

Marina Calixto Cunha

**CARACTERIZAÇÃO POPULACIONAL E PLASTICIDADE MORFOLÓGICA
DE DUAS POPULAÇÕES HOLOLIMNÉTICAS DE *Macrobrachium amazonicum*
(DECAPODA, PALAEMONIDAE).**

Dissertação apresentada à Universidade Federal
de Uberlândia, como parte das exigências para
obtenção do título de Mestre em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

Orientadora

Professora Dra. Ariádine Cristine de Almeida

UBERLÂNDIA

Abril – 2019

Marina Calixto Cunha

**CARACTERIZAÇÃO POPULACIONAL E PLASTICIDADE MORFOLÓGICA
DE DUAS POPULAÇÕES HOLOLIMNÉTICAS DE *Macrobrachium amazonicum*
(DECAPODA, PALAEMONIDAE).**

Dissertação apresentada à Universidade Federal
de Uberlândia, como parte das exigências para
obtenção do título de Mestre em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

APROVADA em ___ de _____ de 2019

Prof. Dr. Carlos Ueira Vieira

Dr. Douglas Fernandes Rodrigues Alves

Prof^a. Dra. Ariádine Cristine de Almeida

UFU

(Orientadora)

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

C972c
2019 Cunha, Marina Calixto, 1984
 Caracterização populacional e plasticidade morfológica de duas
 populações hololimnéticas de *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda,
 Palaemonidae) [recurso eletrônico] / Marina Calixto Cunha. - 2019.

Orientador: Ariádine Cristine de Almeida.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://dx.doi.org/10.14393/ufu.di.2019.1299>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. 2. Camarões - Genética. 3. Decápode (Crustáceo). 4.
Camarões - População. I. Almeida, Ariádine Cristine de, 1985, (Orient.)
II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

Angela Aparecida Vicentini Tzi Tziboy – CRB-6/947



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

ATA DE DEFESA

| | | | | | |
|------------------------------------|--|-----------------|-----|-----------------------|-------|
| Programa de Pós-Graduação em: | Ecologia e Conservação de Recursos Naturais | | | | |
| Defesa de: | Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 281, PPGECRN | | | | |
| Data: | quatro de abril de dois mil e dezenove | Hora de início: | 14h | Hora de encerramento: | 16:16 |
| Matrícula do Discente: | 11712ECR010 | | | | |
| Nome do Discente: | Marina Calixto Cunha | | | | |
| Título do Trabalho: | Caracterização populacional e plasticidade morfológica de duas populações hololimnéticas de <i>Macrobrachium amazonicum</i> na região do Triângulo Mineiro, Minas Gerais | | | | |
| Área de concentração: | Ecologia | | | | |
| Linha de pesquisa: | Ecologia de comunidades e ecossistemas | | | | |
| Projeto de Pesquisa de vinculação: | Avaliação dos recursos hídricos e da qualidade ambiental da bacia do rio Uberabinha (MG) e outros ambientes aquáticos brasileiros | | | | |

Reuniu-se no Anfiteatro do Bloco 4G, Campus Umuarama, da Universidade Federal de Uberlândia, a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, assim composta: Professores Doutores: Carlos ueira Vieira - IBTEC/UFU; Kátia Aparecida Nunes Hiroki - UFTM; Ariádine Cristine de Almeida - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a). Ressalta-se que a Doutora Kátia participou da defesa por meio de vídeo conferência e os demais membros da banca e o(a) discente participaram *in loco*.

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Ariádine Cristine de Almeida, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato(a), agradeceu a presença do público, e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado(a).

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.

Documento assinado eletronicamente por **Ariadine Cristine de Almeida, Professor(a) do Magistério Superior**, em 04/04/2019, às 16:26, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Carlos Ueira Vieira, Professor(a) do Magistério Superior**, em 04/04/2019, às 16:26, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Kátia Aparecida Nunes Hiroki, Usuário Externo**, em 04/04/2019, às 16:30, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1098366** e o código CRC **05C06039**.

DEDICATÓRIA

Dedico esse trabalho a todos aqueles que não perderam a paixão pelo conhecimento científico, mesmo diante de todos os revezes que o fazer Ciência no Brasil nos impõem. Aos mestres que conhecemos ao longo da vida, mas que não estão, necessariamente, no ambiente acadêmico e a todos aqueles que nos ajudam a lembrar que o conhecimento é mais uma forma de libertação interna que um instrumento de segregação.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Ariádine Cristine de Almeida, pelo conhecimento partilhado, compreensão e companheirismo nessa caminhada. Por sua habilidade de construir um espaço de confiança em que eu pudesse ser protagonista deste trabalho e desenvolvê-lo com qualidade. Muitos chefes comandam, mas poucos lideram. Obrigada!

Agradeço também a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG pela disponibilidade de recursos que viabilizaram a minha caminhada. A Universidade Federal de Uberlândia que, além de participar da minha história desde meu nascimento, permitiu que eu construísse aqui minha vida acadêmica que começou em 2002. A Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais por disponibilizar mentes pensantes, ferramental didático, tempo e ter confiado a mim a responsabilidade de desenvolver esta pesquisa.

Aos professores e amigos Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira, Dr. Vinicius Lourenço Garcia de Brito, Dra. Renata Carmo de Oliveira, por servirem de fonte de conhecimento, inspiração e nortear a visão que tenho de docência, educação e pesquisa hoje. Também gostaria de agradecer as técnicas Tamiris e Juliana, pois sem elas boa parte do trabalho e da rotina da pesquisa aqui desenvolvida não seriam possíveis.

A banca examinadora, pela disponibilidade e contribuição para o aprimoramento deste trabalho.

Aos colegas do LEEA – Laboratório de Ecologia e Ecossistemas Aquáticos, Letícia, Ana, Marys, Cacau, pela parceria, disponibilidade, senso de humor e em especial à Dra. Renata Guimarães, que me incentivou a ter coragem e confiar na minha

ousadia e ao Ms. Mateus, por ajudar na seleção dos pontos amostrais e com os dados referentes à qualidade de água dos reservatórios.

As colegas de turma Thyanne, Ruthe e Desirée, que venceram os leões desses 2 anos de curso comigo, aguentaram o calor e os pernilongos intermináveis do curso de campo e dividiram o chá e o café nas tardes intermináveis de estudo de estatística. Por serem profissionais que admiro e que me estimulam a ser melhor todo dia.

Ao meu querido enteado Héctor, por ser carinhoso, amável, divertido, companheiro e ter ajudado durante algumas coletas.

Gostaria também de agradecer a minha mãe, que nunca se conformou com os nãoos que dei à academia nos últimos 10 anos e me incentivou apesar de toda dificuldade que seria enfrentada e que esse retorno tardio significava.

Preciso agradecer ainda a pessoa que fez tudo isso possível, que segurou na minha mão e acreditou que eu seria capaz, que permitiu que eu tivesse tranquilidade para correr o risco de abrir mão de uma vida profissional, meu marido Giuliano Buzá Jacobucci. Dizem que os maiores feitos são aqueles que fazemos quando estamos repletos de amor... Acho que de agora em diante, serei uma mulher de grandes feitos.

Por fim, agradeço ao meu querido filho Lucca, que veio durante a fase final e mais conturbada do trabalho e que, ao contrário do que todos diziam a respeito de uma gravidez durante o mestrado, fez dar mais coragem, força e vontade de fazer valer a pena. O maior ensinamento que a gestação nos traz é que se somos capazes de gerar uma vida nada é forte ou grande o bastante para nos impedir de sonhar.

Obrigada!

Sumário

| | |
|--|-------------|
| RESUMO | VII |
| ABSTRACT | VIII |
| 1. INTRODUÇÃO | 1 |
| 2 MATERIAIS E MÉTODOS | 11 |
| 2.1 Área de Estudo | 11 |
| 2.2 Amostragem | 14 |
| 2.3 Tratamento das Amostras | 15 |
| 2.4 Análises estatísticas | 16 |
| 2.5 Meta-análise | 17 |
| 3 RESULTADOS | 18 |
| 3.1 Caracterização dos ambientes | 18 |
| 3.2 Caracterização das populações | 22 |
| 3.3 Meta-análise | 28 |
| 4 DISCUSSÃO | 33 |
| 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS | 40 |
| 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 41 |

RESUMO

O presente estudo buscou compreender variações quanto a características demográficas, morfológicas e de razão sexual de duas populações do camarão carídeo *Macrobrachium amazonicum*, localizadas no Triângulo Mineiro, nas bacias do Rio Araguari (UHE Miranda – ambiente lêntico) e do Rio Grande (a jusante da UHE de Igarapava - SP – ambiente lótico) e como essas populações se enquadram nos seguintes clados propostos por Vergamini et al. (2011): 1 – região continental da Bacia Amazônica, 2 – região continental da Bacia Paraná/Paraguai, 3 – regiões costeiras do Norte e Nordeste. Duas coletas foram realizadas em cada um dos rios descritos acima. Para amostragem dos camarões, utilizaram-se armadilhas tipo covó (27h de amostragem/ponto) e peneiras (1h amostragem/ponto). Os espécimes foram identificados, sexados, mensurados quanto ao comprimento de carapaça (CC) com um paquímetro analógico, para posterior distribuição de frequência em classes de 1 mm de CC e classificados em jovens e adultos. Os machos foram divididos em morfotipos conforme coloração de quelípodos e diferenciação de tamanho entre carpo e quelípodo. Os dados morfológicos e a frequência de indivíduos por categoria demográfica das populações foram comparados com uso de Teste t-Student e a razão sexual com uso de Qui-quadrado e Teste Binomial. A partir de levantamento bibliográfico, dados referentes a razão sexual e $CC_{\text{máximo}}$ de populações de diferentes regiões no Brasil foram compilados para compor uma meta-análise. O critério de seleção dos artigos científicos foi possuir dados completos referentes a razão sexual, $CC_{\text{máximo}}$ e local de coleta. Pelo menos uma região de cada clado proposto acima foi amostrada. Os dados foram avaliados através de uma análise de componentes principais (PCA). Foram amostrados 703 indivíduos no Rio Araguari (366 fêmeas, 337 machos), organizados em oito classes de CC (4 - 11 mm),

com razão sexual 1Macho:1,1Fêmea e fêmeas maiores que machos. No Rio Grande 808 indivíduos foram amostrados (575 fêmeas, 233 machos), distribuídos em 21 classes de CC (4 - 24 mm). Os machos apresentavam-se divididos nos morfotipos *Transparent Claw*, *Cinnamon Claw* e *Green Claw*, mas o tamanho médio de CC de fêmeas e machos não diferiu. A razão sexual foi 1Macho:2,5Fêmea. Na meta-análise, 22 populações foram consideradas, as quais estavam distribuídas entre ambientes lênticos e lóticos, águas salobras e doces e podiam ser caracterizadas como hololimnéticas e anfídomas. Por meio da PCA, verificou-se que as populações do Rio Araguari parecem estar enquadradas no Clado 2 (Bacia Paraná/Paraguai) e as populações do Rio Grande apresentam-se divididas entre os Clados 1 (Bacia Amazônica Continental) e 2. Os dados obtidos indicam que foram selecionadas nas duas populações estratégias reprodutivas diferentes e que essas podem interferir nas diferenças de categorias demográficas encontradas, bem como na presença ou ausência de morfotipos de machos. Também é possível inferir que o Rio Grande pode ter se configurado como uma área que manteve fluxo gênico entre populações dos clados 1 e 2 e constitui-se como uma área fundamental na manutenção da variabilidade genética dessa espécie.

Palavras-chave: Camarão-da-Amazônia, categorias demográficas, morfotipos de machos, plasticidade fenotípica, razão sexual.

ABSTRACT

The present study sought to understand variations in demographic, morphological and sexual ratio characteristics of two populations of the caridean shrimp *Macrobrachium amazonicum*, located in the Triângulo Mineiro region in the Araguari (Miranda Hydroelectric Power Plant – lentic environment) and Rio Grande (downstream of Igarapava HPP - lotic environment) river basins and how these populations fit into the

following clades proposed by Vergamini et al. (2011): 1- Amazon Basin continental region; 2 - Paraná / Paraguay Basin continental region; 3 - North and Northeast coastal regions of the. Two samples were carried out at each river. For shrimp sampling, covo traps (27h sample / point) and sieves (1h sample / point) were used. Specimens were identified, sexed, had carapace length (CC) measured with an analog caliper for posterior frequency distribution in classes of 1 mm CL and classified in young and adult. Males were divided into morphotypes according to cheliped staining and size differentiation between carpus and propodus. Morphological data and frequency of individuals by demographic categories of the populations were compared using Student's t-test and the sex ratio using Chi-square and Binomial Test. Based on a bibliographical survey, data on sex ratio and CL_{max} of populations from different regions in Brazil were compiled to compose a meta-analysis. The criterion for the selection of papers was to have complete data referring to sex ratio, CL_{max} and sampling location. At least one region of each clade proposed above was sampled. The data were evaluated through a principal component analysis (PCA). A total of 703 individuals were sampled in the Araguari River (366 females, 337 males), organized in eight classes of CL (4 - 11 mm), with sexual ratio 1Macho: 1.1 Females and females larger than males. In Grande River, 808 individuals were sampled (575 females, 233 males), distributed in 21 CL classes (4 - 24 mm). The males were divided in three morphotypes: Transparent Claw, Cinnamon Claw and Green Claw, but the average CL size of females and males did not differ. The sex ratio was 1Male: 2.5 Females. In the meta-analysis, 22 populations were considered, which were distributed between lentic and lotic environments, brackish and freshwaters and could be characterized as hololimnetic and amphidrome. Through the PCA, it was verified that the populations of the Araguari River seem to be framed in clade 2 (Paraná Basin / Paraguay) and the populations of

Grande River are divided between clades 1 (Continental Amazon Basin) and 2. The data obtained indicate that both populations adopt different reproductive strategies and these strategies can interfere in the differences of demographic categories found, as well as in the presence or absence of morphotypes of males. It is also possible to infer that Grande River may have been configured as an area that maintained gene flow between populations of clades 1 and 2 and it is a fundamental area in maintaining the genetic variability of this species.

Keywords: Amazonian shrimp, demographic categories, male morphotypes, phenotypic plasticity, sex ratio.

1. INTRODUÇÃO

O camarão carídeo *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) é endêmico da América do Sul e tem sua ocorrência natural relacionada às bacias dos rios Amazonas, Orinoco, Paraguai e Baixo Paraná. Acredita-se que essa espécie evoluiu a partir de uma dessas regiões e dispersou-se entre as bacias do Paleolítico, após eventos geológicos que permitiram a expansão de sua área de ocorrência. A expansão natural de *M. amazonicum* para a região do Alto Paraná teria sido naturalmente contida devido à existência das Cataratas do Guaíra, assim como a elevação da Serra de Maracaju, durante a metade do Plioceno, impediu a dispersão para as cabeceiras dos afluentes orientais do Rio Paraguai e afluentes ocidentais do Alto Rio Paraná (Magalhães, 2001; Magalhães et al., 2005).

O alagamento da região das Cataratas do Guaíra em 1982, para a construção da hidrelétrica de Itaipu, e consequente remoção de barreira natural, possivelmente permitiu a dispersão da espécie em direção ao Alto Rio Paraná, justificando sua ocorrência nos estados de Minas Gerais e São Paulo (Magalhães, 2001; Magalhães et al., 2005). Também é importante ressaltar a possibilidade de introdução acidental da espécie durante o período de 1966 a 1973 nos centros de aquicultura da Companhia Energética de São Paulo (CESP) no Rio Pardo. Essa introdução pode ter acontecido juntamente com o transporte de indivíduos de corvina (*Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840), uma espécie de peixe oriunda dos reservatórios do nordeste do Brasil (Magalhães et al., 2005). Durante o processo de transporte de tais indivíduos, macrófitas são utilizadas como abrigo para os mesmos. Estas também são utilizadas por larvas e juvenis tanto do camarão *M. amazonicum* como *M. jelskii* como abrigo, podendo ocasionar sua introdução (Montoya, 2003; Rezende et al., 2013).

Nos anos 1970, houve o escape acidental de alguns peixes do Rio Pardo, que alcançaram o reservatório de Ilha Solteira, Jupiá e Alto Rio Paraná e dispersaram-se até o Rio Grande em 1973. Há uma possibilidade de alguns camarões terem seguido o mesmo padrão de dispersão, uma vez que atualmente *M. amazonicum* (Bialetzki et al., 1997) e *M. jelskii* são espécies atualmente bem estabelecidas na bacia do Alto Rio Paraná (Magalhães et al., 2005).

Essa ampla distribuição e permanência geográfica ao longo do tempo é resultado da elevada plasticidade ecológica, comum ao gênero *Macrobrachium*, que garantiu a ocupação de ambientes dulcícolas e estuarinos (Bauer, 2004; Anger, 2013). A diversidade de ambientes ocupada por *M. amazonicum*, ao longo de sua história evolutiva, resultou em uma significativa variabilidade intraespecífica da espécie (Maciel e Valenti, 2009; Vergamini et al., 2011; Pantaleão et al., 2012). Tal variabilidade permitiu dividir as populações em dois grandes grupos: (1) populações costeiras que habitam regiões próximas a estuários e (2) populações continentais, presentes em rios e lagos no continente sul americano (Moraes-Valenti e Valenti, 2010). Esses grupos, por sua vez, apresentam três fenótipos distintos: (1) populações anfídromas de grande porte e (2) populações hololimnéticas de grande e (3) pequeno porte (Paschoal, 2017), as quais diferem quanto a questões fisiológicas (Hayd e Anger, 2013), morfológicas (Maciel e Valenti, 2009) e reprodutivas (Maciel e Valenti, 2009; Pileggi e Mantelatto, 2010; Vergamini et al., 2011).

Populações de *M. amazonicum* apresentam larvas e juvenis capazes de tolerar uma amplitude de salinidade que varia desde zero (água doce), como observado no Rio Paraná (Bialetzki et al., 1997), 10, como observado nos tanques de criação com populações oriundas da Amazônia costeira (Maciel et al., 2012; Maciel e Valenti, 2014),

passando por 10-15 nas populações do Ceará (Guest e Durocher, 1979), e 12-18 para populações do Amapá (Flexa et al., 2005).

A espécie também apresenta populações com variabilidade no tamanho dos indivíduos (Odinetz-Collart, 1991; Odinetz-Collart e Moreira, 1993), provavelmente causada por um crescimento heterogêneo associado a outros fatores como busca por alimento (Ismael e New, 2000), disputa por território (Nagamine e Knight, 1980), comportamentos agonísticos (Nagamine e Knight, 1980; Volpato e Hoshino, 1984; Ismael e New, 2000), manutenção da estrutura social (Volpato e Hoshino, 1984; Karplus et al., 1992) e comportamento de cópula (Ismael e New, 2000). Em populações de *M. amazonicum* com ocorrência no Brasil, o comprimento total (CT) e o comprimento da carapaça (CC) de machos pode variar entre regiões e ambientes (Moraes-Valenti e Valenti, 2010).

Em ambientes lênticos no estado de São Paulo, machos apresentaram 44,0mm de CT e 8,5 mm de CC (Pantaleão et al., 2012). Já em ambientes lóticos do Pantanal 56,0 mm de CT e 10,9 mm de CC foram registrados (Hayd e Anger, 2013). Machos com 89,0 mm de CT e 18,0 mm de CC e com 136,0 mm de CT e 28,0 mm de CC foram observados em águas continentais lênticas no reservatório de Tucuruí e em águas continentais lóticas do Rio Tocantins, respectivamente (Odinetz-Collart e Magalhães, 1994), e, finalmente, machos com até 160,0 mm de CT com 33,2 mm (CC) nas populações de áreas estuarinas do Pará (Lucena-Frédou et al., 2010).

Há ainda variações na forma como as populações se estruturam socialmente. Tanto Moraes-Riodades e Valenti (2004), como Pantaleão et al. (2014), identificaram e descreveram a presença de morfotipos de machos organizados de acordo com suas taxas de crescimento como: (1) *Translucent Claw* (TC), (2) *Cinnamon Claw* (CC), (3) *Green Claw 1* (GC1) e (4) *Green Claw 2* (GC2) e hierarquia na população (Figura 1). Já

Pantaleão et al. (2012) e Silva et al. (2017, 2019), identificaram populações que continham apenas o morfotipo TC. Paschoal (2017) e Paschoal e Zara (2018; 2019), por sua vez, observou, em um mesmo rio, populações que apresentavam todos os morfotipos e populações sem diferenciação entre machos, com a presença exclusiva de machos TC.

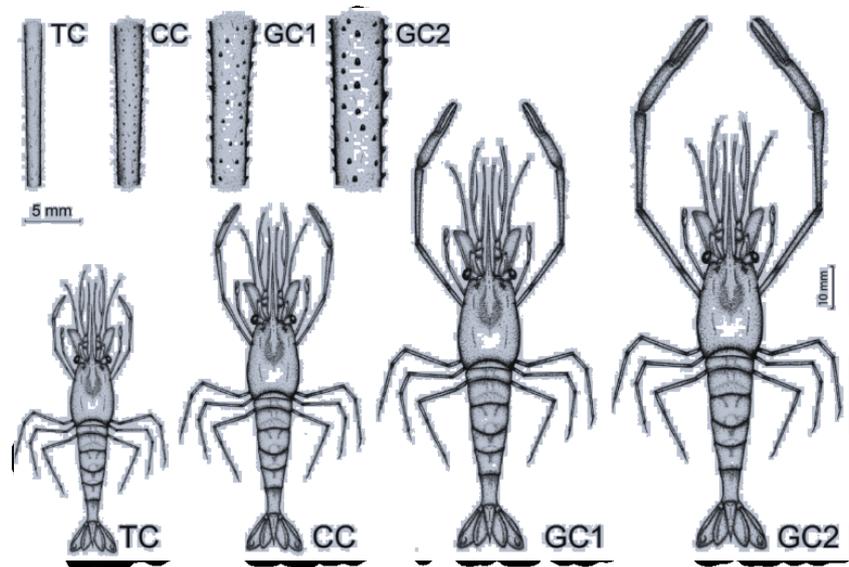


Figura 1 – Morfotipos de machos de *M. amazonicum*. Legenda: TC – *Translucent claw*; CC – *Cinnamon Claw*; GC1 – *Green Claw 1*; GC2 – *Green Claw 2*. Adaptado de Pantaleão et al. (2014)

Os morfotipos se organizam de forma hierárquica, sendo que os morfotipos GC1 e GC2, com quelípodos de cor verde, são dominantes sobre os demais, pois além de utilizarem essas estruturas robustas em interações agonísticas para a conquista e manutenção de territórios, também os utilizam para dominar e/ou proteger as fêmeas para garantir a cópula. Como possuem maior sucesso competitivo na busca por recursos alimentares, territoriais e maior número de cópulas, os morfotipos dominantes apresentam vantagens seletivas em relação aos morfotipos submissos TC e CC (Correa e Thiel, 2003; Ibrahim, 2011; Augusto e Valenti, 2016). Todos os morfotipos são férteis, ainda que apresentem diferenças na glândula androgênica, e o morfotipo CC

demonstra a menor taxa de produção espermática (Franceschini-Vicentini et al., 2009). A ausência de morfotipos dominantes entre as populações hololimnéticas de pequeno porte pode estar relacionada a um padrão de distribuição agregado, uma vez que tal padrão facilitaria a predação dos indivíduos maiores por uma espécie específica (Pantaleão et al., 2012).

As populações de *M. amazonicum* também diferem na proporção de morfotipos de machos. Pantaleão et al. (2014) registraram na população um predomínio de indivíduos com morfotipo TC na proporção de 2:1 em relação aos demais morfotipos (CC, GC1, GC2). Já Santos et al. (2006) encontraram predomínio do morfotipo intermediário (CC). O trabalho de Augusto e Valenti (2016) com análises dos padrões fisiológicos dos morfotipos de machos, evidenciaram que os mesmos diferem quanto à taxa de ingestão diária de alimento, consumo de oxigênio e sedentarismo. Apesar de serem mais sedentários e apresentarem uma capacidade de natação reduzida, os machos dominantes apresentam maior exigência metabólica que os machos submissos e, portanto, apresentam altas taxas de ingestão diária de alimento e maior consumo de oxigênio. Tais características confirmam o alto custo energético para a manutenção de um grande número de morfotipos dominantes na população.

A mudança de um morfotipo para outro pode acontecer em uma única muda ou de forma gradual (Moraes-Riodades e Valenti 2004). Além disso, não há uma obrigatoriedade para que os animais passem por todos os estágios, ocorrendo, inclusive, reversões, como observado no trabalho de Pantaleão et al. (2012). Moraes-Riodades e Valenti (2004) acreditam que os machos GC1 podem ser um morfotipo de transição.

A variabilidade morfométrica intraespecífica pode ser explicada ou por fatores genéticos ou pela ocorrência de pressões ambientais distintas (Begg e Waldman 1999; Freire, 2017). Trabalhos como Giri e Loy (2008), Zimmermann et al. (2011) e Freire et

al. (2017) sugerem que há uma influência direta do ambiente na estrutura populacional e na variabilidade morfológica e fisiológica. A adaptação de um genótipo a um determinado gradiente ambiental cria uma curva de tolerância da espécie ao gradiente e resulta numa variabilidade fenotípica dentro deste gradiente. Assim, a sensibilidade de uma população a extremos ambientais é uma função entre a variância individual em um ótimo ambiental e a amplitude interna de adaptação, relacionando-se, portanto, ao fenótipo interno e à largura de nicho (Lynch e Gabriel, 1987). Tal influência permite que as populações sejam reunidas pelos pesquisadores em grupos de maior ou menor similaridade fenotípica, como sugerem, por exemplo, Paschoal e Zara (2018) ao classificarem as populações como hololiminéticas ou anfídomas.

Algumas populações de *M. amazonicum* presentes no Brasil foram divididas por Vergamini et al. (2011) em três grandes clados conforme suas características moleculares: 1 – águas continentais da região amazônica; 2 – Bacia do Paraná-Paraguai; 3 – regiões costeiras do norte e nordeste. A grande plasticidade fenotípica da espécie também se observa em cada um desses grupos e, portanto, além da variação molecular encontrada no trabalho de Vergamini et al. (2011) também há variabilidade no comprimento, presença de morfotipos distintos de machos e diferenças entre as populações no que tange à razão sexual e à diferença de tamanho entre machos e fêmeas.

Populações de *M. amazonicum* presentes na Bacia do Paraná-Paraguai e encontradas na região do Pantanal foram previamente descritas por Hayd e Anger (2013). Neste caso, em todas as amostras os pesquisadores encontraram um número maior de fêmeas que machos (razão sexual média 1M:2,5F). Também observaram que as fêmeas tinham comprimento total (CT) maior que os machos (65,0 mm para fêmeas e

58,0 mm para machos). Somente alguns machos ultrapassaram a classe de 50,0 mm (CT), sendo comum encontrar fêmeas entre 50 – 60,0 mm de CT.

Silva et al. (2017, 2019) encontraram na mesma bacia, mas nas populações do reservatório de Miranda (MG), uma razão sexual desviada a favor das fêmeas (1M:2,2F), as quais também se mostraram maiores que os machos, com $CC_{\text{médio}}$ de 4,6 mm *versus* 4,5 mm de $CC_{\text{médio}}$ para machos, com significativa relação entre CC e CT. Porto (2017) encontrou no reservatório de Nova Ponte (MG), razão sexual também desviada a favor das fêmeas (1M:6F), com $CC_{\text{médio}}$ de 7,6 mm *versus* 4,5 mm de $CC_{\text{médio}}$ para os machos

Trabalhos em outras bacias hidrográficas indicaram razão sexual variando entre 1M:5F (Oddinetz-Collart, 1991) a 1M:1,46F (Lima et al., 2014) e a variação no CC esteve compreendida entre 10,9 mm – 26 mm (Oddinetz-Collart e Magalhães, 1994) 5,1 mm – 32,9 mm (Lima et al., 2014) para fêmeas; 9,3 mm – 28 mm (Oddinetz-Collart e Magalhães, 1994) e 5,1 mm – 32,92 mm (Lima et al., 2014) para machos.

Essa diferença de tamanho de indivíduos não se limita aos animais de diferentes bacias. Quando foram comparados animais de cultivo ($CT_{\text{machos}} = 47$ mm; $CT_{\text{fêmeas}} = 51$ mm) com espécimes de ambiente natural ($CT_{\text{machos}} = 58,0$ mm; $CT_{\text{fêmeas}} = 65,0$ mm) de mesma origem geográfica, a diferença entre o CT indicou que a densidade populacional, fatores nutricionais e ecológicos podem interferir no comprimento total que os espécimes são capazes de atingir (Moraes-Valenti e Valenti 2007, Moraes-Valenti et al. 2010). É importante destacar, entretanto, que a diferença percebida entre animais de diferentes bacias é maior que a encontrada entre animais de cultivo e selvagens (Hayd e Anger, 2013).

Ainda que as características físicas e hidrológicas do ambiente como profundidade, fluxo de água e distância de ambientes estuarinos sejam apontadas em

vários trabalhos como os principais fatores de promoção da variabilidade fenotípica (Odinetz-Collart 1987, Odinetz-Collart e Magalhães, 1994; Odinetz-Collart e Rabbello 1996), Hayd e Anger (2013) sugerem, entretanto, que variações interpopulacionais marcantes no tamanho máximo, em particular nos machos, não podem ser explicadas pela plasticidade fenotípica (Mousseau e Olvido, 2005; Graur, 2011). Hayd e Anger (2013) propuseram que a longevidade particularmente curta em camarões do Pantanal em comparação aos demais, especialmente em machos, provavelmente reflete deriva genética ou seleção de diferentes padrões de história de vida.

Populações como as observadas no Pantanal (Hayd e Anger, 2013), Rio Tietê (Pantaleão et al., 2012) e no Triângulo Mineiro (Silva et al., 2017; da Silva et al., 2018), nas quais os machos tendem a ser menores que as fêmeas, podem também estar relacionadas a um sistema de acasalamento promíscuo, que por sua vez está associado a espécies com elevada mobilidade e não territorialistas, com alta densidade e poucas interações pré-cópula ou comportamentos agonístico entre machos (Barki et al., 1991; Bauer, 2004; Moraes-Riodades e Valenti, 2004). Assim, os machos que não investissem em crescimento ou em estruturas de defesa (quelípodos) e direcionassem energia para produção de gametas, por exemplo, levariam vantagem competitiva sobre aqueles que haviam investido em crescimento somático. Permanecer pequeno, ágil, com alta mobilidade e menos óbvio para os predadores parece ser uma estratégia positiva (Wickler e Seibt, 1981; Laufer et al., 1994; Correa e Thiel, 2003; Bauer e Abdalla, 2001; Bauer, 2004; Bauer e Thiel, 2011).

Em muitas espécies de camarões, inclusive do gênero *Macrobrachium*, os indivíduos do mesmo sexo, geralmente o masculino, podem exibir mais de uma estratégia reprodutiva, caracterizada por variações intrassexuais descontínuas no comportamento, morfologia, fisiologia e história de vida, sugerindo a definição de

fenótipos de cópula discretos (Taborsky et al., 2008). Para que essas Táticas Alternativas de Acasalamento (TAAs) evoluam, é necessária uma forte competição entre machos pela fêmea, indicando, portanto, a presença de forte seleção sexual. Uma vez que a distribuição espacial e temporal de fêmeas pode ser influenciada por restrições ecológicas e pela história de vida, sua disponibilidade acaba por selecionar habilidades específicas nos machos que são capazes de monopolizá-las (Karplus e Barki, 2018)

Nos sistemas de acasalamento de *Macrobrachium*, é esperado observar TAAs com diferenças quanto ao sucesso entre machos e fêmeas. Quando as fêmeas estão espacialmente agrupadas e há assincronia na receptividade das mesmas, a possibilidade de um número pequeno de machos monopolizar um grande número de fêmeas, por meio de competição, é maior. Dessa forma, o macho garante alta variância no sucesso de acasalamento enquanto a fêmea não (Karplus e Barki, 2018).

As estratégias reprodutivas, por exemplo, são diferentes entre as populações continentais e costeiras. No trabalho de Meireles et al. (2013), variações na fecundidade e tamanho dos ovos entre as populações continentais – Mato Grosso do Sul – e costeiras – Pará – foram observadas. As fêmeas do Pará apresentavam fertilidade significativamente mais alta que as do Mato Grosso do Sul, muito provavelmente por atingirem tamanho corporal maior (PA: 20,6 mm de comprimento total; MS: 11,0 mm de comprimento total), uma vez que o tamanho corporal das fêmeas limita a produção de ovos em várias espécies de crustáceos, como é o caso dos camarões carídeos (Correa e Thiel, 2003; Bauer, 2004; Bauer e Thiel, 2011).

A variação na fecundidade dessa espécie é bastante ampla. No reservatório de Miranda encontrou-se um valor máximo de 389 ovos (Silva et al., 2017), enquanto que na Ilha de Combu (PA) 3375 ovos por fêmea foram registrados (Lucena-Frédou et al.,

2010). A variação não é restrita à quantidade de ovos, mas também ao volume dos mesmos, na qual fêmeas de populações continentais e de populações estuarinas podem produzir ovos maiores e menores, respectivamente (Odinetz-Collart e Magalhães, 1994). Este padrão foi encontrado entre ovos de *M. amazonicum* do Pará (0,13 mm³) e do Mato Grosso do Sul (0,16 mm³) (Meireles et al., 2013), no baixo Tocantins (0,12 mm³) e Tefé (0,22 m³) (Odinetz-Collart e Rabello 1996); Reservatório de Miranda (0,12 mm³) (Silva et al., 2017).

Considerando os trabalhos já desenvolvidos na Bacia do Paraná (Hayd e Anger, 2013; Pantaleão et al., 2012, 2014; Paschoal, 2017; da Silva et al., 2018), que apresentam dentro de um mesmo rio variação na estrutura populacional (Rio Tietê e Rio Grande podem apresentar ou não morfotipos de machos) e do Rio Araguari, sem a presença de morfotipos (Silva, 2014; Silva et al., 2017), ainda não foi possível compreender totalmente quais fatores influenciam a plasticidade fenotípica dessa espécie, há indícios na literatura que fatores como fluxo de água (Odinetz-Collart, 1991), limitação nutricional (Pantaleão et al., 2012) e variabilidade genética (Vergamini et al., 2011; Hayd e Anger, 2013) sejam pontos promotores de tal variabilidade. Portanto, o presente trabalho teve como objetivo ampliar as informações a respeito dos aspectos bioecológicos e da variabilidade fenotípica de duas populações de *M. amazonicum* presentes em rios que compõem a bacia do Rio Paraná. A primeira localizada no Rio Grande, na divisa entre os estados de Minas Gerais e São Paulo e a segunda localizada no Rio Araguari, no município de Uberlândia. Buscamos compreender se as duas populações apresentam variações na estrutura populacional quanto a características morfológicas e de razão sexual, se essas variações podem ser explicadas por características ambientais específicas e como essas populações se enquadram no contexto dos clados propostos por Vergamini et al. (2011).

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido em duas áreas, sendo a primeira a jusante do Reservatório da Usina Hidrelétrica de Miranda, localizada no Rio Araguari, e a segunda a jusante da barragem de Igarapava no Rio Grande (Figuras 2 – I, II, III). Os dois rios estão localizados na região do Triângulo Mineiro, sendo que o segundo, encontra-se na divisa com o estado de São Paulo.

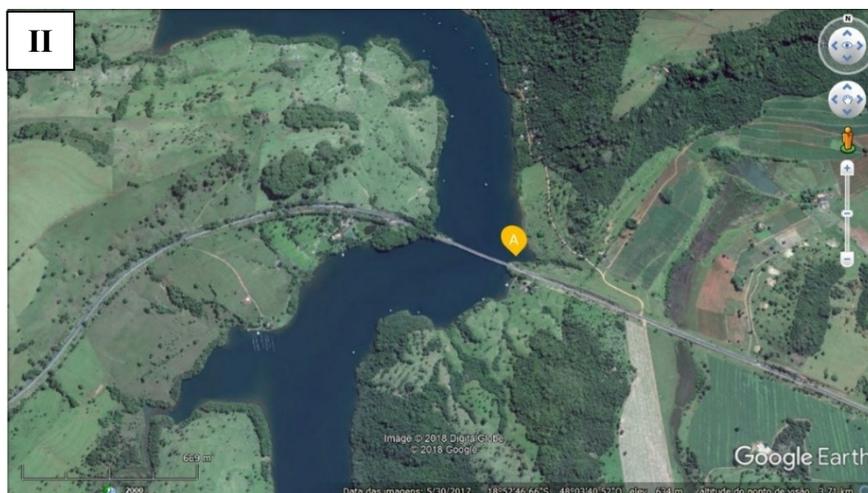
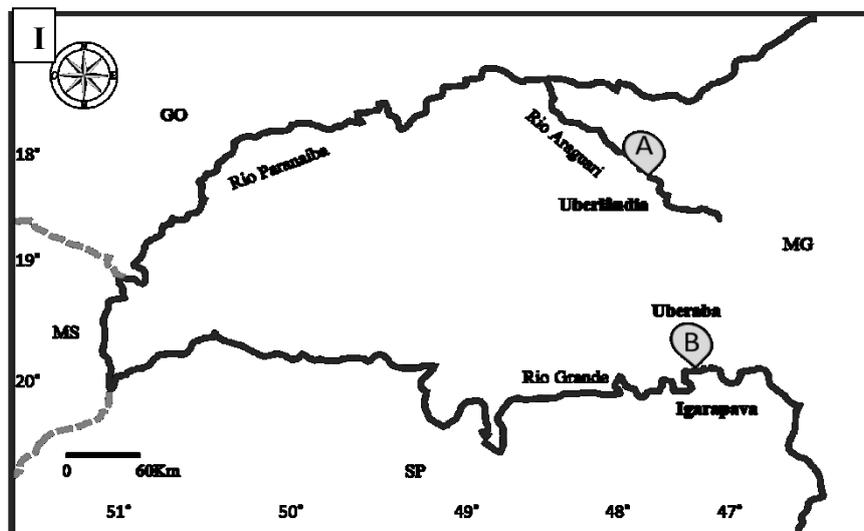




Figura 2 –Localização dos pontos de coleta. **Legenda:** I – A) Ponto no Rio Araguari; B) Ponto no Rio Grande; II – A) Característica da vegetação no ponto de coleta do Rio Araguari (18°52'26.28"S 48° 4'27.92"O); ; III – A) Característica da vegetação no ponto de coleta do Rio Grande (19°59'17.12"S 47°45'42.71"O). Fonte: ArcGIS 2019; Google Earth, 2018 .

Os Rios Araguari e Grande caracterizam-se por possuírem reservatórios em cascata. Tal condição ocasiona impactos cumulativos no ecossistema, uma vez que os efeitos de um reservatório podem ser transferidos para aqueles localizados a jusante do primeiro. Assim, reservatórios a montante possuem qualidade de água semelhante a reservatórios isolados, mas os reservatórios posteriores, instalados em cascata, podem apresentar condições alteradas em relação ao primeiro reservatório do sistema, transformando inteiramente as condições biogeofísicas, sociais e econômicas de todo o rio. A regulação do fluxo de água entre os reservatórios, por exemplo, pode alterar o regime hidrológico, os ciclos biogeoquímicos, a reprodução de peixes e a retenção de sedimentos (Flauzino, 2014).

O Rio Grande nasce na Serra da Mantiqueira, nas regiões limítrofes dos Estados de São Paulo e Minas Gerais, a aproximadamente 1.500 m de altitude e apresenta extensão total de 1.050 km (Ziesler e Ardizzone, 1979). Apresenta uma área de drenagem de aproximadamente 143 mil km² (Vaz et al., 2000) que deságua no Rio

Paraná, na confluência com o Rio Paranaíba, sendo seus maiores tributários os Rios Sapucaí e Pardo (Ziesler e Ardizzone, 1979). Em seu curso médio, seus afluentes esquerdos drenam terrenos basálticos da Formação Serra Geral, assim como terrenos areníticos Neocretácicos da Bacia Bauru (a partir do Rio Turvo e em sentido jusante até sua foz no Rio Paraná) (Petri e Fúlfaro, 1983; Fernandes e Coimbra, 2000).

O Rio Araguari nasce no Parque Nacional da Serra da Canastra, no município de São Roque de Minas e percorre 475 km até a sua foz no rio Paranaíba. A união dos rios Paranaíba e Grande compõe a Bacia Transnacional do Rio Paraná (Silva, 2012). Possui uma área de 21.500 km² e 13 sedes municipais. Dentre os rios que compõem a Bacia do Rio Paranaíba, classifica-se como o que possui maior número de cadastros para usos insignificantes, como consumo humano e dessedentação animal (volumes de captação e derivações de água superficiais ou subterrâneas, definidas pelas Deliberações Normativas CERH nº 09 – 2004 e 34 – 2010 pelo IGAM.) (IGAM, 2014).

A geologia da bacia é constituída por duas áreas diferenciadas; uma formada de cobertura sedimentar e magmáticos de idade Mesozóica e Cenozóica, e outra com predominância de rochas metamórficas e magmáticas do Pré-Cambriano (Nishiyama e Baccaro, 1989). A geologia é constituída pelos arenitos da Formação Marília, situados nos topos e sustentados pelos basaltos da Formação Serra Geral. Também já foi registrada a presença de arenitos Botucatu (Baccaro, 1991).

As duas localidades apresentam clima comum, com duas estações climáticas bem definidas, sendo uma seca que se dá no período entre abril e setembro e outra úmida, de outubro a março (Rosendo, 2005). Por outro lado, diferem quanto o tipo de vegetação, tendo o Rio Araguari presença de remanescentes de cerrados, cerradões e campos higrófilos que ocupam aproximadamente 40% da área total da bacia (Flauzino, 2014), enquanto que o Rio Grande conta com uma reduzida vegetação remanescente,

cerca de 15,7%, divididos entre formações de Cerrado e Floresta Estacional semidecidual (Castro et al., 2004).

2.2 Amostragem

As coletas foram feitas no Rio Araguari nos meses de julho e agosto de 2017 e no Rio Grande nos meses de agosto e outubro de 2017 e fevereiro de 2018. Foi considerado o mesmo esforço amostral para cada ponto, sendo uma hora com uso de peneira e 27 horas com uso de armadilhas. As peneiras utilizadas tinham diâmetro de malha de 2,0 mm e foram arrastadas junto ao substrato submerso (raízes, gramíneas alagadas, macrófitas, galhos e troncos de árvores) por uma pessoa durante um período de 30 minutos (Figura 3). O uso de peneiras de 1 – 2,0 mm é eficiente para a captura de organismos macrobentônicos como os crustáceos decápodos (Esteves, 1998). Seis armadilhas do tipo covó foram colocadas em cada ponto amostral ao longo da margem direita no Rio Araguari e esquerda no Rio Grande, de acordo com o fluxo do rio, contendo iscas com sardinha e/ou moela de frango (Figura 4).



Figura 3 – Coleta de espécimes com uso de peneira (Acervo Pessoal)



Figura 4 – Armadilhas tipo covó (Acervo Pessoal).

Não foi feita a distinção entre os espécimes coletados por tipo de apetrecho,. Após a coleta, todos foram acondicionados em caixas de isopor com gelo picado e

transportados até o Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Aquáticos (LEEA) do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia para análises. Todos os animais foram sacrificados seguindo os procedimentos adequados com uso de gelo – conforme descrito nas resoluções do Conselho Nacional de Controle e Experimentação Animal (CONCEA) – e, posteriormente, fixados em solução de álcool 70%, para futura identificação, sexagem e mensuração.

Foram medidos em cada local os parâmetros físico-químicos da água temperatura, pH, condutividade, turbidez, sólidos totais dissolvidos (TDS) e oxigênio dissolvido, com um medidor multiparâmetros (HORIBA, U-50 series) e, posteriormente comparados com uso do Teste t - Student. Para comparação dos reservatórios foram utilizadas 12 amostragens de cada ponto, realizadas pela CEMIG (Companhia Energética de Minas Gerais), compreendendo o período de fevereiro de 2016 a fevereiro de 2018 e incluindo os parâmetros temperatura, pH, condutividade, turbidez, sólidos dissolvidos totais e oxigênio dissolvido, DBO, DQO, nitrogênio total e clorofila a (Siságua – CEMIG, janeiro – 2019). Os dados foram comparados com uso de teste t de Student, para dados normais e Mann Whitney para dados fora da normalidade.

2.3 Tratamento das Amostras

Os animais coletados foram identificados com uso de literatura específica (Holthuis, 1952; García-Dávila e Magalhães, 2003). A sexagem foi feita com uso de estereomicroscópio para observação de ausência (Fêmeas – F) ou presença (Machos – M) do apêndice masculino, localizado no endopodito do segundo par de pleópodos, ao lado do apêndice interno. Depois de sexados, os espécimes foram medidos quanto ao comprimento da carapaça (CC), utilizando um paquímetro analógico (mm).

Em seguida, os indivíduos foram categorizados demograficamente em machos jovens e adultos, fêmeas jovens e fêmeas não ovígeras e ovígeras (presença de embriões nos pleópodos). O comprimento de carapaça da menor fêmea ovígera (FO) determinou a categorização entre fêmeas jovens (FJ) e fêmeas não ovígeras (FNO). Para a determinação de machos jovens (MJ), foram considerados 25% do número total de classes de tamanho obtidas (adaptado de Bauer, 1989). Além disso, na presença de morfotipos machos na população, estes foram separados por meio da inspeção da coloração dos quelípodos e angulação dos espinhos destas estruturas em: quela translúcida (TC), canela (CC), verde 1 (GC1) e verde 2 (GC2). A diferença entre TC e CC foi avaliada pela diferença de desenvolvimento das quelas em relação ao tarso. A identificação de tais morfotipos foi baseada nos estudos de Moraes-Riodades e Valenti (2004) e Pantaleão et al. (2014).

2.4 Análises estatísticas

Primeiramente, a premissa de normalidade e homocedasticidade na frequência de indivíduos foi verificada e a partir disso, foi possível utilizar o teste t de Student (SYSTAT, Systat Software, San Jose, CA) para comparar as duas populações quanto à frequência de indivíduos por sexo, por categoria demográfica (MA, MJ, FNO, FO, FJ) e por tamanho (CC). Também foram avaliadas diferenças em cada população quanto à amplitude de CC de machos e fêmeas.

Para a análise da razão sexual dois testes foram utilizados. A razão sexual em cada um dos rios foi comparada em relação à proporção esperada de 1:1 com uso do teste de Qui-quadrado (χ^2 ; α : 0,05) (SYSTAT 10.0, Systat Software, San Jose, CA) e a razão sexual entre as categorias demográficas, por meio de Teste Binomial (IC=95%) (Quantitative Skills, 2018).

2.5 Meta-análise

A partir do conjunto de dados de CC máximo de populações de águas continentais e estuarinas do estudo de Hayd e Anger (2013), foi estabelecido um ponto de partida para seleção dos artigos que compuseram uma meta-análise. Primeiro, foram selecionados os artigos com dados relacionados às medidas de CC de machos e fêmeas e a seguir, os artigos com informações sobre a razão sexual das populações amostradas e/ou o número de machos e fêmeas amostrados em cada estudo. Como os trabalhos citados por Hayd e Anger (2013) limitavam-se a artigos publicados até 2012, as informações para a análise foram acrescidas de trabalhos mais recentes e com dados do Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Aquáticos – LEEA da Universidade Federal de Uberlândia. Só foram incluídos na meta-análise os artigos que apresentaram todos os dados necessários ou nos quais era possível obter os dados de CC por meio da fórmula de regressão. Os dados referentes à proporção de morfotipos de machos obtidos neste trabalho também foram comparados com dados de outros trabalhos, com intuito meramente descritivo.

Com as informações relativas ao CC máximo, razão sexual e proporção de $CC_{\text{máximo}}$ entre machos e fêmeas listadas, padronizou-se os dados que apresentavam diferentes escalas por meio da transformação Z-score e, posteriormente, uma análise de componentes principais (PCA) no PAST 4.0 (Hammer e Harper) foi realizada. Desta forma, objetivou-se verificar se as diferentes populações de *M. amazonicum* seriam agrupadas conforme o padrão morfológico analisado e/ou razão sexual e se esse padrão seria coincidente com a proposta de agrupamento por características moleculares de Vergamini et al. (2011), com três diferentes clados para espécie.

3. RESULTADOS

3.1 Caracterização dos ambientes

As duas áreas escolhidas para a coleta dos espécimes localizam-se próximas a rodovias. O ponto de coleta do rio Araguari caracteriza-se como um ambiente lântico, localizado dentro de uma área de pastagem e não apresenta nenhuma vegetação marginal de grande porte, apenas arbustos e gramíneas (Figura 5.I). A variação no nível da água não era percebida ao longo do dia e havia um córrego próximo ao ponto de coleta (Figura 5.II). Já no ponto do Rio Grande, o ambiente é lótico, há presença de uma ilha pequena abrigando a área do ponto de coleta, a vegetação marginal caracteriza-se pela presença de árvores de médio e grande porte e arbustos (Figura 5.III). Foi observada na margem esquerda do Rio Grande, local de amostragem, uma oscilação de nível da água de aproximadamente 1,0 m, de acordo com o regime de abertura de comportas da usina (Figura 5.IV).





Figura 5 – Caracterização da margem dos rios. I) gramíneas submersas no Rio Araguari; II) vegetação mariginal no Rio Araguari; III) vegetação marginal no Rio Grande; IV) variação da vazão na margem no Rio Grande; V) galhos submersos no Rio Grande.

Os parâmetros físico-químicos da água dos pontos foram mensurados em duas coletas distintas em cada local, previamente à amostragem dos camarões. Os ambientes apresentaram características semelhantes, quanto à temperatura ($t = -1,99$; $gl = 2$; $p = 0,18$), pH ($t = -1,66$; $gl = 2$; $p = 0,24$), oxigênio dissolvido ($t = -0,33$; $gl = 2$; $p = 0,77$) e turbidez ($t = -1,165$; $gl = 2$; $p = 0,36$), mas divergiram quanto aos sólidos dissolvidos totais ($t = -11,384$; $gl = 2$; $p = 0,01$) e condutividade ($t = -12,55$; $gl = 2$; $p = 0,01$) (Figura 6).

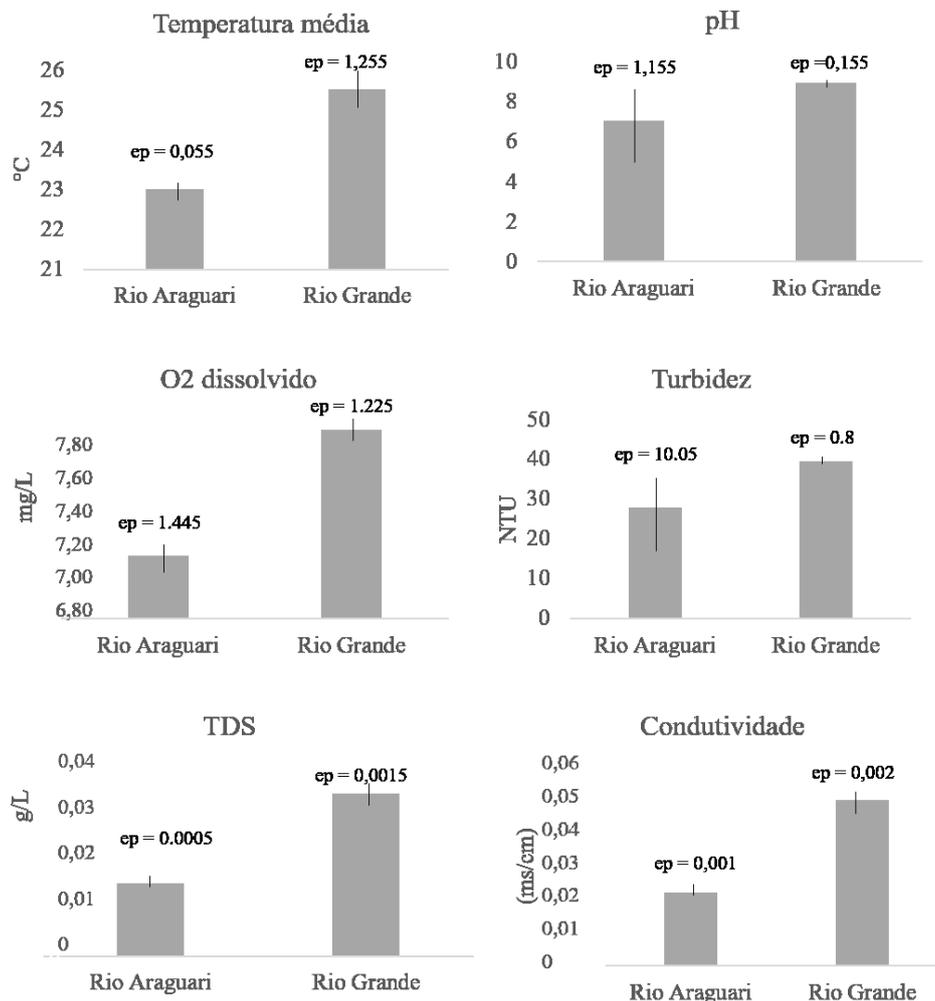


Figura 6 – Parâmetros físico-químicos da água encontrados em cada rio. Legenda: ep – erro padrão.

Esses dados corroboram com os valores encontrados quando os reservatórios foram comparados. Houve similaridade entre os reservatórios de Miranda e Igarapava quanto aos parâmetros: temperatura da água ($t = -1,10$; $gl = 22$; $p = 0,28$), pH ($t = -0,29$; $gl = 22$; $p = 0,78$), oxigênio dissolvido ($t = -36$; $gl = 22$; $p = 0,73$) e demanda química de oxigênio – DQO ($U = 90$; $p = 0,07$). Os reservatórios divergiram quanto condutividade ($t = 4,01$; $gl = 22$; $p < 0,01$), nitrogênio total ($t = 7,08$; $gl = 22$; $p < 0,01$), demanda bioquímica de oxigênio – DBO ($U = 108$; $p = 0,01$), sólidos dissolvidos totais – STD ($U = 144$; $p = 0,00$) e clorofila a ($U = 103,5$; $p = 0,04$) (Figura 7).

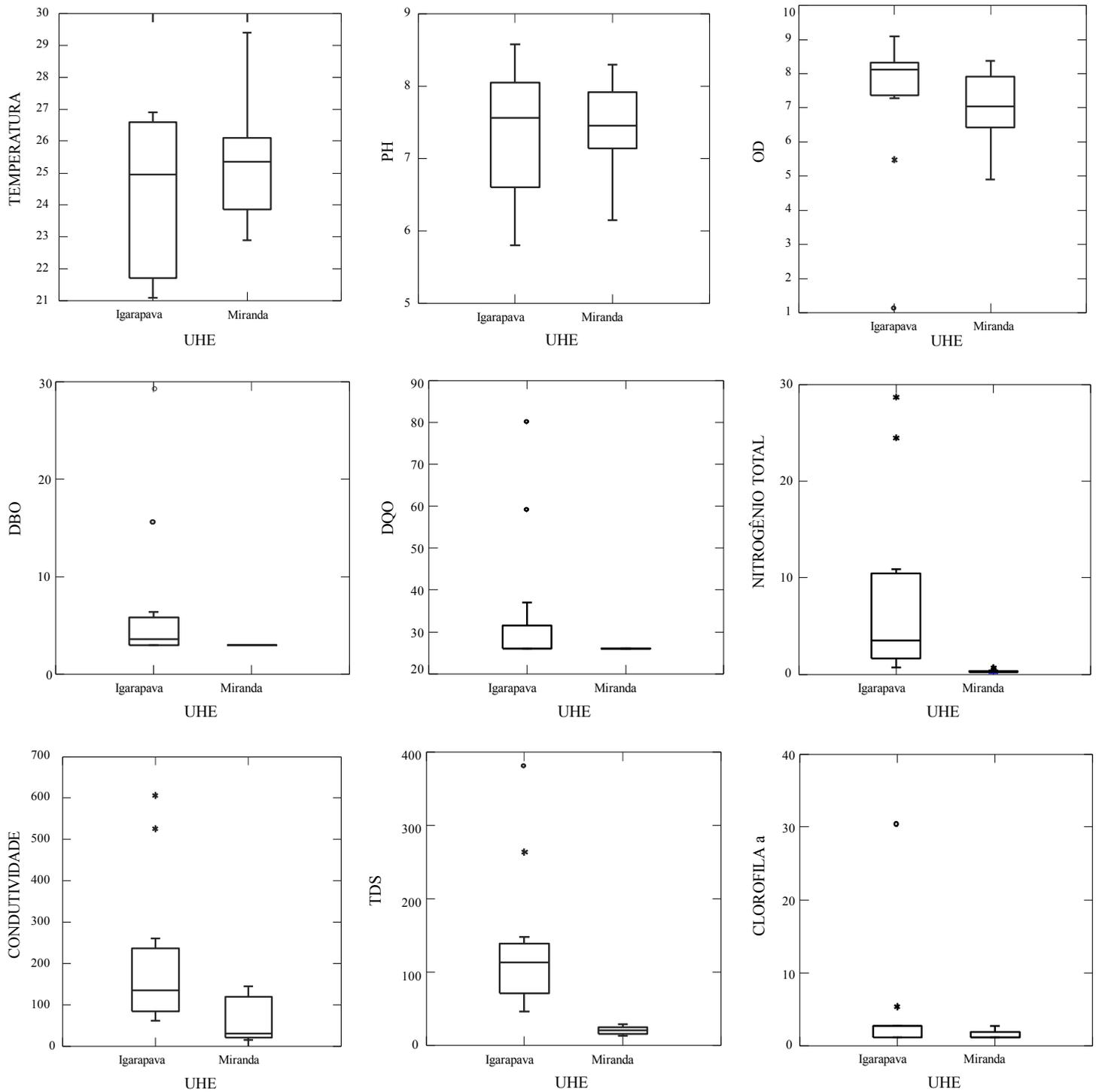


Figura 7 – Parâmetros físico-químicos dos reservatórios de Miranda e Igarapava amostrados pela CEMIG no período de Fevereiro/2016 – Fevereiro/2018. Fonte: CEMIG, 2019. Legenda: OD – oxigênio dissolvido; DBO – demanda bioquímica de oxigênio; DQO – demanda química de oxigênio; TDS – sólidos dissolvidos totais.

3.2 Caracterização das populações

Foram obtidos 703 indivíduos nas coletas no Rio Araguari, sendo que destes 366 eram fêmeas e 337 machos. Nas coletas realizadas no Rio Grande obteve-se um número total de 808 indivíduos, sendo 575 fêmeas e 233 machos. Eles foram distribuídos em classes de tamanho separadas a cada 1,00 mm de CC e mensurados com uso de um paquímetro analógico.

A população do Rio Grande apresentava um maior número de classes de CC em relação à população do Rio Araguari (24 *versus* 11). Ainda que tenha havido essa discrepância quanto à amplitude de classes de CC, a maior concentração de indivíduos em ambos os rios ocorreu nas classes de CC iniciais, de 5,00 a 8,00 mm para o Rio Grande e de 4,00 a 6,00 mm para o Rio Araguari (Figura 8). No Rio Araguari obteve-se nas classes iniciais (CC = 4,00 – 6,00 mm) um número maior de machos que de fêmeas e tal situação se inverte após a classe CC = 7,00 mm (Figura 8.I). No Rio Grande, essa situação não ocorreu e o número de fêmeas foi maior que o número de machos em todas as classes de tamanho observadas (Figura 8.II).

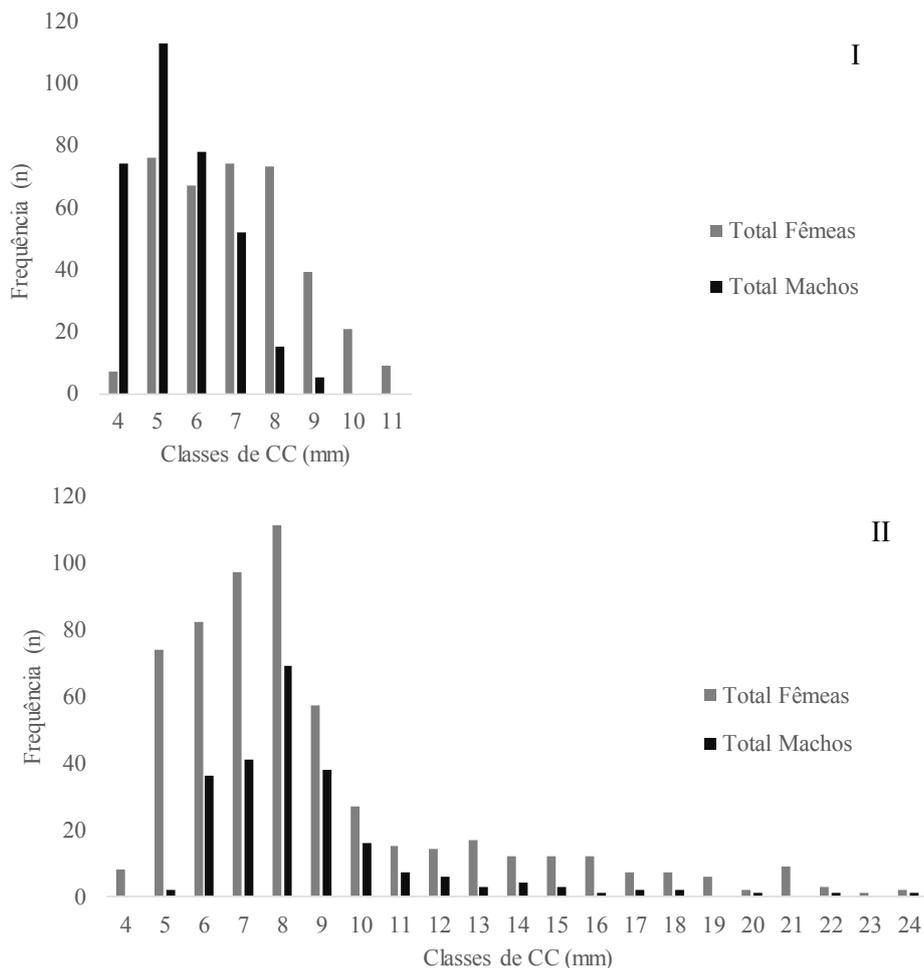


Figura 8 – Frequência de distribuição de indivíduos por classe de CC. I: Rio Araguari. II: Rio Grande.

A presença de fêmeas ovígeras deu-se, em ambos os rios, na classe de CC = 8,00 mm, mas a presença de machos adultos deu-se em classes diferentes em cada rio, CC = 9,00 mm para Rio Grande e CC = 6,00 mm para Rio Araguari (Figura 9). Também é possível notar uma distribuição agrupada de indivíduos juvenis (machos e fêmeas) em ambos os rios, com picos de frequência na classe de CC = 8,00 mm no Rio Grande (Figura 9.I) e na classe de CC = 5,00 mm para o Rio Araguari (Figura 9.II).

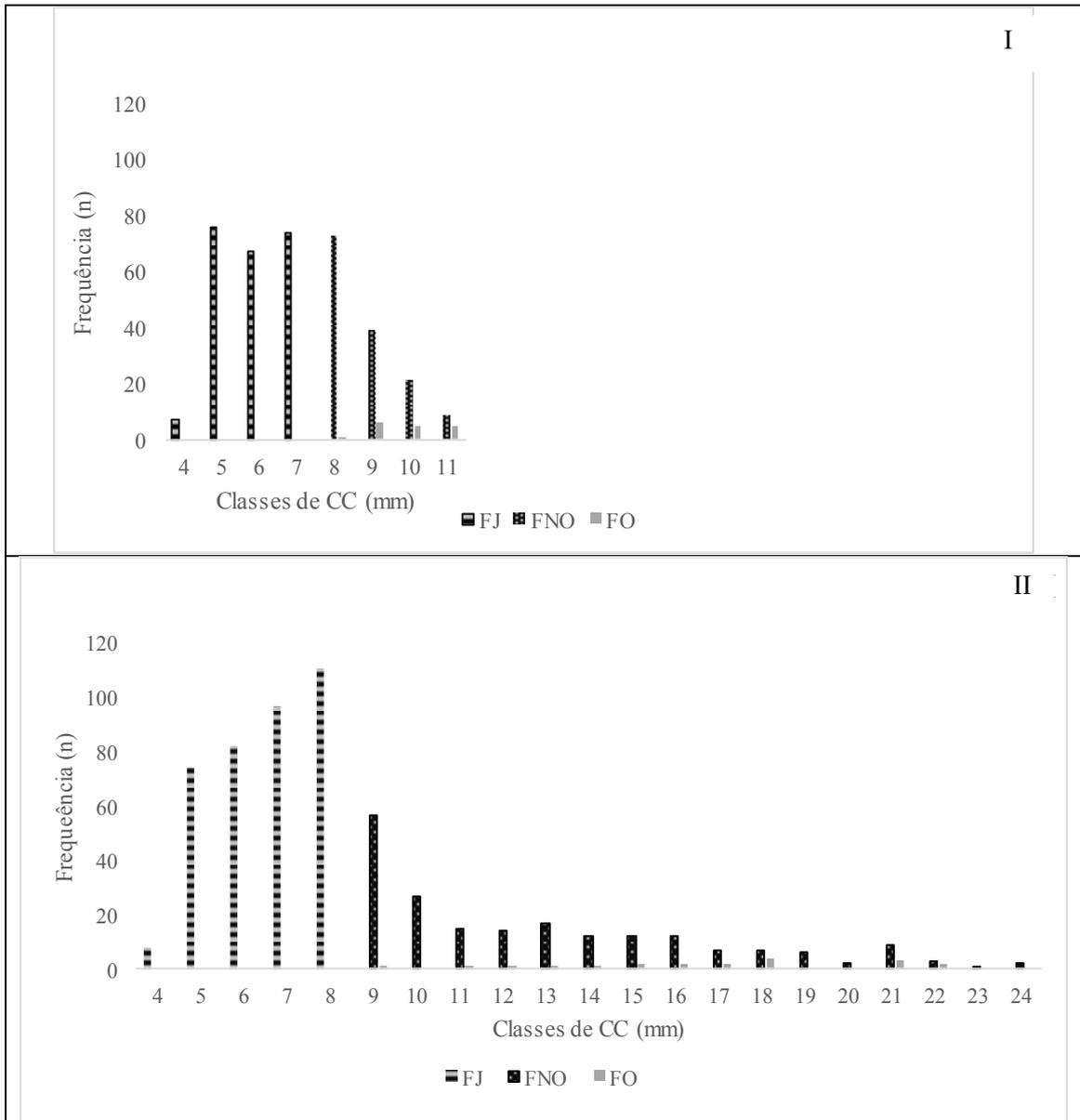


Figura 9 – Distribuição de frequência de fêmeas em classes de tamanho (CC, mm) para cada categoria demográfica. **Legendas:** I: Rio Araguari; II: Rio Grande; FJ: fêmea juvenil; FNO: fêmea não ovígera; FO: fêmea ovígera.

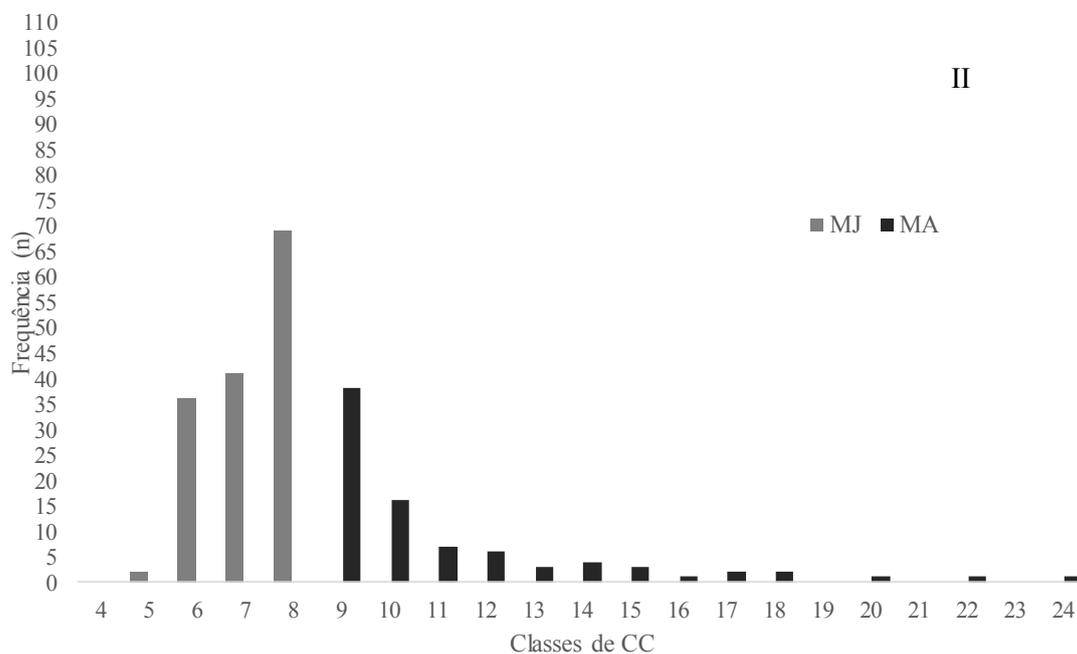
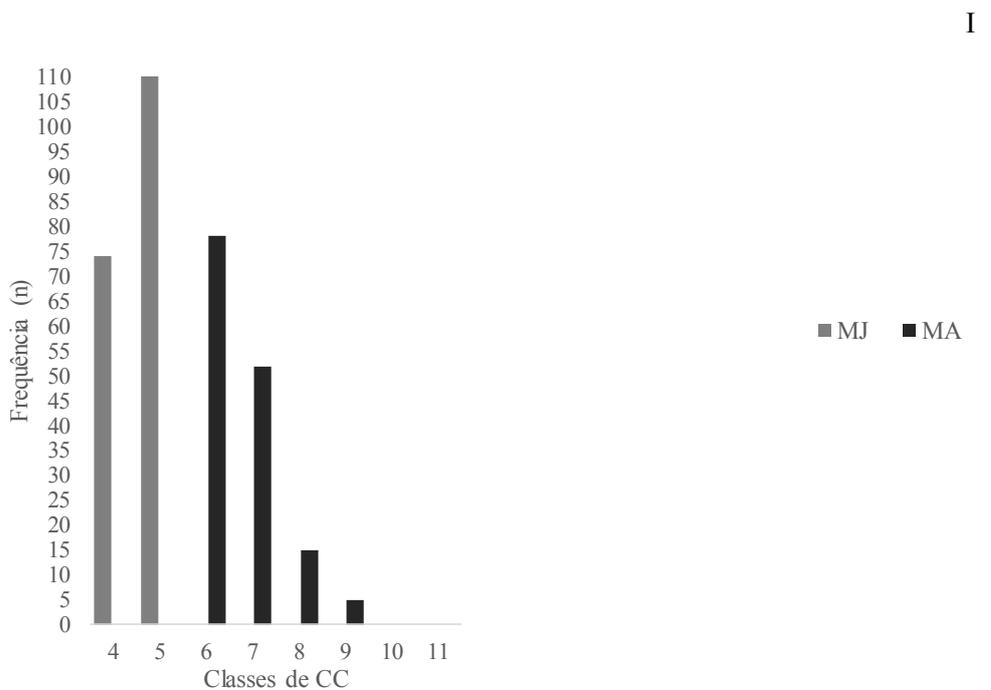


Figura de 10 – Distribuição de frequência de machos em classes de tamanho (CC, mm) para cada categoria demográfica. **Legendas:** I: Rio Araguari; II: Rio Grande; MJ: macho jovem; MA: macho adulto.

As duas populações diferiram quanto à amplitude de classes de CC, principalmente no que se refere aos indivíduos machos. Os machos do Rio Grande foram em média 35,86% maiores que os machos do Rio Araguari ($t = -18,20$; $gl = 568$; $p < 0,01$) (Figura 10) e apresentaram organização hierárquica em morfotipos, na qual

TC foi o morfotipo com maior frequência (67% entre as classes 3 – 15mm), seguido por CC (25% entre as classes 10 – 18mm) e pelos morfotipos dominantes GC1 e GC2 (9% entre as classes 15 -24mm). Entre as fêmeas, essa diferença foi de 20,41% mantendo-se o padrão de indivíduos maiores no Rio Grande ($t = -8,29$; $gl = 939$; $p \leq 0,01$) (Tabela 1, Figura 11). Para facilitar a compreensão dos resultados e discussão, populações que não possuem morfotipos de macho foram denominadas como “populações de animais de pequeno porte” e as que apresentaram como “populações de animais grande porte”.

Tabela 1 – Análise descritiva das populações dos rios Araguari e Grande.

| Descrição | Machos | | Fêmeas | |
|-------------------|--------------|------------|--------------|------------|
| | Rio Araguari | Rio Grande | Rio Araguari | Rio Grande |
| N | 335 | 233 | 368 | 575 |
| CC _{mín} | 4,00 | 4,00 | 4,00 | 4,00 |
| CC _{máx} | 9,00 | 24,00 | 11,00 | 24,00 |
| Média | 5,50 | 8,60 | 7,00 | 8,80 |
| Desv. Pad | 2,20 | 2,70 | 1,60 | 3,80 |

Legenda: N: número de indivíduos; CC_{mín}: comprimento de carapaça mínimo; CC_{máx}: comprimento de carapaça máximo; Desv. Pad: desvio padrão.

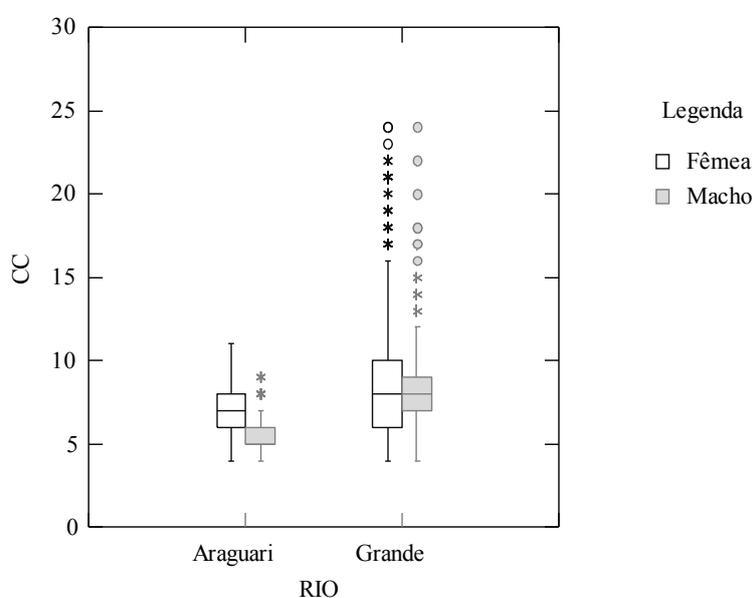


Figura 11 – Comparação entre a frequência de indivíduos por CC (mm).

Foi observado dimorfismo sexual em relação ao tamanho dos indivíduos apenas no Rio Araguari, com fêmeas apresentando CC médio 21,24% maior que os machos (Araguari: $t = 13,79$; $gl = 701$; $p < 0,01$. Grande: $t = 0,71$; $gl = 806$; $p = 0,48$) (Figura 10).

A diferença percebida entre as populações de cada rio também se manteve quando as diferentes categorias demográficas foram comparadas (fêmeas não ovígeras – (FNO): $t = -11,08$, $gl = 306$, $p < 0,01$; fêmeas jovens – FJ: $t = -7,58$, $gl = 594$, $p < 0,01$; fêmeas ovígeras – FO: $t = -7,44$, $gl = 35$, $p < 0,01$; macho adulto – MA: $t = -16,40$, $gl = 233$, $p < 0,01$; macho jovem – MJ: $t = -34,86$; $gl = 333$; $p < 0,01$) (Figura 12).

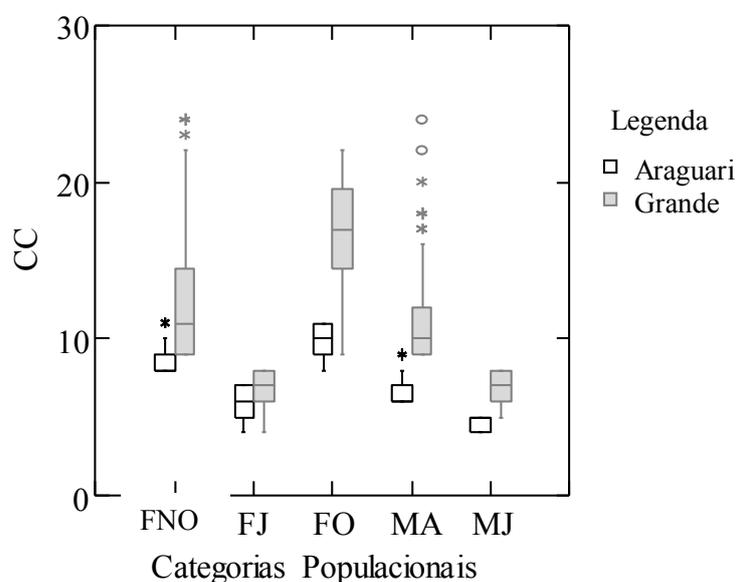


Figura 12 – Comparação entre a frequência de indivíduos por classe de CC de cada categoria demográfica em cada rio. **Legenda:** MJ: macho jovem; FJ: fêmea jovem; MA: macho adulto; (FNO): fêmea não ovígera; FO: fêmea ovígera.

Com relação à razão sexual, esta diferiu entre os dois rios ($\chi^2 = 58,85$; $gl = 1$; $p < 0,01$) (Tabela 2). Enquanto no Rio Araguari a proporção de fêmeas e machos observados é quase a mesma (1M:1,1F; $\chi^2 = 0,22$; $gl = 1$; $p = 0,64$); no Rio Grande ela é claramente desviada a favor das fêmeas (1M:2,5F; $\chi^2 = 48,35$; $gl = 1$; $p < 0,01$).

Tabela 2 – Distribuição de indivíduos por sexo em cada rio.

| Sexo | Araguari | Grande |
|--------------------|----------|--------|
| Fêmea | 366 | 575 |
| Macho | 337 | 233 |
| Razão sexual (m/f) | 0,92 | 0,41 |

Legenda: m: macho; f: fêmea.

Também foi detectada diferença entre os rios no que se refere à razão sexual por categoria demográfica. O Rio Grande apresentou a razão desviada a favor das fêmeas, tanto entre indivíduos jovens quanto entre adultos, mas o Rio Araguari não (Tabela 3 e Figura 8).

Tabela 3 – Razão sexual das categorias populacionais em cada rio.

| Categoria Populacional | Rio Araguari Teste Binomial | | | Rio Grande Teste Binomial | | |
|------------------------|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| | (p) | Intervalo de confiança (machos) | Intervalo de confiança (fêmeas) | (p) | Intervalo de confiança (machos) | Intervalo de confiança (fêmeas) |
| MJ x FJ | 0,07 | 167,48<187<206,86 | 204,14<224>243,52 | 0* | 128,70< 148<168,95 | 351,05<372<391,3 |
| MA x FA+FO | 0,66 | 133,79<150<168,10 | 124,89<142<159,20 | 0* | 70,01<85<101,23 | 186,77<203<217,99 |

Legenda: MJ: macho jovem; FJ: fêmea jovem; MA: macho adulto; (FNO): fêmea não ovigeras; FO: fêmea ovígera. Intervalo de confiança = 95%

3.3 Meta-análise

Foram relacionados 14 trabalhos sobre *M. amazonicum* com publicações compreendidas entre os anos de 1994 e 2017. Primeiramente, comparamos trabalhos que traziam dados sobre a proporção de cada morfotipo nas populações de *M. amazonicum* e quais eram os $CC_{\text{máximos}}$ observados em cada um destes trabalhos (Tabela 4). Depois, relacionamos os dados do trabalhos referente às bacias hidrográficas a que pertenciam e sua localização geográfica, os $CC_{\text{máximos}}$ de machos e fêmeas, as

características quanto ao fluxo de água (lêntico ou lótico) e à razão sexual observada ou o número de indivíduos de cada sexo que foi amostrado (Tabela 5).

Tabela 4 – Distribuição dos morfotipos nas populações estudadas, $CC_{\text{máximo}}$ observado para cada morfotipo e localização de cada população de machos em diferentes trabalhos publicados e encontrados neste trabalho.

| Morfotipo | $CC_{\text{méd}}$ | % de morfotipos | | Local | Referência |
|-----------|-------------------|-----------------|--|--------------------------------|----------------------------------|
| | | | | | |
| TC | 11,11 | 67% | | Rio Grande, Delta Minas Gerais | Presente estudo |
| CC | 12,33 | 25% | | Rio Grande, Delta Minas Gerais | Presente estudo |
| GC1 | 16,33 | 4% | | Rio Grande, Delta Minas Gerais | Presente estudo |
| GC2 | 21,00 | 5% | | Rio Grande, Delta Minas Gerais | Presente estudo |
| TC | 12,43 | NI | | Rio Tietê, São Paulo | Pantaleão et al. (2014) |
| CC | 16,35 | NI | | Rio Tietê, São Paulo | Pantaleão et al. (2014) |
| GC1 | 16,68 | NI | | Rio Tietê, São Paulo | Pantaleão et al. (2014) |
| GC2 | 17,30 | NI | | Rio Tietê, São Paulo | Pantaleão et al. (2014) |
| TC | 15,80 | NI | | Curuçá, Pará | Moraes-Riodades & Valenti (2004) |
| CC | 18,80 | NI | | Curuçá, Pará | Moraes-Riodades & Valenti (2004) |
| GC1 | 27,30 | NI | | Curuçá, Pará | Moraes-Riodades & Valenti (2004) |
| GC2 | 27,40 | NI | | Curuçá, Pará | Moraes-Riodades & Valenti (2004) |
| TC | 30,66 | 33% | | Rio Jaguaribe, Ceará | Santos et al. (2006) |
| CC | 35,21 | 56% | | Rio Jaguaribe, Ceará | Santos et al. (2006) |
| GC | 41,75 | 11% | | Rio Jaguaribe, Ceará | Santos et al. (2006) |

Legenda: $CC_{\text{méd}}$ – Comprimento de Carapaça médio; TC – *Translucent claw*; CC – *Cinnamon Claw*; GC1 – *Green Claw*; GC1 – *Green Claw 1*; GC2 – *Green Claw 2*; NI – Não Informado.

Tabela 5 – Trabalhos relacionados para a meta análise e dados obtidos.

| Tipo de Baía | Hidrodinâmica | Ponto | Região | Localidade | $CC_{\text{máx}}$ | | Proporção CC Macho/Fêmea | Razão sexual | Referência |
|--------------------|----------------|-------------|-------------------------|---|-------------------|--------------|--------------------------|--------------|-----------------------------------|
| | | | | | Macho | Fêmea | | | |
| Continental | Lêntico | LE5 | Amazônia | Lagos Amazônia | 17,00 | 18,00 | 0,94 | 0,15 | Odinetz Collar & Magalhães (1994) |
| Continental | Lêntico | LE6 | Amazônia | Reservatório de Tucuruí | 18,00 | 18,00 | 1,00 | 0,19 | Odinetz Collar & Magalhães (1994) |
| Continental | Lótico | LO2 | Amazônia | Rio Amazonas | 19,00 | 22,00 | 0,86 | 0,26 | Odinetz Collar & Magalhães (1994) |
| Continental | Lótico | LO3 | Amazônia | Rio Tocantins | 21,50 | 22,10 | 0,97 | 0,81 | Flexa et al. (2005) |
| Continental | Lótico | LO4 | Amazônia | Rio Tocantins | 28,00 | 26,00 | 1,08 | 0,80 | Odinetz Collar & Magalhães (1994) |
| Continental | Lêntico | LE8 | Paraná -Paraguai | Lagoa Baiazinha, Pantanal | 10,90 | 13,70 | 0,80 | 0,59 | Hayd & Anger (2013) |
| Continental | Lêntico | LE9 | Paraná -Paraguai | Lagoa de Cultura, Pantanal | 9,10 | 11,30 | 0,81 | 0,22 | Hayd & Anger (2013) |
| Continental | Lêntico | LE10 | Paraná -Paraguai | Reservatório Tietê | 8,50 | 11,40 | 0,75 | 0,59 | Pantaleão et al. (2012) |
| Continental | Lêntico | LE11 | Paraná -Paraguai | Rio Araguaí - UHE Miranda | 8,10 | 10,60 | 0,76 | 0,45 | Silva et al. (2019) |
| Continental | Lêntico | LE12 | Paraná -Paraguai | Rio Araguaí - UHE Nova Ponte | 7,80 | 10,80 | 0,72 | 0,19 | Porto (2017) |
| Continental | Lêntico | LE13 | Paraná -Paraguai | Rio Araguaí - UHE Miranda | 9,00 | 11,00 | 0,82 | 0,92 | Presente trabalho |
| Continental | Lêntico | LE17 | Paraná -Paraguai | UHE Mascarenhas de Moraes, Cassia | 24,90 | 28,70 | 0,87 | 0,24 | Paschoal e Zara (2017, 2018) |
| Continental | Lêntico | LE18 | Paraná -Paraguai | UHE Mascarenhas de Moraes, São B. do Glória | 23,50 | 19,10 | 1,23 | 1,19 | Paschoal e Zara (2017, 2018) |
| Continental | Lêntico | LE19 | Paraná -Paraguai | UHE Fumas, Carmo do Rio Claro | 10,50 | 14,30 | 0,73 | 0,99 | Paschoal e Zara (2017, 2018) |
| Continental | Lêntico | LE20 | Paraná -Paraguai | UHE Fumas, São José da Barra | 11,30 | 13,40 | 0,84 | 1,97 | Paschoal e Zara (2017, 2018) |
| Continental | Lótico | LO7 | Paraná -Paraguai | Rio Miranda, Pantanal | 11,10 | 11,20 | 0,99 | 0,37 | Hayd & Anger (2013) |
| Continental | Lótico | LO14 | Paraná -Paraguai | Rio Grande, Delta MG | 24,00 | 24,00 | 1,00 | 0,41 | Presente trabalho |
| Continental | Lótico | LO22 | Paraná -Paraguai | Rio Grande, Planura MG | 10,00 | 16,00 | 0,63 | 0,29 | Silva et al. (2018) |
| Estuário | Lótico | LO1 | Região Costeira | Rio Jaguaribe, Ceará | 19,20 | 20,60 | 0,93 | 0,67 | Santos et al. (2006) |
| Estuário | Lótico | LO15 | Região Costeira | Mazagão Velho, Amapá | 36,14* | 31,22* | 1,16 | 0,74 | Lima et al. (2014) |
| Estuário | Lótico | LO16 | Região Costeira | Ilha Santana, Amapá | 32,10* | 36,21* | 0,89 | 0,68 | Lima et al. (2014) |
| Estuário | Lótico | LO21 | Região Costeira | Baía do Guajará, Pará | 28,23 | 29,00 | 0,97 | 0,86** | Bentes et al. (2011) |

Legenda: * valores obtidos por equações de regressão propostas pelos respectivos autores; ** Valor médio obtido entre todas as coletas (adaptado de Hayd e Anger, 2013).

Na PCA, as componentes principal 1 (PC1 = 55,90%) e 2 (PC2 = 32,10%) explicaram juntas 88% da variância nos dados. Na componente 1 (horizontal) as variáveis que influenciaram a disposição dos dados foram, respectivamente e por ordem de importância, proporção de $CC_{máx}$ macho/fêmea (0,69) e $CC_{máx}$ (0,66) seguidas da razão sexual (0,27). Na componente 2 (vertical) a variável mais representativa foi razão sexual (0,95), que explicou, quase que exclusivamente, a posição dos dados no gráfico. É possível observar também que houve uma separação quase total entre os $CC_{máx}$ encontrados em ambientes lênticos (LE), agrupados mais à esquerda, e lóticos (LO), mais à direita na componente 1 (Figura 13).

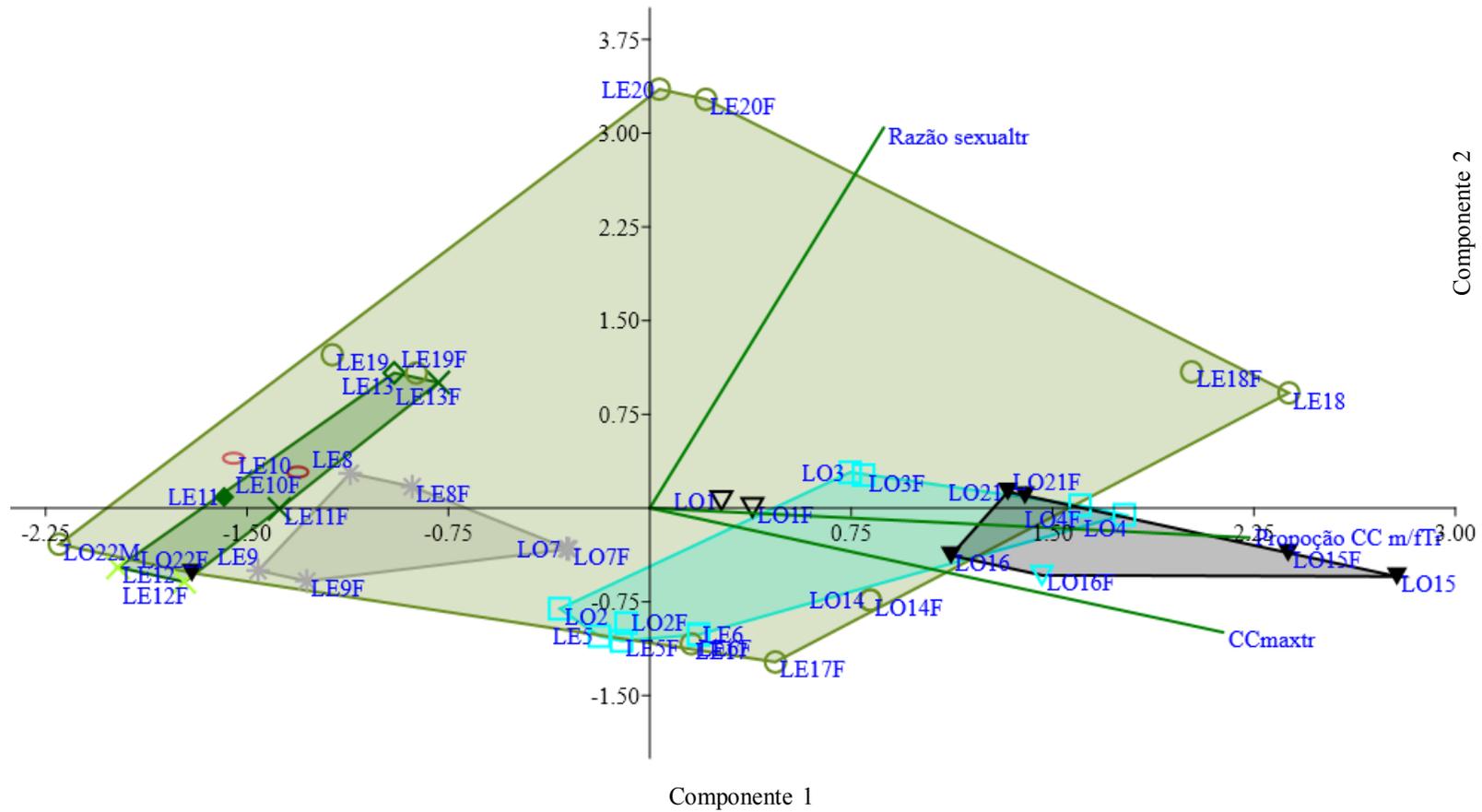
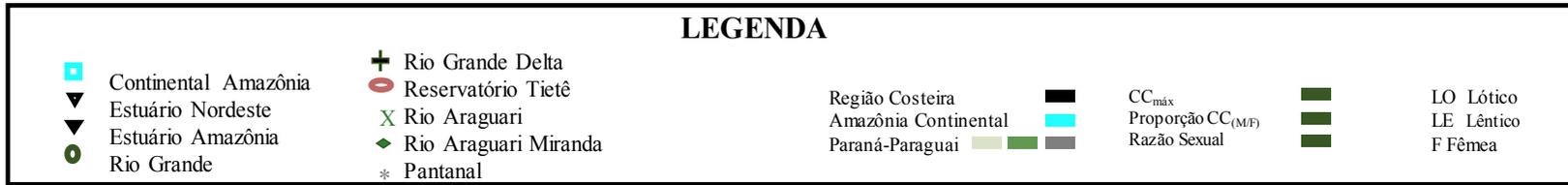


Figura 13 – Diagrama de ordenação dos dados através da Análise de Componentes Principais (PCA), considerando os dados provenientes da tabela 4.

A população do Rio Araguari (LE13, LE13F), amostrada neste trabalho, mostrou-se mais relacionada às populações da região do Pantanal e do Reservatório do Tietê, mas não distoa das populações encontradas por Paschoal (2017) no reservatório de Furnas. Já a população do Rio Grande (LO14, LO14F) também amostrada neste trabalho, parece estar mais próxima, morfologicamente, daquelas amostradas em ambientes continentais da Amazônia.

Além dessas informações, é possível notar que o Rio Grande é a bacia hidrográfica com maior variação no tamanho e na razão sexual das populações que o habitam. Mesmo quando comparados ambientes lênticos, há uma variação expressiva de tamanho dos indivíduos, que fica evidente no diagrama da PCA. A razão sexual teve forte influência nesta população, pois conferiu uma disposição dos dados na componente 2 (vertical) mais ampla que as demais populações.

DISCUSSÃO

As populações de *M. amazonicum* apresentam uma considerável variedade de características morfológicas e reprodutivas que refletem sua plasticidade fenotípica e alta adaptabilidade ambiental (Maciel e Valenti, 2009; Pantaleão et al. 2012, 2014; Vergamini et al., 2011). Este fato ficou evidente neste trabalho, uma vez que, na população do Rio Grande temos presença de morfotipos de machos, maior amplitude de CC (4,00 – 24,00 mm) e tamanhos médios equivalentes para machos e fêmeas, enquanto que na população do Rio Araguari, os morfotipos estão ausentes, a amplitude de CC é menor (4,00 – 11,00 mm) e há dimorfismo no tamanho médio de machos e fêmeas.

A caracterização ambiental dos pontos de coleta apresentou divergência apenas entre três parâmetros: fluxo dos cursos de água, sólidos dissolvidos totais e condutividade. Essa

divergência também se manteve quando comparamos os reservatórios de Miranda e Igaravapa. O estudo de Odinetz-Collart (1991) apontou esses três fatores como influentes no processo de maturação gonadal. Quando favorecem o aumento da produtividade primária do fitoplâncton, por possibilitarem maior disponibilidade de alimento poderiam, de forma indireta, reduzir a competição intra-específica das larvas permitindo um desenvolvimento expandido dessa fase e maior investimento em crescimento.

A diferença observada nos pontos de amostragem para sólidos dissolvidos totais e condutividade, somadas às diferenças encontradas entre os reservatórios (DBO, DQO, Nitrogênio Total, TDS e Clorofila a) nos informaram que o reservatório do Rio Grande (Igarapava) apresenta mais matéria orgânica disponível (Esteves, 1998), esse fato pode viabilizar a presença de morfotipos nesta população, uma vez que a organização da população com esta hierarquia exige um custo nutricional maior (Augusto e Valenti, 2016).

Quanto à variação de microhabitats, como presença/ausência de macrófitas, galhos submersos, raízes e troncos, ainda que a ocorrência dos mesmos seja diferente nos pontos amostrados, essa diferença não se confirma ao longo de toda extensão dos reservatórios em cada um dos rios. A ausência de uma vegetação submersa no ponto de coleta do Rio Araguari (Figura 5A), não é observada em outros pontos do mesmo. Nas margens do Parque Estadual do Pau Furado e também próximo ao pontilhão Uberlândia – Araguari, por exemplo, foi registrada tanto a presença de galhos, troncos submersos quanto de macrófitas e, em todos os locais havia a presença da espécie estudada (observação pessoal), mas não havia a presença de morfotipos (Porto, 2017, Silva et al., 2017). Portanto, concluiu-se que há similaridade entre os rios analisados e que o fator ambiental não é o maior responsável pela promoção da plasticidade encontrada entre as populações do Rio Grande e Rio Araguari.

Como a divergência nas características ambientais entre os dois rios não foi capaz de explicar a plasticidade encontrada, inferiu-se que a adoção de estratégias reprodutivas

distintas, capazes de maximizar o sucesso reprodutivo em diferentes ambientes (Odinetz-Collart, 1991) foi a principal característica divergente entre as populações estudadas e poderia explicar os resultados obtidos. O fato de não ter sido observada no Rio Araguari a presença de morfotipos de machos e as fêmeas apresentarem maiores tamanhos em relação aos machos dessa mesma população, pode indicar uma estratégia comum entre carídeos na qual os machos realizam busca sexual ativa.

Os machos do Rio Araguari que não fazem proteção das fêmeas, além de não destinarem energia para crescimento somático, atingem a fase adulta mais cedo, quando comparados aos machos das populações do Rio Grande (Bauer e Abdalla, 2001; Correa e Thiel, 2003, Bauer e Thiel, 2011; Paschoal et al., 2013, 2016) e podem investir energia na produção de gametas. Já as fêmeas, que direcionam a energia para o crescimento do abdome e pleuras, garantem maiores taxas de fecundação e proteção de embriões (Bauer, 2004; Paschoal et al. 2013, 2016), explicando o fato de as fêmeas do Rio Araguari apresentarem tamanho médio maior que os machos deste mesmo rio. Essa mesma estratégia foi observada tanto por Pantaleão et al. (2012), em ambientes lênticos continentais da Bacia do rio Tietê, quanto por Hayd e Anger (2013) em regiões lóticas e lênticas do Pantanal, populações também de pequeno porte.

Tanto Pantaleão et al. (2012) quanto Hayd e Anger (2013) apontam que a cópula por busca ativa pode explicar a ausência dos morfotipos de machos, mas Pantaleão (2012) ressalta a possibilidade de existir uma predação preferencial por tamanhos maiores e também uma limitação de nutrientes como pressões que limitam expressão dos morfotipos dominantes na população. Hayd e Anger (2013) refutam essa última inferência, já que em seus estudos notaram que a diferença entre as taxas de crescimento encontradas para populações de ambiente naturais com menos recursos alimentares e de cativeiro com possibilidade de regulação destes recursos, ainda que diferentes, não eram tão significativas quanto as

encontradas entre as populações de diferentes bacias hidrográficas. Portanto, o ambiente não exerce tanta influência na taxa de crescimento dos machos de *M. amazonicum*, e essa variabilidade seria causada por uma diversidade genética.

Esse contra-ponto de Hayd e Anger (2013) que minimizam a influência dos fatores ambientais na taxa de crescimento dos machos, fez mais sentido quando observou-se que o Rio Grande apresenta os morfotipos dominantes tanto na região de Igarapava - SP (presente estudo), quanto em Cássia e São Batista do Glória em Minas Gerais (Paschoal, 2017), mas não nas regiões de São João Batista e Carmo do Rio Claro (Paschoal, 2017). Ou seja, há ocorrência de populações com diferenças na estrutura demográfica e estratégias de reprodução, sob as mesmas condições ambientais ao longo de uma bacia hidrográfica. A diferença de tamanho entre machos fica muito clara, quando comparamos os CCs mínimos. No Rio Araguari, os primeiros machos adultos foram identificados na classe CC: 6,00 – 6,99 mm, valores um pouco maiores que os encontrados nas populações de animais de pequeno porte do trabalho de Pantaleão et al. (2012) em ambientes semelhantes ao deste estudo.

Também havia muita similaridade com os resultados encontrados por Paschoal (2017) e Paschoal e Zara (2018, 2019) nas populações de animais de pequeno porte do Rio Grande (São João Batista e Carmo do Rio Claro: CC = 5,3 – 6,3 mm), nas quais foi verificada uma assincronia entre a maturidade morfológica e funcional de machos. Além disso, a maturidade fisiológica verificada nas populações dos estudos de Paschoal e Zara (2018, 2019) foi alcançada em tamanhos ainda mais reduzidos que os valores da classe CC referenciada. Essa última descoberta nos permite inferir que se a maturidade fisiológica pode ocorrer em estágios de tamanho ainda mais reduzidos que aos observados para a maturidade morfológica. As populações do Rio Araguari podem estar sujeitas ao mesmo evento, sendo observado um crescimento somático inferior aos espécimes do Rio Grande.

Já os resultados obtidos da população do Rio Grande evidenciaram a presença de morfotipos de machos, indicando a adoção de uma estratégia reprodutiva de “guarda temporária de fêmeas”, diferentemente do observado na população do Rio Araguari. Os machos dominantes fazem a guarda das fêmeas durante o período de muda (Karplus e Barki, 2018) e, para isso, investem em crescimento somático e desenvolvimento de estruturas de defesa. Este custo energético garante um sucesso de fertilização de 50% das fêmeas. Os machos submissos, por sua vez, são capazes de fecundar fêmeas que estejam sendo guardadas por machos dominantes. Assim, ao invés de investirem energia em crescimento, desenvolvem habilidades para vencer a barreira dos machos dominantes e alcançam um sucesso de até 34% de fecundação de fêmeas sob guarda (Correa e Thiel, 2003; Bauer e Abdalla, 2011; Karplus e Barki, 2018).

Ainda que os machos do Rio Grande ($CC_{\text{máximo}} = 24,00$ mm) não alcancem os valores de CC dos machos encontrados no Rio Jaguaribe Ceará ($CC_{\text{máximo}} = 41,75$ mm) (Santos et al., 2006), nem sejam similares entre eles as proporções de morfotipos (Rio Grande – TC = 67%; CC = 25%; GC = 4%; Rio Jaguaribe – TC = 33%; CC = 56%, GC = 11%) (Tabela 4) a hierarquia apresenta-se mais próxima ao que ocorre no Ceará, do que o que se dá no Rio Araguari, onde 100% de machos são TC.

A presença dos morfotipos dominantes, somada à ausência na diferença de CC entre machos e fêmeas é um claro indicativo da estratégia reprodutiva adotada pela população do Rio Grande. É possível que o investimento em crescimento dos espécimes do Rio Grande seja uma resposta à pressão competitiva que a existência de morfotipos exerce. Assim, quando há presença de morfotipos, os espécimes tendem a apresentar amplitudes de tamanho maior (Rio Grande 24,0 mm vs. Rio Araguari 9,0 mm), uma vez que o trade-off entre crescimento somático e tempo para maturidade sexual ocasiona maior sucesso na competição intraespecífica (Moraes-Riodades e Valenti, 2004; Paschoal e Zara, 2018).

Este fato também pode ser considerado quando nota-se a sincronia na maturidade de machos e fêmeas no Rio Grande ($CC_{MA} = CC_{FNO} = 9,0$ mm), que não se repete no Rio Araguari ($CC_{MA} = 6,0$ mm vs. $CC_{FNO} = 9,0$ mm). Os machos do Rio Grande sofrem pressão de competição por fêmeas e, portanto, os indivíduos que apresentam amadurecimento sexual retardado e investem em crescimento somático levam vantagem competitiva sobre os demais. Já no Rio Araguari, como não há morfotipos e a razão sexual é quase 1:1, é vantagem para os machos amadurecerem sexualmente mais rápido (Moraes-Riodades e Valenti, 2004; Paschoal e Zara, 2018).

É sabido, no entanto, que as populações de *M. amazonicum* tem, geralmente, a razão sexual desviada para as fêmeas e estas apresentam maior tamanho corporal (CC) que os machos. Tal padrão é associado às diferenças nas taxas de migração, predação, mortalidade e no recrutamento diferencial de sexos (Odinetz Collart, 1991; Hayd e Anger, 2013; Lima et al., 2014).

Quando foi analisada a dinâmica das populações do Rio Grande e do Rio Araguari (estratégia reprodutiva, hierarquia de machos, dimorfismo sexual) deste estudo e como elas se relacionam com os resultados obtidos em outros trabalhos, notou-se que a diversidade molecular encontrada por Vergamini et al. (2011), que descreve a existência de três clados (1 – populações continentais da região amazônica; 2 – populações continentais da bacia Paraná/Paraguai; 3 – populações costeiras da região norte e nordeste do Brasil) é concordante com a diversidade morfológica, ou seja, os grupos formados pela variabilidade morfológica encontrada são os mesmos grupos formados pelos clados de Vergamini et al. (2011).

As populações encontradas no Rio Araguari (Silva 2014; Porto 2017; presente estudo), na região do Pantanal (Hayd e Anger, 2013), no Rio Tietê (Pantaleão et al., 2012), e as populações de animais de pequeno porte do Rio Grande em São João Batista e Carmo do Rio Claro (Paschoal, 2017) tendem a estar próximas do clado 2, uma vez que não apresentam

morfotipos de machos, as fêmeas tendem a ser maiores que os machos e com razão sexual mais próxima do esperado (1M:1F). Já as populações de animais de grande porte do Rio Grande encontradas em Cássia, São Batista do Glória e Igarapava (Paschoal, 2017; presente estudo) assemelham-se àquelas encontradas no clado 1, com animais com um tamanho médio maior (superior aos encontrados no clado 2) e razão sexual desviada a favor das fêmeas .

O Rio Grande, por sua vez, apresenta uma particularidade, pois abriga tanto populações similares às pertencentes ao clado 1, como as que ocorrem no clado 2, como relatado por Paschoal (2017) e Paschoal e Zara (2018, 2019) na região de São José da Barra e Carmo do Rio Claro. Tal fato evidencia que a pressão ambiental não é o principal promotor da variabilidade na estrutura populacional de *M. amazonicum*, uma vez que assim como foi encontrado nos trabalhos de Pantaleão et al. (2012, 2014), um mesmo rio pode apresentar populações morfologicamente distintas.

Por meio da PCA verificou-se que o Rio Grande configura-se, dentre os rios já estudados até o presente momento, como aquele que possui a maior variabilidade de fenótipos entre populações e, possivelmente, configura-se como uma área que permite fluxo gênico entre os cladros 1 e 2. O contexto histórico da expansão do mercado de aquicultura, a introdução acidental de *M. amazonicum* nos centros de cultivo da CESP, aliados à fuga acidental de alguns animais, a prática do “pesque e pague”, amplamente disseminada no estado de São Paulo, com espécies de peixes transportadas do Pantanal (Magalhães et al., 2005), podem ter permitido que este rio recebesse populações de cladros distintos.

É importante ressaltar também que o Rio Grande possui várias hidrelétricas instaladas, que podem funcionar como limitantes de migração das populações rio acima. Pensando que o Rio Araguari é tributário do Rio Paranaíba e este por sua vez deságua no Rio Grande, é possível que exista fluxo gênico entre essas populações rio abaixo (Rio Araguari > Rio Paranaíba > Rio Grande) o que seria pouco provável no sentido contrário, já que oito

usinas hidrelétricas separam os rios Grande e Araguari, a saber: Nova Ponte, Capim Branco 1 e 2, Amador Aguiar 1 e 2, Furnas (Itumbiara) Cachoeira Dourada, São Simão, Água Vermelha. Se considerarmos as usinas que separam os pontos de coleta, esse número sobe para nove, pois precisam ser adicionadas as UHEs de Marimondo e Porto Colômbia e descartada a UHE de Nova Ponte (que encontra-se a montante do ponto de coleta no Rio Araguari).

Assim, se o fluxo rio acima (sentido Rio Grande – Rio Araguari) é comprometido por barreiras físicas, é de se esperar que as populações do Rio Araguari sejam, portanto, mais isoladas e que tendam a manter suas características populacionais como exclusivas ao clado 2, como encontramos neste estudo e também nos relatos de Hayd e Anger (2013) sobre as populações da região do Pantanal.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Fica evidente que as populações do Rio Grande e do Rio Araguari apresentam diferenças tanto morfológicas quanto de razão sexual. No Rio Araguari, a ausência de morfotipos, a razão sexual de 1:1 e a amplitude de tamanho inferior em relação às populações do Rio Grande e as encontradas na Amazônia Continental e nas regiões costeiras, enquadram a população no clado 2, proposto por Vergamini et al. (2011). Já no Rio Grande, a presença de morfotipos, a amplitude de tamanho maior e a razão sexual desviada a favor das fêmeas enquadram a população no clado 1.

É possível ainda que o Rio Grande funcione como uma área onde exista fluxo gênico entre os clados 1 e 2, pois a disposição dos resultados encontrados nesse rio por vários trabalhos distintos evidenciou sua similaridade com populações que estão espacialmente distantes, mas que foram utilizadas como fonte de espécimes de povoamento acidental ou não na bacia do Rio Paraná.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anger, K (2013) Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology* 33, 151–183. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002124>
- Augusto, A, Valenti, WC (2016) Are there any physiological differences between the male morphotypes of the freshwater shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae)? *Journal of Crustacean Biology*, 36, 716–723. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002467>.
- Baccaro, CAD (1991) Unidades geomorfológicas do triângulo mineiro: estudo preliminar. *Revista Sociedade e Natureza*, 3, 37–2.
- Barki, A, Karplus, I, Goren, M (1991) Morphotype related dominance hierarchies in males of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea, Palaemonidae). *Behaviour*, 145-160. <https://doi.org/10.1163/156853991X00508>
- Bauer, RT (1989) Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127, 177–187. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90183-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90183-4)
- Bauer, RT (2004) Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press.
- Bauer, RT, Thiel, M (2011) First description of a pure search mating system and protandry in the shrimp *Rhynchocinetes uritai* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology*, 31, 286–295. <https://doi.org/10.1651/10-3378.1>
- Bauer, RT, Abdalla, JH (2001) Male mating tactics in the shrimp *Palaemonetes pugio* (Decapoda, Caridea): precopulatory mate guarding vs. pure searching. *Ethology*, 107, 185–199. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00636.x>
- Begg, GA, Waldman, JR, (1999) An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research*, 43, 35–44. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00065-X).

- Bentes, B., Martinelli, JM, Souza, LS, Cavalcante, DV, Almeida, MC, Isaac, VJ (2011) Spatial distribution of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in two perennial creeks of an estuary on the northern coast of Brazil (Guajará Bay, Belém, Pará). Brazilian Journal of Biology, 71(4), 925-935. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842011000500013>
- Bialetzki, A, Nakatani, K, Baumgartner, G, Bond-Buckup, G (1997). Occurrence of *Macrobrachium amazonicum* (Heller)(Decapoda, Palaemonidae) in Leopoldo's inlet (Ressaco do Leopoldo), upper Paraná River, Porto Rico, Paraná, Brazil. Revista brasileira de Zoologia, 14(2), 379–390. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751997000200011>
- Castro, RMC, Casatti, L, Santos, HF, Melo, ALA, Martins, LSF, Ferreira, KM, Gibran, FZ, Benine, RC, Carvalho, M, Ribeiro, AC, Abreu, TX, Stopiglia, R, Langeani, F (2004) Estrutura e composição da ictiofauna de riachos da bacia do Rio Grande no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Biota Neotropica, 4, 1–39. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032004000100006>.
- Correa, C, Thiel, M (2003) Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. Revista Chilena de Historia Natural, 76, 187–203. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2003000200006>
- Da-Silva, TE, Alves, DFR, Barros-Alves, SDP, Almeida, AC, Taddei, FG, Fransozo, A (2018). Morphometric differences between two exotic invasive freshwater caridean species (genus *Macrobrachium*). Invertebrate Reproduction and Development, 62(4), 221–228. <https://doi.org/10.1080/07924259.2018.1505668>
- Esteves, FA (1998) Fundamentos de Limnologia. Rio de Janeiro: Interciência.
- Fernandes, LA, Coimbra, AM (2000) Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). Revista Brasileira de Geociências, 30, 4, 717–728. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2000304717728>
- Flauzino, FS (2014) Qualidade da água e de sedimentos nos reservatórios das usinas hidrelétricas de Nova Ponte e Miranda Minas Gerais. 2014. 147 f. Tese de

Doutorado. Instituto de Geografia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.

Flexa, CE, Silva, KCA, Cintra, IHA (2005) Morfometria do camarão-canela, *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862), no município de Cametá – Pará. Boletim Técnico-científico do Cepnor, 5, 41–54. <https://doi.org/10.17080/1676-5664/btcc.v5n1p41-54>

Franceschini-Vicentini, IB, Ribeiro, K, Papa, LP, Marques Junior, J, Vicentini, CA, Valenti, PMCM (2009) Histoarchitectural features of the hepatopancreas of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. International Journal of Morphology, 27, 121–128. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022009000100022>.

Freire, JL, Bentes, B, Fontes, VB, da Silva, EM (2017) Morphometric discrimination among three stocks of *Macrobrachium amazonicum* in the Brazilian Amazon. Limnologia, 64, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.01.007>.

García-Dávila, CR, Magalhães, C (2003) Revisão taxonômica dos camarões de água doce (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae, Sergestidae) da Amazônia peruana. Acta Amazonica, 33, 663–686. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672003000400013>

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

Graur, D (2001) Mutational Change in Evolution. In Encyclopedia of Life Sciences (ELS). Wiley, Chichester, United Kingdom.

Guest, WC, Durocher, PP (1979) Palaemonid Shrimp, *Macrobrachium amazonicum*: Effects of salinity and temperature on survival. The Progressive Fish-Culturist 41, 14–18. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1979\)41\[14:PSMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)41[14:PSMA]2.0.CO;2).

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.v61i1.10881>.

- Holthuis, LB (1952) A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemonidae. Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Paper, 12, 1-396.
- Ibrahim, ANAF (2011) Controle social do crescimento do camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Centro de Aquicultura.
- IGAM - Instituto Mineiro de Gestão das Águas (2014) Monitoramento da qualidade das águas superficiais de Minas Gerais em 2013: resumo executivo 1–68.
- Ismael, D, New, MB (2000) Biology. In: New, MB, Valenti, WC (Eds.), Freshwater prawn culture: the Farming of *Macrobrachium rosenbergii*. Blackwell, Oxford, pp. 18– 40. <https://doi.org/10.1002/9780470999554.ch3>
- Karplus, I e Barki, A (2018) Male morphotypes and alternative mating tactics in freshwater prawns of the genus *Macrobrachium*: A review. Reviews in Aquaculture, 1–16. <https://doi.org/10.1111/raq.12273>.
- Karplus, I, Hulata, G, Ovadia, D, Jaffia, R (1992) Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii*: IV. The role of claws in bull–runt interactions. Aquaculture, 105, 281–296. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(92\)90093-Z](https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90093-Z)
- Laufer, H, Sagi, A, Ahl, JSB (1994) Alternate mating strategies of polymorphic males of *Libinia emarginata* appear to depend on methyl farnesoate. Invertebrate Reproduction and Development, 26, 41-44. <https://doi.org/10.1080/07924259.1994.9672399>
- Lima, JF, Silva, LMA, Silva, TC, Garcia, JS, Pereira, IS, Amaral, KDS (2014) Reproductive aspects of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) in the State of Amapá, Amazon River mouth. Acta Amazonica, 44, 245–254. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200010>.
- Lucena-Frédou, F, Rosa-Filho, JS, Silva, MCN, Azevedo, EF (2010) Population dynamics of the river prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) on Combu Island (Amazon Estuary). Crustaceana, 83, 277–290. <https://doi.org/10.1163/001121609X12596543952298>.

- Lynch, M, Gabriel, W (1987) Environmental Tolerance. *American Naturalist*, 129, 283–303. <https://doi.org/10.1086/284635>.
- Maciel, CR, Valenti, WC (2009) Biology, Fisheries, and Aquaculture of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*: A Review. *Nauplius* 17, 61–79.
- Maciel, CR, Valenti, WC (2014) Effect of tank colour on larval performance of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. *Aquaculture Research*, 45, 1041–1050. <https://doi.org/10.1111/are.12048>.
- Maciel, CR, New, MB, Valenti, WC (2012) The predation of *Artemia nauplii* by the larvae of the Amazon River prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), is affected by prey density, time of day, and ontogenetic development. *Journal of the World Aquaculture Society*, 43, 659–669. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2012.00599.x>.
- Magalhães, C (2001) Diversity, distribution, and habitats of the macroinvertebrate fauna of the Río Paraguay and Río Apa, Paraguay, with emphasis on decapod crustaceans, in: Barry Chernoff, Philip W. Willink, and J.R.M. (Ed.), *RAP Bulletin of Biological Assessment*. Conservation International, Washington, DC, pp. 68–72.
- Magalhães, C, Bueno, SLS, Bond-Buckup, G, Valenti, WC, Melo Da Silva, HL, Kiyohara, F, Mossolin, EC, Rocha, SS (2005) Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of São Paulo, Brazil: Records and possible causes of their introduction. *Biodiversity Conservation*, 14, 1929–1945. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-2123-8>.
- Meireles, AL, Valenti, WC, Mantelatto, FL (2013) Reproductive variability of the Amazon River prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae): influence of life cycle on egg production. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41, 718–731. <https://doi.org/103856/vol41-issue4-fulltext-8>.
- Minas Gerais. Deliberação Normativa nº09, de de 16 de junho de 2004. Diário do Executivo - Minas Gerais. Minas Gerais, 3 de julho de 2004.
- Minas Gerais. Deliberação Normativa nº34, de de 16 de agosto de 2010. Diário do Executivo - Minas Gerais. Minas Gerais, 17 de agosto de 2010.

- 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-Riodades, PMC, Valenti, WC (2004) Freshwater prawn farming in Brazil. Global Aquaculture Advocate, 7, 52–53.
- Moraes-Valenti, P, Valenti, WC (2010) Culture of the Amazon River Prawn *Macrobrachium amazonicum*, in: New, M, Valenti, W, Tidwell, J, D’Abramo, L, Kutty, M (Eds.), Freshwater Prawns- Biology and Farming. Wiley, Chichester, UK., pp. 485–501. <https://doi.org/10.1002/9781444314649.ch14>.
- Moraes-Valenti, PM, Valenti, WC (2007) Effect of intensification on grow out of the Amazon River prawn, *Macrobrachium amazonicum*. Journal of the World Aquaculture Society, 38, 516–526. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2007.00125.x>
- Mousseau, TA, Olvido, AE (2005). Geographical variation, p.1-7. In Encyclopedia of Life Sciences (ELS). Wiley, Chichester, United Kingdom.
- Nagamine, C. M., Knight, A. W. (1980). Development, maturation, and function of some sexually dimorphic structures of the Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana, 39(2), 141–152. <https://doi.org/10.1163/156854080X00049>
- Nishiyama, L, Baccaro, CAD (1989) Aproveitamento dos recursos minerais nas regiões do Triângulo Mineiro e Alto Paranaíba – Uma agressão ao meio ambiente. Sociedade & Natureza, 1(1), 49–52.
- Odinetz-Collart, O (1987). La pêche crevettière de *Macrobrachium amazonicum* (Palaemonidae) dans le Bas-Tocantins après fermeture du barrage de Tucuruí (Brésil). Revista de Hydrobiología Tropical, 20(2), 131–144.
- Odinetz-Collart, O (1991) Strategie de reproduction de *Macrobrachium amazonicum* en Amazonie Centrale (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). Crustaceana 61, 253–270. <https://doi.org/10.1163/156854091X00146>.
- Odinetz-Collart, O, Moreira, LC (1993) Potencial pesqueiro de *Macrobrachium amazonicum* na Amazônia Central (Ilha do Careiro): variação da abundância e do comprimento. Amazoniana, 12, 399-413.

- Odinetz-Collart, O, Magalhães, C (1994) Ecological constraints and life history strategies of palaemonid prawns in Amazônia. *Verhandlungen Internationalen Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, 25, 2460–2467. <https://doi.org/10.1080/03680770.1992.11900670>.
- Odinetz-Collart, O, Rabelo, H (1996) Variation in egg size of the fresh-water prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology* 16, 684–688. <https://doi.org/10.2307/1549189>.
- Pantaleão, JAF, Hirose, GL, 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 and Development*, 56, 37–41. <https://doi.org/10.1080/07924259.2011.587276>.
- Pantaleão, JAF, Hirose, GL, Costa, RC (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. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.03713>.
- Paschoal, LRP, Zara, FJ (2018) Sperm count of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) populations with distinct life histories, with introduction of a simple counting method. *Aquaculture* 491, 368–374. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.12.046>.
- Paschoal, LRP, Zara, FJ (2019) The androgenic gland in male morphotypes of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *General and Comparative Endocrinology*, 275(1), 6–14. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.01.014>.
- Paschoal, LRP (2017) *Biologia e ecologia de Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) e sua importância em reservatórios neotropicais 321. Tese de doutorado. Instituto de Biociências. UNESP, Rio Claro, SP.
- Paschoal, LRP, Guimarães, FJ, Couto, ECG (2013) Relative growth and sexual maturity of the freshwater shrimp *Palaemon pandaliformis* (Crustacea, Palaemonidae) in northeastern of Brazil (Canavieiras, Bahia). *Iheringia. Série Zoológica*, 103, 31–36. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212013000100004>.

- Paschoal, LRP, Guimarães, FJ, Couto, ECG, Paschoal, LRP, Guimarães, FJ, Couto, ECG, (2016) Growth and reproductive biology of the amphidromous shrimp *Palaemon pandaliformis* (Decapoda: Caridea) in a Neotropical river from northeastern Brazil. *Zoologia*, 33(6), e20160060. <https://doi.org/10.1590/s1984-4689zool-20160060>.
- Petri, S, Fúlfaro, VJ (1983) *Geologia do Brasil: Fanerozóico*. São Paulo: Quercus, TA: Editora da USP (Biblioteca de Ciências Naturais, v.9).
- Pileggi, LG, Mantelatto, FL (2010) Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. *Invertebrate Systematics*, 24, 194–208. <https://doi.org/10.1071/IS09043>.
- Porto, A (2017) *Biologia e ecologia do camarão Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) em águas continentais no estado de Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.
- Quantitative Skills (2018). The binomial distributions for mobiles. Disponível em: <https://www.quantitativeskills.com/sisa/distributions/binomial.htm>. Acessado em: outubro, 2018.
- Rezende, L, Paschoal, P, Souza, RM, Guimarães, FJ, Da Conceição, E, Couto, G (2013) Phytophilous caridean shrimps (Atyidae and Palaemonidae) in Salsa river (Canavieiras, Bahia, Brazil), Nauplius, 21(1), 123-126. <http://dx.doi.org/10.1590/S0104-64972013000100011>.
- Rosendo, JDS (2005) Índices de vegetação e monitoramento do uso do solo e cobertura vegetal na bacia do rio Araguari - MG - utilizando dados do sensor modis. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geografia. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.
- Santos, JA, Sampaio, CM, Soares Filho, AA (2006) Male population structure of the Amazon river prawn (*Macrobrachium amazonicum*) in a natural environment. *Nauplius*, 14(2), 55-63.

- Silva, A (2012). Usina Hidrelétrica de Miranda e as mudanças socioespaciais em Indianópolis - MG. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geografia. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.
- Silva, R, 2014. Ecologia populacional e reprodutiva de *Macrobrachium amazonicum* (Heller , 1862) (Decapoda : Palaemonidae) no reservatório da Usina Hidrelétrica de Miranda, rio Araguari, MG. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.
- Silva, R, Cunha, MC, Mossolin, E, Jacobucci, GB (2019). Population structure of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) in Miranda Hydroelectric Plant Reservoir, Araguari river, Minas Gerais, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* (in press).
- Silva, R, Jacobucci, GB, Mossolin, E (2017) Reproductive biology of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) in a reservoir situated in Minas Gerais State, southeastern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45, 776–786. <https://doi.org/10.3856/vol45-issue4-fulltext-13>.
- Siságua (2019). Sistema de Informação de Qualidade da Água dos Reservatórios da Cemig (Siságua). CEMIG – Companhia Energética de Minas Gerais. Disponível em: <http://www2.cemig.com.br/sag/>. Acessado em: Janeiro, 2019.
- Taborsky, M, Oliveira, RF, Brockmann, HJ (2008) The evolution of alternative reproductive tactics: Concepts and questions, in: Oliveira, RF, Taborsky, M, Brockmann, HJ (Eds.), *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–22. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542602.002>.
- Vaz, MM, Torquato, VC, Barbosa, NDC (2000) Guia ilustrado de peixes da bacia do Rio Grande. CEMIG/CETEC, Belo Horizonte, 144p.
- Vergamini, F, Pileggi, L, Mantelatto, F (2011) Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Contributions to Zoology*, 80, 67–83. <https://doi.org/10.1163/18759866-08001003>
- Volpato, GL, Hoshino, K (1984). Adaptative process derived from the agonitic behavior in the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897). *Boletim de Fisiologia Animal*, 8, 157-163.

- Wickler, W, Seibt, U (1981) Monogamy in Crustacea and Man. Zeitschrift für Tierpsychologie, 57(3-4), 215-234. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0310.1981.tb01924.x>
- Ziesler, R, Ardizzone, G (1979). The inland waters of Latin America. FAO, Rome, Italy.
- Zimmermann, G, Bosc, P, Valade, P, Cornette, R, Améziane, N, Debat, V (2011) Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island. Acta Zoologica, 93, 492–500. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2011.00524.x>.