.

Nos crustáceos o crescimento corporal é semelhante entre os sexos até atingir a maturidade,

após isso, nas fêmeas há uma menor taxa de crescimento, o que as torna menores em relação ao comprimento total corporal na maioria das espécies (Hartnool, 1982; Bentes, 2016). A carapaça maior nas fêmeas pode estar relacionada a seleção de fecundidade do *M. amazonicum*, relacionando o tamanho da carapaça com o número de ovos que elas conseguem produzir e também ao volume desses ovos (Freire et al., 2017).

E em relação aos machos da espécie *M. amazonicum*, são observadas duas estratégias evolutivas distintas, os machos do morfótipo TC possuem tamanhos dos quelípodos e carapaça semelhantes as fêmeas da espécie, o que lhes proporcionou maior fuga dos predadores e agilidade pra cópula. Os machos dos morfótipos (CC, GC1 e GC2) apresentam tamanhos maiores do que as fêmeas, aumentando o dimorfismo sexual do tamanho dos quelípodos conforme aumenta o tamanho médio delas, isso proporcionou maior sucesso reprodutivo. A hierarquia social da espécie é formada por machos dominantes que quando estão presentes dificultam a reprodução dos menores, o que acontece também com *M. rosenberguii*. Segundo Paschoal e Zara (2022) possivelmente esse padrão de comportamento reprodutivo seja comum aos carídeos hierárquicos, e o desenvolvimento de armas sexuais mais robustas ocorre às custas de uma menor taxa de investimento energético para as gônadas. Como os machos TC não desenvolvem armas grandes, a energia é utilizada para fugir dos predadores e a estratégia de acasalamento vai ser distinta das outras classes (Pantaleão et al. 2012, 2014).

Nossos resultados refletem nas duas estratégias realizadas pelos machos, evidencia a “busca pura” no morfótipo TC e a “guarda de parceira” no GC1 e GC2. O sistema de acasalamento de cada estratégia reprodutiva de uma espécie depende de vários fatores, que podem incluir aspectos demográficos e ecológicos, como a densidade populacional, a presença de predadores, a disponibilidade de abrigos e a quantidade de alimentos predominantes no ambiente (Bauer, 2023). No *Macrobrachium amazonicum*, a estratégia reprodutiva e de acasalamento depende das condições de cada local de ocorrência e da estrutura populacional. A espécie pode alcançar maiores tamanhos dependendo também da qualidade e quantidade dos recursos alimentares que possibilita o crescimento e também passagem de uma classe de morfótipo pra outra (Pantaleão et al. 2014).

Em populações nas quais não são encontrados os morfótipos masculinos CC, GC1 e GC2, as fêmeas normalmente são maiores que os machos (Hayd e Anger 2013), bem como em espécies que não têm castas hierárquicas (Taddei et al. 2017) como o *Macrobrachium jelskii* (Nascimento et al. 2020). Quando todas as classes de morfótipos estão presentes na população, estes atingem os maiores tamanhos máximos, mas as fêmeas geralmente têm as maiores médias de tamanho da carapaça (Freire et al. 2012; Bentes et al. 2014; Taddei et al. 2017) isso ocorre possivelmente porque nas estruturas populacionais, as classes de morfótipos translúcidos são sempre representados

por um maior número de indivíduos do que as outras classes.

Os machos TC dessas populações são mais ativos e têm um comportamento de “busca pura”, com poucas interações antes da copulação (Moraes-Riodades e Valenti, 2004, Pantaleão et al. 2012). Assim, esses machos não necessitam de um tamanho grande nem de quelípodos avantajados, pois não realizam encontros agonísticos por cópula ou defesa de predadores, devido ao seu pequeno porte e coloração transparente, passam despercebidos dos predadores (Pantaleão et al. 2012; Bauer, 2010; 2023). Os morfótipos translúcido e canela possuem um tamanho corporal médio semelhante as fêmeas, um trade-off de tamanho com diversos benefícios sociais, como maior agilidade para fugir dos predadores e maior uso energético na busca de fêmeas para se reproduzirem de maneira aleatória (Bauer 2010 e 2023). Na espécie as fêmeas têm uma maturação sexual rápida, por exemplo, na população de Paratins (AM) a menor fêmea ovígera estava na classe de 6-7mm de carapaça, então a população fica composta por um grande número de indivíduos aptos para reproduzir, isso contribui para comportamento de busca pura dos machos translúcidos (Bauer, 2004; Taddei et al. 2017). Ao longo da evolução, o comportamento social de “busca pura” expressa um processo de seleção sexual pra esses machos (Nascimento et al. 2020)

Os machos dos morfótipos de quelípodos robustos (GC1 e GC2) investem muita energia para o desenvolvimento dessas estruturas e um porte corporal maior (Moraes-Riodades e Valenti, 2002). Demonstrando para as fêmeas a qualidade dos genes, características essas que atuam no sucesso do acasalamento, pois são utilizadas para coletar os alimentos, ocupar e defender os territórios, proteger as fêmeas de outros predadores, como também de outros machos antes da cópula, fazendo parte da estratégia de “guarda de parceira” (Moraes-Riodades e Valenti, 2002; Bauer, 2010; 2023), por isso, analisando esta estrutura, quelípodos, foi visto um viés masculino, seguindo a Regra de Rensch, já que está muito relacionada as atividades de agressividade e territorialismo dos machos maiores da espécie.

A atividade realizada pelas fêmeas de selecionar os machos mais capacitados a reprodução por guarda leva à evolução de determinadas características epigâmicas nos machos, como tamanhos corporais maiores, e o desenvolvimento de estruturas utilizadas em lutas (armas) e proteção como o segundo par de quelípodos nos machos do *M. amazonicum* (Bauer 2006).

A proximidade de águas costeiras, devido ao índice de salinidade, influencia o tamanho dos ovos e faz com que as fêmeas adotem diferentes estratégias reprodutivas (Bauer, 2023). Nas populações que habitam regiões costeiras, as fêmeas realizam migração diádroma como parte de sua estratégia reprodutiva, que envolve o desenvolvimento larval estendido (ELD). Nesse processo, as larvas passam por vários estágios planctônicos após a eclosão. Uma das vantagens dessa estratégia é a ampla dispersão das larvas durante a migração. Para aumentar as chances de sobrevivência, as

fêmeas produzem uma grande quantidade de ovos, pois muitas larvas podem se perder ou serem predadas durante a migração (Anger, 2013).

Para acomodar a grande quantidade de ovos, as fêmeas desenvolvem carapaças maiores para a formação deles (Sampaio et al., 2007; Bauer, 2023). Além disso, a alocação de energia no desenvolvimento dos ovos pode ter levado a uma maior área funcional da carapaça ao longo do tempo evolutivo, favorecendo o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos, como observado no estudo de crescimento relativo de Moraes-Riodades e Valenti (2002). Nesse estudo, as relações entre o comprimento da carapaça e o comprimento pós-orbital resultaram em uma alometria negativa, indicando que a carapaça cresce em proporção maior, pois abriga os órgãos vitais. A relação entre a carapaça e o quelípodo mostrou crescimento isométrico durante a fase juvenil. Após a maturidade, observou-se uma alometria ligeiramente positiva nas fêmeas e altamente positiva nos machos.

A taxa de fecundidade das fêmeas da espécie, número de ovos por ciclo reprodutivo, está diretamente relacionada ao tamanho do corpo que ela apresenta, então, fêmeas maiores têm a capacidade de armazenar um número maior de ovos na câmara pleonal (Moraes-Riodades e Valenti, 2004).

Ao longo da nossa avaliação, uma população de *M. amazonicum* teve destaque inesperado. Uma população com fêmeas com quelípodos avantajados com média de 39,92mm, semelhantes aos dos machos dos morfótipos maiores (CC, CG1, CG2) e fêmeas com quelípodos e morfologia usual para *M. amazonicum* (Figura 7). Estas fêmeas distintas apresentaram performance nas análises da Regra de Rensch díspares as demais populações. Um segundo olhar para estes espécimes revelou a presença de espinhos no carpo, e a coloração distinta nos quelíposos, que são algumas das principais características que definem as classes de morfótipos dos machos. As análises da relação do comprimento da carapaça e quelípodo também resultaram em alometria positiva para ambos os sexos, indicando que essas crescem na mesma proporção.

Morfótipos em fêmeas foram descritos para a espécie *M. rosenberguii* (Lima, 2015). Entre as principais estruturas que separaram os morfótipos nas fêmeas estão o comprimento total do corpo, comprimento da carapaça e comprimento do própodo. Segundo os autores isso indica que provavelmente também exista uma hierarquia social entre as fêmeas, quando um indivíduo maior tem mais vantagem reprodutiva em relação ao outro menor.

Nos machos o quelípodo tem uma utilidade principalmente para lutar contra predadores e outros machos, para cortejar as fêmeas e protegê-las. Assim entendemos que as fêmeas do local podem estar desenvolvendo estratégias semelhantes aos machos, porém não hipotetizamos uma hierarquia social para as fêmeas do *M. amazonicum*, possivelmente essa estrutura não seja utilizada

da mesma maneira que os machos, pois além da utilização dos quelípodos para cortejo das fêmeas e proteção durante o ciclo reprodutivo, essas armas podem ser úteis para servir de defesa contra pequenos predadores. Nesse contexto, o açude Canoas, local de coleta dessas fêmeas, contém muitas espécies de peixes que são os principais predadores de crustáceos como o *M. amazonicum*, com isso, as fêmeas podem estar desenvolvendo armas para defesa contra esses predadores e proteção da prole, caracterizando em uma plasticidade fenotípica em resposta à pressão de predação. E além disso, segundo Pantaleão et al. (2014) a atividade de pesca e a entrada de nutrientes por parte dos pescadores enriquece a teia trófica, ampliando a disponibilidade de alimentos e isso pode favorecer o desenvolvimento dessas estruturas, então a estrutura populacional depende do local.

Resultados semelhantes de ocorrência de fêmeas com quelípodos hiperatrofiados foram observados por Paschoal e Zara (2017) no rio grande em Minas Gerais (20°S), quando identificaram o primeiro intersexo da espécie. Nesse estudo, foram observadas algumas fêmeas com quelípodos chegando a 57,5mm, demonstrando que em algumas populações as fêmeas podem estar desenvolvendo essas estruturas de agressividade e territorialismo descritas para os machos, levando a uma alometria positiva no quelípodo feminino na espécie.

Outra possibilidade para a espécie é a reversão sexual, um processo em que o organismo muda de um sexo para o outro. No entanto, apenas um possível caso de reversão foi relatado para *M. rosenberguii* (Rao, 1967), mas foi criticado pela falta de detalhes sobre questões histológicas e anatômicas. A maioria dos estudos que descrevem esse processo nessa espécie menciona a reversão induzida pela remoção da glândula androgênica (Tan et al., 2020). Análises comportamentais e histológicas dessas fêmeas são necessárias para descrever os processos relacionados ao crescimento dos quelípodos. A intersexualidade pode ser descartada, já que algumas das fêmeas encontradas estavam ovígeras. Paschoal e Zara (2017) relataram que essas anomalias causam a não funcionalidade reprodutiva nesses espécimes.

#### **Regra de Bergmann vs. Rensch: Complexo Tamanho-Sexo vs. Latitude**

O dimorfismo sexual do comprimento da carapaça entre machos e fêmeas aumentou com o aumento da latitude, com isso, o inverso da Regra de Rensch se magnifica com a latitude. As fêmeas são mais influenciadas pela latitude devido ao impacto da pluviosidade em seus ciclos reprodutivos. Considerando que os machos TC seguem um padrão semelhante ao delas, e a diferença no tamanho da carapaça entre esses dois grupos é menor, a latitude desempenha um papel significativo na modulação dessa diferença.

### **5. CONCLUSÃO**

Neste estudo, analisamos a variação morfológica de *M. amazonicum* em diferentes

condições ambientais que são designadas pelos diferentes gradientes latitudinais, focando nas regras ecomorfológicas de Bergmann e Rensch. Contrariando o padrão esperado pela regra de Bergmann, que postula que indivíduos de uma espécie tendem a ser maiores em climas mais frios, observamos que a espécie analisada apresentou uma tendência inversa, com indivíduos menores encontrados em ambientes mais frios. Este achado sugere que outros fatores abióticos e pressões seletivas específicas, podem estar influenciando o tamanho corporal nesta espécie. Os resultados significativos demonstraram que a pluviosidade influencia diretamente o tamanho corporal da espécie, uma vez que essa variável ambiental apresenta variações consideráveis conforme as diferentes áreas de habitat da espécie.

Da mesma forma, ao investigar a regra de Rensch, que sugere uma maior dimorfia sexual em espécies onde os machos são maiores, também encontramos um padrão oposto. Nossos dados utilizando o comprimento da carapaça indicam que, em *M. amazonicum* os machos e fêmeas exibem menor dimorfismo sexual em condições que, de acordo com a regra de Rensch, deveriam favorecer uma maior diferença entre os sexos. Por outro lado, nossos dados de comprimento dos quelípodos confirmaram a aplicação da regra de Rensch na espécie estudada. Verificamos que o dimorfismo sexual aumentou em populações onde os machos apresentavam quelípodos maiores, demonstrando que a seleção sexual e outras pressões relacionadas ao acasalamento estão influenciando a evolução das diferenças de tamanho entre os sexos na espécie.

Esses resultados são de grande relevância para compreender as adaptações evolutivas das populações, indicando que as variações ambientais afetam significativamente as diferenças de tamanho apresentada pela espécie. Futuros estudos podem investigar os mecanismos subjacentes a essas inversões e explorar como diferentes fatores ambientais influenciam as características morfológicas em outras espécies relacionadas.

## 6. AGRADECIMENTOS

## REFERÊNCIAS

- Atkinson D. (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms?. *Adv Ecol Res*, 25, 1-58.
- Alencar, C. E. R. D., Vale, V. F., Moraes, S. A. S. N., Araújo, P. V. N., & Freire, F. A. M. (2017). New record of the Six-holed Keyhole Urchin, *Leodia sexiesperforata* (Leske, 1778)(Clypeasteroidea, Mellitidae), from the Brazilian coast, with an updated distribution map. *Check List*, 13(5), 597-603.
- Alencar, C. E. R. D., Gomes, F. J. D. S., Alves, I. C. F., & Machado, R. J. P. (2022). New records, extended and updated geographic distribution of the South American native antlion *Dimares*

*elegans* (Perty, 1833)(Neuroptera, Myrmeleontidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 66(spe), e20220085.

Almeida Alves-Júnior, F., da Costa, M. S., Martins, D. E. G., da Silva, M. B., Abreu, V. S., Ramos, E. D. N. F., & Cintra, I. H. A. (2024). Caracterização da pesca e aspectos biológicos do *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) na Ilha de Mosqueiro, estado do Pará, Brasil. *Observatório de La Economía Latinoamericana*, 22(1), 670-689.

Almeida, G. S., Britto, E. N., da Rocha Sarmiento, B. C., Moroni, F. T., & Borges-Moroni, R. (2023). Avaliação descritiva das características morfológicas de camarões canela *Macrobrachium amazonicum* que não sobreviveram durante o período de aclimação. *Brazilian Journal of Development*, 9(2), 6784-6797.

Alvarenga, H. M., Höfling, E., & Silveira, L. F. (2002). *Notharchus swainsoni* (Gray, 1846)(Bucconidae) é uma espécie válida. *Ararajuba*, 10(1), 73-77.

Anger, K. (2013). Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology*, 33(2), 151-183.

Augusto, A.; Greene LJ.; Laure,HJ.; Mcnamara, JC; The ontogeny of isosmotic intracellular regulation in the diadromous, freshwater palaemonid shrimps, *Macrobrachium amazonicum* and *M. olfersi* (decapoda). *Journal Of Crustacean Biology*, 27(4): 626–634, 2007.

Ashton, K. G., & Feldman, C. R. (2003). Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57(5), 1151-1163.

Barrett T, Dowle M, Srinivasan A, Gorecki J, Chirico M, Hocking T (2024). `data.table`: Extension of `data.frame`. R package version 1.15.4, <<https://CRAN.R-project.org/package=data.table>>.

Bauer, R.T. (2004). Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press, Norman, OK.

Bauer, R.T. (2010). Chemical Communication in Decapod Shrimps: The Influence of Mating and Social Systems on the Relative Importance of Olfactory and Contact Pheromones. *Chemical Communication in Crustaceans*, 277–296.

Bauer, R.T. (2023). Shrimps: Their Diversity, Intriguing Adaptations and Varied Lifestyles (Vol. 42). Springer Nature.

Belk, M.C., & Houston D.D. (2002). Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *The American Naturalist*, 160(6), 803-808.

Belli, N. M., Faleiros, R. O., Firmino, K. C. S., Masui, D. C., Leone, F. D. A., McNamara, J. C., & Furriel, R. D. P. M. (2009). Na, K-ATPase activity and epithelial interfaces in gills of the freshwater shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152(3), 431-439.

Bentes, B.; Lemos, J. M. M.; Lutz, I. A. F.; Nascimento, M. S.; Isaac, V. J.; Population dynamics of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) in a Brazilian Amazon Estuary. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 11(1): 1-17, 2016.

Bentes, B.; Lemos, J. M. M.; Paes, E. T.; Fernandes, S. C. P.; Paula, J. D.; Isaac, V.; Experimental study on the efficiency of different types of traps and baits for harvesting *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, Maringá, v. 36, n. 4, p. 383-391, Oct.-Dec., 2014.

Bentes, B. S.; Martinelli, J. M.; Souza, L. S.; Calvacante, D. V.; Alemida, M. C.; Isaac, V. J.;

- Spatial distribution of the amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in two perennial creeks of na estuary on the northern coast of Brazil (Guajará Bay, Belém, Pará). *Braz. J. Biol.*, vol. 71, no. 4, p. 925-935, 2011.
- Bergmann, C. Ober die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grosse. **Gottinger Studien**, v. 3, p. 595-708, 1847.
- Bivand R, Pebesma E, Gomez-Rubio V (2013). *\_Applied spatial data analysis with R, Second edition\_*. Springer, NY. <<https://asdar-book.org/>>.
- Blanckenhorn, W. U., & Demont, M. (2004). Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum?. *Integrative and comparative biology*, 44(6), 413-424.
- Blanckenhorn, W. U., Stillwell, R. C., Young, K. A., Fox, C. W., & Ashton, K. G. (2006). When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude?. *Evolution*, 60(10), 2004-2011.
- Brito, A. L., Paix, J. A., & Yoshida, M. C. (2014). Extreme rainfall events over the Amazon basin produce significant quantities of rain relative to the rainfall climatology. *Atmospheric and Climate Sciences*, 2014.
- Bragagnoli, G., Grotta, M., 1995. Reprodução do camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* do açude Epitácio Pessoa, Boqueirão (PB), Brasil. Parte 1: ciclo sexual. *Rev. Nordestina de Biologia*, vol. 10, no. 2, p. 141-154.
- Bueno, A. A. P.; Bonatto, C. R.; Almeida, A. C.; Influence of environmental variables on seasonal abundance and relative growth of *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea: Decapoda: Caridea): variations of a continental population. *Iheringia, Série Zoologia*, 1-9p. 2019. DOI <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2019018>.
- Calixto-Cunha, M., Rodrigues, T. S., Ueira-Vieira, C., Alves, D. F. R., & de Almeida, A. C. (2021). Genetic and phenotypic variability in populations of the *Macrobrachium amazonicum* complex: new findings to the Upper Paraná Hydrographic Basin. *Zoologischer Anzeiger*, 293, 26-36.
- Costa e Silva, R., Cunha, M. C., Mossolin, E. C., & Jacobucci, G. B. (2019). Population structure of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Decapoda: Palaemonidae) in Miranda Hydroelectric Plant Reservoir, Araguari river, Minas Gerais, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 31, e14.
- Edmon N, (1989). *Climatologia do Brasil*, 2° ed., Rio de Janeiro, IBGE, departamento de Recursos Naturais e Estudos ambientais.
- Freire, J. L., Marques, C. B., & da Silva, B. B. (2012). Crescimento e avaliação do estoque de *Macrobrachium amazonicum* em um estuário do Nordeste do Pará, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 38(3), 215-229.
- Freire, J. L., Marques, C. B., & Silva, B. B. (2012). Estrutura populacional e biologia reprodutiva do camarão-da-amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Decapoda: Palaemonidae) em um estuário da região nordeste do Pará, Brasil. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology*, 16(2), 65-76.
- Freire, J. L.; Bentes, B.; Fontes, V. B.; Silva, E. M. (2017). Morphometric discrimination among three stocks of *Macrobrachium amazonicum* in the Brazilian Amazon. *Limnologica*, vol. 64, 1-10p.. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.01.007>
- Godoy, A. T., Marques, O. A., Teixeira, G. M., Freire, F, M, Costa, R. C., & Fransozo, A. (2022). Modulating factors influencing abundances and distribution of brachyuran communities (Crustacea, Decapoda, Brachyura) close to the islands in Ubatuba, Brazil. *Regional Studies in Marine*

*Science*, 56, 102615.

Hartig F (2022). *\_DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models\_*. R package version 0.4.6, <<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>>.

Hartnoll, R. G. (1978). The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, 281-293.

Hartnoll, R.G., (1982). Growth. In: *The Biology of Crustacea: Embriology, Morphology and Genetics*. 2: 440.

Hartnoll, R. L., Mitcheson, M. C., Battersby, A., Brown, G., Ellis, M., Fleming, P., & Hedley, N. (1980). Evaluation of heroin maintenance in controlled trial. *Archives of general psychiatry*, 37(8), 877-884.

Hayd, L., Anger, K. (2013). Reproductive and morphometric traits of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) from the Pantanal, Brazil, suggests initial speciation **Rev. Biol. Trop.** Aquidauana-MS, Brasil Vol. 61, 39-57 p. March.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

Hijmans R (2023). *\_raster: Geographic Data Analysis and Modeling\_*. R package version 3.6-26, <<https://CRAN.R-project.org/package=raster>>.

Hijmans RJ, Barbosa M, Ghosh A, Mandel A (2024). *\_geodata: Download Geographic, Data\_*. R package version 0.6-2, <<https://CRAN.R-project.org/package=geodata>>.

Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008). "Simultaneous Inference in General Parametric Models." *\_Biometrical Journal\_*, \*50\*(3), 346-363.

Johnson, D. S., Crowley, C., Longmire, K., Nelson, J., Williams, B., & Wittingham, S. (2019). The fiddler crab, *Minuca pugnax*, follows Bergmann's rule. *Ecology and Evolution*, 9(24), 14489-14497.

Kendall, M.G., & Stuart, A. (1973). *The Advanced Theory of Statistics*. London: Charles Green

Lardies, M. A., Medina, M. H., & Correa, J. A. (2008). Intraspecific biogeographic pattern breakage in the snapping shrimp *Betaeus emarginatus* caused by coastal copper mine tailings. *Marine Ecology Progress Series*, 358, 203-210.

Lenth R (2024). *\_emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means\_*. R package version 1.10.4, <<https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>>.

Lima-Filho, P. A., Bidau, C. J., Alencar, C. E. R. D., & Molina, W. F. (2017). Latitudinal influence on the sexual dimorphism of the marine fish *Bathygobius soporator* (Gobiidae: Teleostei). *Evolutionary Biology*, 44, 374-385.

Lima, W. M. G., da Silva Ramos, A., Mendes, N. C. B., Cintra, I. H. A., & da Silva, B. B. (2015). Morfótipos em fêmeas de *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) de áreas alagadas do litoral amazônico brasileiro. *Biota Amazônia (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota)*, 5(3), 38-43.

Lima, D. P., da Silva, L. M. A., & de Lira, A. C. S. (2013). Biologia populacional de *Macrobrachium jelskii* (MIERS, 1778)(Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) em uma planície inundável na Amazônia Oriental, Brasil.

- Maciel, C. R., & Valenti, W. C. (2009). Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*: a review. *Nauplius*, 17(2), 61-79.
- Masaki, S. (1967). Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution*, 725-741.
- Mashiko K. (1990). Diversified egg and clutch sizes among local population of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *Journal of Crustacean Biology*. 10(2):306–314.
- Mashiko K. (2000). Variations in body size of individuals at sexual maturity among local populations of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan), with special reference to freshwater colonization. *Crustacean Research*. 29: 20–26.
- Mashiko K, Numachi K. (1993). Genetic evidence for the presence of distinct fresh-water prawn (*Macrobrachium nipponense*) population in a single river system. *Zoological Science*. 10(1):161–167.
- Mashiko K, Numachi K. (2000). Derivation of populations with different-sized eggs in the palaemonid prawn *Macrobrachium nipponense*. *Journal of Crustacean Biology*. 20(1): 118–127.
- Maciel CR & Valenti WC (2009) Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*: a review. *Nauplius*, 17(2), 61-79.
- Mantelatto, F. L. M.; Barbosa, L. R. (2005). Population structure and relative growth of freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Decapoda, Palaemonidae) from São Paulo State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, v. 17, n. 3, p. 245-255.
- Meiros, A. L., Valenti, W. C., & Mantelatto, F. L. (2013). Variabilidade reprodutiva do camarão *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae): influência do ciclo de vida na produção de ovos. *Revista Latino-Americana de Pesquisa Aquática*, 41(4), 718-731.
- Melo GAS (2003). Manual de Identificação dos Crustacea Decapoda de Água Doce do Brasil. Edições Loyola, 362 p.
- Moraes-Riodades, P., & Valenti, W. C. (2002). Relative growth of Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller)(Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in earthen ponds. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19, 1169-1176.
- Moraes-Riodades, P. M., & Valenti, W. C. (2004). Morphotypes in male Amazon River prawns, *Macrobrachium amazonicum*. *Aquaculture*, 236(1-4), 297-307.
- Mousseau, T. A. (1997). Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 630-632.
- Nascimento, W. M., De Lucena, I. C., Macedo, R. S., & Pinheiro, A. P. (2020). Sexual size dimorphism of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877)(Decapoda: Palaemonidae) and its relationship to Rensch's rule. *Invertebrate Reproduction & Development*, 64(2), 106-114.
- Nimer, E. (1989). Climatologia do Brasil. *IBGE*.
- Nóbrega, P. S. V. D., Bentes, B., & Martinelli-Lemos, J. M. (2013). Composition of shrimp populations (Crustacea: Decapoda) in non-vegetated areas of two river islands in a Brazilian Amazon estuary. *Zoologia (Curitiba)*, 30, 652-660.
- Nóbrega, P. S. V. D., Bentes, B., & Martinelli-Lemos, J. M. (2014). Population structure and relative growth of the Amazon shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Decapoda: Palaemonidae) on two islands in the fluvial-estuarine plain of the Brazilian Amazon. *Nauplius*, 22, 13-20.
- Nogueira, C. S., Perroca, J. F., Batista, A. C., & Costa, R. C. (2020). Reproductive traits of the

freshwater prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) in an isolated water reservoir. *Revista mexicana de biodiversidad*, 91.

Orensanz, J. M., Ernst, B., & Armstrong, D. A. (2007). Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 576-591.

Pantaleão, J. A. F., Hirose, G. L., & Costa, R. C. (2014). Occurrence of male morphotypes of *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. *Brazilian Journal of Biology*, 74, S223-S232.

Pantaleão, J. A. F., Carvalho-Batista, A., Teodoro, S. S., & Costa, R. C. (2018). The influence of environmental variables in the reproductive performance of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae) females in a continental population. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90, 1445-1458.

Pantaleão, J. A. F., Hirose, G. L., & Costa, R. C. D. (2012). Relative growth, morphological sexual maturity, and size of *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. *Invertebrate Reproduction & Development*, 56(3), 180-190.

Paschoal, L. R., & Zara, F. J. (2017). First record of intersexuality in the Amazon River shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae). *The Journal of Crustacean Biology*, 37(4), 507-511.

Paschoal, L. R., De Oliveira, L. J., Andrioli, G. C., & Zara, F. J. (2019). Reproductive biology of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) populations with distinct phenotypes in Neotropical reservoirs during the 'El Niño' event. *Marine and Freshwater Research*, 70(10), 1465-1479.

Paschoal, L. R. P., & Zara, F. J. (2022). Is there a trade-off between sperm production and sexual weaponry in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)? *Zoology*, 153, 126029.

Pebesma E, Bivand R (2005). "Classes and methods for spatial data in R." *\_R News\_*, \*5\*(2), 9-13. <<https://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>>.

Perroca, J. F., Nogueira, C. S., Carvalho-Batista, A., & Costa, R. C. (2022). Population dynamics of a hololimnetic population of the freshwater prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) in southeastern Brazil. *Aquatic Ecology*, 56(1), 21-34.

Rao, R.M. (1967) Studies on the biology of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) of the Hooghly estuary with notes on its fishery. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India*, 33: 252–279.

Ray, C. (1960). The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of morphology*, 106(1), 85-108.

R Development Core Team. (2012). *R: a Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.

Rensch, B. (1950). Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge*, 1, 58-69.

Roff, D. A. (1986). Predicting body size with life history models. *Bioscience*, 36(5), 316-323.

Roquim, F.V., Ramires, T.G., Nakamura, L.R., Righetto, A.J., Lima, R.R., Gomes, R.A., 2021.

- Building flexible regression models: including the Birnbaum-Saunders distribution in the `gamlss` package. *Semina: Ciênc. Ex. Tech. Londrina* 42 (2), 163–168. <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0375.2021v42n2p163>.
- Sampaio, C. M. S., Silva, R. R., Santos, J. A., & Sales, S. P. (2007). Reproductive cycle of *Macrobrachium amazonicum* females (Crustacea, Palaemonidae). *Brazilian Journal of Biology*, 67, 551-559.
- Shelomi, M. (2012). Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist*, 180(4), 511-519.
- Shapiro, S.S., & Wilk M.B. (1965). An analysis of variance test for Normality (complete samples). *Biometrika*, 52, 591-611.
- Smith, R.J. (1999). Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 36, 423-459.
- Silva, B. B., Silva, J. C. S., Martinelli-Lemos, J. M., & Nahum, V. J. I. (2016). Abundance and morphometric relationships of Amazon shrimp-*Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862)(Decapoda, Palaemonidae)-in an Amazon estuary-North coast of Brazil.
- Santos, J. A., Sampaio, C. M., & Soares Filho, A. A. (2006). Male population structure of the Amazon river prawn (*Macrobrachium amazonicum*) in a natural environment. *Nauplius*, 14(2), 55-63.
- Silva, T. D., & Taddei, F. G. (2014). Oocytes' predation of *Piaractus mesopotamicus* ("Pacuaranha") by *Macrobrachium amazonicum*, under laboratory conditions.
- Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. (1985). *Biometry*. New York: W.H. Freeman and Company.
- Taddei, F. G., Reis, S. D. S., David, F. S., Silva, T. E. D., Fransozo, V., & Fransozo, A. (2017). Population structure, mortality, and recruitment of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Caridea: Palaemonidae) in the eastern Amazon region, Brazil. *The Journal of Crustacean Biology*, 37(2), 131-141.
- Tan K, Jiang H, Jiang D & Wang W (2020) Sex reversal and the androgenic gland (AG) in *Macrobrachium rosenbergii*: A review. *Aquaculture and Fisheries*, 5(6), 283-288.
- Vale, V. F., Freire, F. A. D. M., & Alencar, C. E. R. D. (2024). Bergmann-Rensch Continuum Under Shell: Gender-Specific Trend in Response to Latitudinal Gradient. *Evolutionary Biology*, 51(1), 217-234.
- Vásquez-R, J. M., & Bocanegra-M, J. S. (2019). Aspectos ecológicos de decápodos del río Guayuriba (Meta, Colombia). *Caldasia*, 41(2), 392-403. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.69544>.
- Vera-Silva, A. L., Carvalho, F. L., & Mantelatto, F. L. (2017). Redescription of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877)(Caridea, Palaemonidae). *Zootaxa*, 4269(1), 44-60.
- Vergamini, F.G., Pileggi, L.G., Mantelatto, F.L., (2011). Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Contr. Zool.* 80, 67-83.
- 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.
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S., & Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259-291.
- Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S., & Taskinen, S. (2012). `smatr 3`—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 257-259.
- Wickham H. `ggplot2`: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016

Wilke C (2024). `_cowplot`: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for 'ggplot2'. R package version 1.1.3, <<https://CRAN.R-project.org/package=cowplot>>.

Wu, H., Jiang, T., Huang, X., Lin, H., Wang, H., Wang, L., ... & Feng, J. (2014). A test of Rensch's rule in greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) with female-biased sexual size dimorphism. *PloS one*, 9(1), e86085.

van de Kerk, M., Jones Little, C., Saucedo, O., & Lorenzen, K. (2016). The effect of latitudinal variation on shrimp reproductive strategies. *PLoS One*, 11(5), e0155266.

Zar ,J.H. (2010). *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice-Hall

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Espécies com ampla distribuição geográfica, como o *M. amazonicum* são grandes exemplos para o desenvolvimento de estudos de biogeografia e macroecologia. Neste trabalho, ampliamos o conhecimento sobre a distribuição geográfica da espécie a partir dos registros de novas ocorrências, elucidando dados sobre áreas nativas e não-nativas da espécie, aspectos evolutivos e paleoambientais que possibilitaram a ampla distribuição contemplada pela espécie. E também comprovamos a hipótese de que o comprimento médio da carapaça da espécie diminui conforme aumenta o gradiente latitudinal, seguindo o inverso da Regra de Bergmann, e o principal fator abiótico, pluviosidade, correlato a latitude, influencia as variações de tamanho nos diferentes gradientes latitudinais.

A seleção sexual de fecundidade atua favorecendo o maior tamanho da carapaça nas fêmeas, enquanto favorece quelípodos cada vez mais hipertrofiados nos machos, ambas estratégias de maior sucesso reprodutivo. Machos menores, do grupo translúcido, contudo estão em uma estratégia distinta, com tamanho semelhante as fêmeas. Logo, duas forças de seleção sexual podem estar atuando na espécie, para a carapaça, sendo uma estrutura com viés feminino, uma vez que os órgãos reprodutivos estão localizados nessa área, e os quelípodos tendo um viés masculino para os machos de quela maior que realizam comportamentos agonísticos, e guarda de parceira, que atua nessas atividades que vão proporcionar maior sucesso reprodutivo. Quando considerados machos menores em comparação com as fêmeas, os quelípodos apresentam um viés feminino, característica que não aparenta ser relevante, em um trade-off de fuga dos predadores e machos dominantes.

Diante da observação de padrões, as variações conspícuas são as que podem guardar processos novos e intrigantes. Resultados inesperados foram observados para espécie, um possível morfótipo inédito em fêmeas de apenas uma das populações analisadas dentre toda a distribuição geográfica conhecida em relação ao tamanho corporal. Isto pode gerar mais descobertas sobre a grande plasticidade fenotípica, gerando mais gatilhos para novos estudos comportamentais para esclarecer quais as atividades interativas dessas fêmeas com os machos.

É crucial realizar estudos mais aprofundados sobre o camarão *Macrobrachium amazonicum*, com ênfase nos morfótipos maiores, devido ao baixo número de populações nas quais são descritos a ocorrência destes. E assim conhecer mais sobre sua importância ecológica e comportamental. Esses camarões desempenham papéis fundamentais nos ecossistemas aquáticos, influenciando a dinâmica populacional de outras espécies e contribuindo para a manutenção da biodiversidade. Além disso, são alvo de importantes atividades pesqueiras nas regiões do Norte,

Nordeste e Sudeste brasileiros. A compreensão dos padrões de crescimento, reprodução e distribuição dos morfótipos maiores é crucial para a conservação dos habitats aquáticos. Estudos mais detalhados podem fornecer *insights* sobre a estrutura populacional desses camarões de tamanho corporal maior.

ANEXO I: Palavras-Chave utilizadas na etapa da revisão bibliográfica sistemática para compilação de dados de ocorrência e de tamanho do *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)

Lista de Palavras-Chave

**Palavras-Chave**

<b>Português</b>	<b>Espanhol</b>	<b>Inglês</b>
<i>Macrobrachium amazonicum</i>	<i>Macrobrachium amazonicum</i>	<i>Macrobrachium amazonicum</i>
Camarão da Amazônia	Camarón Amazónico	Amazon Shrimp
<i>Macrobrachium</i>	<i>Macrobrachium</i>	<i>Macrobrachium</i>
Regra de Bergmann	Regla de Bergmann	Bergmann's Rule
Regra de Rensch	Regla de Rensch	Rensch's Rule
Regra de Bergmann Inversa	Regla de Bergmann inversa	Inverse Bergmann's Rule
Regra de Rensch Inversa	Regla de Rensch inversa	Inverse Rensch's Rule
Regras Ecogeográficas	Reglas ecogeográficas	Ecogeographic Rules
Regra Tamanho Temperatura	Regla Tamaño Temperatura	Size Temperature Rule
Dimorfismo Sexual de Tamanho (SSD)	Dimorfismo de tamaño sexual (SSD)	Sexual Size Dimorphism (SSD)
Ecologia Populacional	Ecología de la población	Population Ecology
Biologia Populacional	Biología de la Población	Population Biology
Dinâmica Populacional	Dinámica Poblacional	Population Dynamics
Tamanho Corporal	Tamaño Corporal	Body Size
Crescimento Relativo	Crecimiento Relativo	Relative Growth
Diversidade	Diversidad	Diversity
Crustacea	Crustáceo	Crustacean
Decapoda	Decápoda	Decapoda
Caridea	Caridea	Caridea

Alometria	Alometria	Allometry
Hipoalometria	Hipoalometría	Hypoallometry
Hiperálometria	Hiperálometría	Hyperallometry
Influência Latitudinal	Influencia latitudinal	Latitudinal Influence
Camarão	Camarón	Prawn

ANEXO II: Linhas de comando de busca utilizadas na etapa da revisão bibliográfica sistemática para compilação de dados de ocorrência e de tamanho do *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862).

### Linhas de Comando de Busca

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Camarão da Amazônia”  
AND “Regra de Bergmann” OR “Regra de Bergmann Inversa”

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Amazon Shrimp” AND  
“Bergmann rule” OR “Inverse Bergmann rule”

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Camarón Amazónico”  
AND “Regla de Bergmann” OR “Regla de Bergmann Inversa”

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Camarão da Amazônia”  
AND “Regra de Rensch” OR “Regra de Rensch Inversa”

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Amazon Shrimp” AND  
“Rensch rule” OR “Reverse Rensch rule”

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Camarón Amazónico”  
AND “Regla de Rensch” OR “Regla de Rensch Inversa”

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Camarão da Amazônia”  
AND “Dimorfismo Sexual de Tamanho (SSD)” OR “Influência Latitudinal” OR  
“Alometria” OR “Hipoalometria” OR “Hiperálometria”

---

“*Macrobrachium amazonicum*” OR “*Macrobrachium*” OR “Amazon Shrimp” AND  
“Sexual Size Dimorphism (SSD)” OR “Latitudinal Influence” OR “Allometry” OR  
“Hypoallometry” OR Hyperallometry”

---

"*Macrobrachium amazonicum* " OR "*Macrobrachium*" OR " Camarón Amazónico"  
AND "Dimorfismo de tamaño sexual (SSD)" OR "Influencia latitudinal" OR  
"Alometría" OR “Hipoalometría” OR “Hiperálometría”

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarão da Amazônia"  
AND "Diversidade" AND "Ecologia Populacional"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Amazon Shrimp" AND  
"Diversity" AND "Population Ecology"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarón Amazónico"  
AND "Diversidad" AND "Ecología de la población"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarão da Amazônia"  
AND "Biologia Populacional" OR "Dinâmica Populacional"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Amazon Shrimp" AND  
"Population Biology" OR "Population Dynamics"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarón Amazónico"  
AND "Biología de la Población" OR "Dinámica Poblacional"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarão da Amazônia"  
AND "Tamanho Corporal" OR "Crescimento Relativo"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Amazon Shrimp" AND  
"Body Size" OR "Relative Growth"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarón Amazónico"  
AND "Crecimiento Relativo" OR "Tamaño Corporal"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarão da Amazônia"  
AND "Regras Ecogeográficas" OR "Regra Tamanho Temperatura"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Amazon Shrimp" AND  
"Ecogeographic Rules" OR "Size Temperature Rule"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarón Amazónico"  
AND "Regras Ecogeográficas" OR "Regla Tamaño Temperatura"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarão da Amazônia"  
AND "Crustacea" OR "Decapoda" OR "Caridea"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Amazon Shrimp" AND  
"Crustacean" OR "Decapoda" OR "Caridea"

---

"*Macrobrachium amazonicum*" OR "*Macrobrachium*" OR "Camarón Amazónico"  
AND "Crustáceo" OR "Decápoda" OR "Caridea"

---