



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
BIODIVERSIDADE**



AMANDA FRANCO DE MORAIS

**O EFEITO DO AMBIENTE NA DISTRIBUIÇÃO E NO PROCESSO DE
DIVERSIFICAÇÃO DE CAMARÕES DO GÊNERO *MACROBRACHIUM***

UBERLÂNDIA

2023

AMANDA FRANCO DE MORAIS

**O EFEITO DO AMBIENTE NA DISTRIBUIÇÃO E NO PROCESSO DE
DIVERSIFICAÇÃO DE CAMARÕES DO GÊNERO *MACROBRACHIUM***

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade da Universidade Federal de Uberlândia, como um dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Ariádine Cristine de Almeida

**Co-Orientador: Dr. Douglas Fernandes Rodrigues
Alves**

UBERLÂNDIA - MG

2023

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

M827e
2023 Morais, Amanda Franco de, 1998
 O efeito do ambiente na distribuição e no processo de diversificação
 de camarões do gênero *Macrobrachium* [recurso eletrônico] / Amanda
 Franco de Morais. - 2023.

Orientadora: Ariádine Cristine de Almeida.

Coorientador: Douglas Fernandes Rodrigues Alves.

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

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2023.8065>

Inclui bibliografia.

1. Ecologia. I. Almeida, Ariádine Cristine de, 1985-, (Orient.). II.
Alves, Douglas Fernandes Rodrigues, 1979-, (Coorient.). III. Universidade
Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais. IV. Título.

CDU: 574

André Carlos Francisco
Bibliotecário - CRB-6/3408



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e
Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
 Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.lib.ufu.br - ecologia@umarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 328, PPGE CB				
Data:	vinte e sete de julho de dois mil e vinte e três	Hora de início:	09:15	Hora de encerramento:	11:40
Matrícula do Discente:	12122ECR016				
Nome do Discente:	Amanda Franco de Moraes				
Título do Trabalho:	O Efeito do Ambiente na Distribuição e no Processo de Diversificação de Camarões do Gênero <i>Macrobrachium</i>				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia aplicada e conservação				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Tornando modelos de distribuição geográfica mais aplicáveis para a conservação de espécies				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Pablo Ariel Martinez - UFS; Victor Alberto Tagliacollo - INBIO/UFU e Ariádine Cristine de Almeida - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

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

A seguir o(a) 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.

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 27/07/2023, às 11:35, 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 **Victor Alberto Tagliacollo, Professor(a) do Magistério Superior**, em 27/07/2023, às 12:54, 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 **Pablo Ariel Martinez, Usuário Externo**, em 07/08/2023, às 10:36, 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 **4602396** e o código CRC **11986C39**.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de expressar minha sincera gratidão a todas as pessoas que estiveram ao meu lado ao longo desses dois anos de mestrado. Quero fazer um agradecimento especial à minha orientadora, Prof^a. Dr^a. Ariádine Cristine de Almeida. Além da sua orientação e confiança, sou imensamente grata pelo suporte e pelas oportunidades que você me proporcionou. Também desejo expressar minha profunda gratidão ao meu coorientador, Dr. Douglas Fernandes Rodrigues Alves, um pesquisador excepcional com quem tive o prazer de trabalhar. Você foi um guia de confiança quando nada parecia que iria dar certo, e generosamente dedicou seu tempo para me auxiliar como coorientador. Serei eternamente grata por isso.

Sou extremamente grata aos meus amigos que me apoiaram, tanto de forma direta quanto indireta, durante o desenvolvimento deste projeto. Agradeço por compreenderem minha intensidade e energia durante os últimos meses de finalização da dissertação. Um agradecimento especial vai para o meu namorado, João Victor. Sem você, a coragem e a motivação para continuar não teriam sido as mesmas. Espero ser o suporte para você assim como você foi para mim tantas vezes. Agradeço também a minha família, sobretudo meus pais e irmão, pelos ensinamentos, conselhos e incentivos ao longo de todo o percurso. Sua presença e apoio foram fundamentais para que eu chegasse até aqui.

Agradeço aos membros da banca por terem aceitado o convite para avaliar este trabalho, tenho plena confiança de que suas contribuições serão fundamentais para o aprimoramento desta pesquisa. Além disso, é de extrema importância mencionar e agradecer ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade da Universidade Federal de Uberlândia. Sou imensamente grata à coordenação e à secretaria do programa pelo apoio inestimável durante todo o desenvolvimento do meu mestrado. Também quero expressar minha profunda gratidão à CAPES (o presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001) pela bolsa de mestrado, que viabilizou essa etapa tão importante da minha trajetória acadêmica. Agradeço pela oportunidade concedida e pelo suporte oferecido ao longo dessa jornada.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUÇÃO GERAL	01
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	03
CAPÍTULO 1: Fatores que conduzem a riqueza de espécies de <i>Macrobrachium</i> em escala global.....	13
RESUMO	13
ABSTRACT.....	14
INTRODUÇÃO.....	15
MATERIAL E MÉTODOS.....	17
RESULTADOS.....	19
DISCUSSÃO.....	24
CONCLUSÕES.....	27
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	27
CAPÍTULO 2: Evolução de nicho ecológico e diversificação de camarões do gênero <i>Macrobrachium</i> nas Américas	37
RESUMO	37
ABSTRACT.....	38
INTRODUÇÃO.....	39
MATERIAL E MÉTODOS.....	41
RESULTADOS.....	44
DISCUSSÃO.....	59
CONCLUSÕES	62
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	63

RESUMO

Morais, Amanda Franco de. 2023. O efeito do ambiente na distribuição e no processo de diversificação de camarões do gênero *Macrobrachium*. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 81p.

Através de abordagens filogenéticas e geográficas, ecólogos e biogeógrafos têm buscado compreender os processos que moldam a diversidade. Os camarões do gênero *Macrobrachium*, pertencente à família Palaemonidae, têm uma ampla distribuição global em ambientes de água doce e estuarinos. As diversas estratégias reprodutivas dessas espécies contribuem para seu sucesso em conquistar sistemas costeiros e continentais, tanto tropicais quanto temperados. Devido à sua biologia complexa, ampla distribuição geográfica e diversidade de habitats, os camarões do gênero *Macrobrachium* são um grupo ideal para explorar a relação entre a evolução do nicho e os processos de diversificação. Dividida em dois capítulos, o primeiro explorou diferentes hipóteses sobre o papel do ambiente na distribuição global da riqueza de espécies do gênero *Macrobrachium*. No segundo capítulo, foi realizada uma avaliação da evolução do nicho e dos padrões de especiação das espécies de *Macrobrachium* na região das Américas.

Palavras-chave: *Macrobrachium*; camarões de água doce; pressões ambientais; dispersão.

ABSTRACT

Morais, Amanda Franco de. 2023. The effect of the environment on the distribution and diversification process of shrimp of the genus *Macrobrachium*. Master's Dissertation in Ecology and Conservation of Natural Resources. UFU. Uberlândia-MG. 81p.

Through phylogenetic and geographic approaches, ecologists and biogeographers have sought to understand the processes that shape diversity. Shrimp of the genus *Macrobrachium*, belonging to the Palaemonidae family, have a wide global distribution in freshwater and estuarine environments. The diverse reproductive strategies of these species contribute to their success in conquering coastal and continental systems, both tropical and temperate. Due to their complex biology, wide geographic distribution and habitat diversity, shrimps of the genus *Macrobrachium* are an ideal group to explore the relationship between niche evolution and diversification processes. Divided into two chapters, the first explored different hypotheses about the role of the environment in the global distribution of species richness of the genus *Macrobrachium*. In the second chapter, an evaluation of the niche evolution and speciation patterns of *Macrobrachium* species in the Americas region was carried out.

Keywords: *Macrobrachium*; freshwater shrimp; environmental pressures; dispersion.

O EFEITO DO AMBIENTE NA DISTRIBUIÇÃO E NO PROCESSO DE DIVERSIFICAÇÃO DE CAMARÕES DO GÊNERO *MACROBRACHIUM*

INTRODUÇÃO GERAL

Por mais de dois séculos, ecólogos e biogeógrafos têm dedicado seus esforços para compreender os processos responsáveis pela geração e manutenção dos padrões de distribuição da biodiversidade que observamos atualmente (Diniz-Filho *et al.*, 2009). A análise histórica, que inclui abordagens filogenéticas juntamente com a abordagem geográfica, desempenha um papel fundamental ao fornecer o contexto temporal e espacial necessário para compreender os processos que moldam os padrões de diversidade (Ricklefs, 2007). De acordo com (Qiao *et al.*, 2016), estudos anteriores têm se concentrado em investigar o papel da distribuição geográfica, capacidade de dispersão, tolerância ambiental, e outros fatores, na influência dos padrões de especiação e extinção.

O nicho ecológico é essencial para entender a distribuição dos organismos, sua abundância e como eles utilizam os recursos em diferentes momentos e lugares (Carscadden *et al.*, 2020). Refere-se ao papel de uma espécie em seu ambiente, incluindo os recursos que ela utiliza, as condições ambientais que ela requer e a forma como interage com outras espécies (Grinnell, 1917). A amplitude do nicho ecológico representa a variedade de condições que permitem o crescimento populacional de uma determinada espécie ou população (Sexton *et al.*, 2017). Quanto maior a amplitude do nicho de uma espécie, maior será sua capacidade de sobreviver e se reproduzir em diversas condições ambientais (Hutchinson, 1957). Por outro lado, uma espécie com uma amplitude de nicho estreita é mais especializada e dependente de condições específicas para seu sucesso reprodutivo e sobrevivência.

As espécies têm a capacidade de responder às pressões ambientais através do desenvolvimento de características e adaptações que lhes permitem explorar e sobreviver em nichos específicos (Dawson *et al.*, 2011). Mudanças ambientais ao longo do espaço e tempo podem levar à evolução do nicho ecológico das espécies (Bocedi *et al.*, 2014). As condições ambientais desempenham um papel significativo na determinação de habitats favoráveis e desfavoráveis para determinadas espécies (Pulliam, 2000). Um exemplo disso ocorre em espécies de camarões de água doce, em que diversos fatores ambientais, tais como temperatura da água (Montagna, 2011), níveis de oxigênio dissolvido (Niu *et*

al., 2003), pH (Cheng & Chen, 2000), disponibilidade de nutrientes (D'Abramo & Sheen, 1994) e características físicas do habitat como substrato e cobertura vegetal (Saito *et al.*, 2012), podem afetar a distribuição dessas espécies. Neste estudo, eu investigo aspectos da distribuição ecológica de camarões do gênero *Macrobrachium*, que desempenham um papel crucial como componentes bióticos em ambientes de água doce e salobra (Jurniati *et al.*, 2020).

Os camarões da família Palaemonidae, pertencentes à ordem Decapoda, têm uma ampla distribuição global, abrangendo todas as regiões biogeográficas, com exceção da Antártica (De Grave *et al.*, 2008). O gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868, o mais representativo da família, possui 246 espécies reconhecidas globalmente, sendo encontrados em ambientes dulcícolas e estuarinos (Mantelatto *et al.*, 2016). A sua complexa biologia e ecologia podem ser explicadas pela capacidade de transição e adaptação a ambientes distintos durante sua história evolutiva e a ocorrência em vastas áreas de distribuição (Holthuis, 1952). As diferentes estratégias reprodutivas das espécies do gênero *Macrobrachium* também contribuem no seu sucesso na conquista de sistemas costeiros e continentais, assim como tropicais e temperados ao redor do mundo (Alvarez *et al.*, 2002). No entanto, embora as espécies de *Macrobrachium* tenham uma distribuição geográfica ampla em geral, algumas espécies estão restritas a áreas específicas, como países, estados ou bacias hidrográficas (Liu *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2013).

Apesar de algumas espécies do gênero *Macrobrachium* completarem todo o seu ciclo de vida em água doce, outras espécies ainda realizam migrações (Bauer, 2013). As espécies anfídromas precisam de água salobra para completar seu ciclo de vida (Holthuis, 1952; Valencia e Campos, 2007; Mantelatto e Pileggi, 2016). Elas possuem um ciclo de vida migratório no qual o desenvolvimento larval ocorre em águas salgadas ou salobras até o estágio de pós-larva ou juvenil, retornando ao ambiente de água doce para completar seu ciclo de vida (Valencia & Campos, 2007). Nesse contexto, devido à sua biologia e ecologia complexas, bem como à sua ampla distribuição geográfica, os camarões do gênero *Macrobrachium* se tornam um grupo ideal para explorar as conexões entre a evolução do nicho e os processos de diversificação.

Diante disso, esta dissertação teve como principal objetivo identificar quais fatores ambientais afetam a variação espacial da riqueza das espécies e como influenciam o nicho ecológico, sua evolução, na diversificação no gênero *Macrobrachium*. Ela foi dividida em 2 capítulos. No primeiro capítulo, testamos diferentes hipóteses sobre o papel

do ambiente na distribuição da riqueza de espécies de camarões de água doce em escala global. No segundo capítulo, avaliamos a evolução de nicho e os modos de especiação das espécies de *Macrobrachium* na região das Américas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. (2021). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50(1), 85–94. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Albuquerque, F., Astudillo-Scalia, Y., Loyola, R., & Beier, P. (2019). Towards an understanding of the drivers of broad-scale patterns of rarity-weighted richness for vertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 28(14), 3733–3747. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01847-z>
- Allen, D. J., Darwall, W. R. T., & Smith, K. G. (2012). The status and distribution of freshwater biodiversity in Indo-Burma. *IUCN red list of threatened species*, 1–28.
- M., A. L. O., B., G. L. S., & S., D. B. (2000). Partially abbreviated larval development in an undescribed freshwater palaemonid prawn of the genus *Macrobrachium* from Chiapas, Mexico. *Crustaceana*, 73(3), 273–282. <https://doi.org/10.1163/156854000504363>
- Anacker, B. L., & Strauss, S. Y. (2014). The geography and ecology of plant speciation: Range overlap and niche divergence in sister species. *Proc. R. Soc. B*, 281(1778). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2980>
- Anger, K. (2013). Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology*, 33(2), 151–183. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002124>
- Anger, K., & Hayd, L. (2009). From lecithotrophy to planktotrophy: Ontogeny of larval feeding in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. *Aquatic Biology*, 7(1–2), 19–30. <https://doi.org/10.3354/ab00180>
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169–193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Bauer, R. T. (2013). Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 633–650. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue4-fulltext-2>
- Baumart, J. S., Dalosto, M. M., Gonçalves, A. S., Palaoro, A. V., & Santos, S. (2015). How to deal with a bad neighbor? Strategies of sympatric freshwater decapods (Crustacea) for coexistence. *Hydrobiologia*, 762(1), 29–39. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2331-0>
- Benstead, J. P., De Rham, P. H., Gattolliat, J.-L., Gibon, F.-M., Loiselle, P. V., Sartori, M., Sparks, J. S., & Stiassny, M. L. J. (2003). Conserving Madagascar's Freshwater Biodiversity. *BioScience*, 53(11), 1101–1111. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[1101:CMFB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[1101:CMFB]2.0.CO;2)

- Bertini, G., & Valenti, W. (2010). Importância econômica dos camarões de água doce. Em R. B. Da Silva & L. C. Ming (Orgs.), *POLO DE BIOTECNOLOGIA DA MATA ATLÂNTICA "Relatos de Pesquisas e Outras Experiências Vividas no Vale do Ribeira"* (1º ed, p. 155–170). FUNEP. <https://www.researchgate.net/publication/278570239>
- Bird, C. E., Fernandez-Silva, I., Skillings, D. J., & Toonen, R. J. (2012). Sympatric Speciation in the Post “Modern Synthesis” Era of Evolutionary Biology. Em *Evolutionary Biology* (Vol. 39, Número 2, p. 158–180). <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9183-6>
- Bocedi, G., Palmer, S. C. F., Pe'er, G., Heikkinen, R. K., Matsinos, Y. G., Watts, K., & Travis, J. M. J. (2014). RangeShifter: A platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 388–396. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12162>
- Bolnick, D. I., & Fitzpatrick, B. M. (2007). Sympatric speciation: Models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 459–487. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095804>
- Bozinovic, F., & Pörtner, H. O. (2015). Physiological ecology meets climate change. *Ecology and Evolution*, 5(5), 1025–1030. <https://doi.org/10.1002/ece3.1403>
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41(1), 8–22. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>
- Brown, J. L., & Carnaval, A. C. (2019). A tale of two niches: Methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG44158>
- Brown, R. L., Jacobs, L. A., & Peet, R. K. (2007). Species Richness: Small Scale. *eLS*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020488>
- Buckley, L. B., & Jetz, W. (2007). Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1614), 1167–1173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0436>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Burns, J. H., & Strauss, S. Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(13), 5302–5307. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013003108>
- Busseni, G., Caputi, L., Piredda, R., Fremont, P., Hay Mele, B., Campese, L., Scalco, E., de Vargas, C., Bowler, C., d'Ovidio, F., Zingone, A., Ribera d'Alcalà, M., & Iudicone, D. (2020). Large scale patterns of marine diatom richness: Drivers and trends in a changing ocean. *Global Ecology and Biogeography*, 29(11), 1915–1928. <https://doi.org/10.1111/geb.13161>
- Bwadi, B. E., Mustafa, F. B., Ali, M. L., & Bhassu, S. (2019). Spatial analysis of water quality and its suitability in farming giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in Negeri Sembilan region, Peninsular Malaysia. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 40(1), 71–91. <https://doi.org/10.1111/sjtg.12250>

- Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., & Cadotte, M. W. (2020). Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology*, 95(3), 179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>
- Cheng, W., & Chen, J. C. (2000). Effects of pH, temperature and salinity on immune parameters of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Fish and Shellfish Immunology*, 10(4), 387–391. <https://doi.org/10.1006/fsim.2000.0264>
- Cincotta, R. P., Wisniewski, J., & Engelman, R. (2000). Human population in the biodiversity hotspots. *Nature*, 404(6781), 990–992. <https://doi.org/10.1038/35010105>
- Cook, B. D., Bunn, S. E., & Hughes, J. M. (2007). A comparative analysis of population structuring and genetic diversity in sympatric lineages of freshwater shrimp (Atyidae: Paratya): Concerted or independent responses to hydrographic factors? *Freshwater Biology*, 52(11), 2156–2171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01842.x>
- Covich, A. P., Crawl, T. A., Johnson, S. L., & Pyron, M. (1996). Distribution and Abundance of Tropical Freshwater Shrimp Along a Stream Corridor: Response to Disturbance. *Biotropica*, 28(4), 484. <https://doi.org/10.2307/2389090>
- Crowley, B. E. (2010). A refined chronology of prehistoric Madagascar and the demise of the megafauna. *Quaternary Science Reviews*, 29(19–20), 2591–2603. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.06.030>
- Cruz, B. R. F. da, Cunha, M. C., Bueno, A. A. de P., & Jacobucci, G. B. (2021). Natural diet of *Macrobrachium brasiliense* (Crustacea, Decapoda) in a Cerrado stream. *Iheringia. Série Zoologia*, 111. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2021003>
- Currie, D. J., & Paquin, V. (1987). Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329(6137), 326–327. <https://doi.org/10.1038/329326a0>
- D'Abramo, L. R., & Sheen, S. S. (1994). Nutritional requirements, feed formulation, and feeding practices for intensive culture of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Reviews in Fisheries Science*, 2(1), 1–21. <https://doi.org/10.1080/10641269409388551>
- Davis, K. E., De Grave, S., Delmer, C., & Wills, M. A. (2018). Freshwater transitions and symbioses shaped the evolution and extant diversity of caridean shrimps. *Communications Biology*, 1(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0018-6>
- Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C., & Mace, G. M. (2011). Beyond predictions: Biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332(6025), 53–58. <https://doi.org/10.1126/science.1200303>
- de Carvalho, F. L., Pileggi, L. G., & Mantelatto, F. L. (2013). Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 707–717. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue4-fulltext-7>
- De Grave, S., Cai, Y., & Anker, A. (2008). Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 287–293. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9024-2>
- DeClerck, F. A. J., Chazdon, R., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L., & Ramos, Z. (2010). Biodiversity conservation in human-modified

- landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation*, 143(10), 2301–2313. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.026>
- Dieckmann, U., & Doebeli, M. (1999). & Doebeli, 1999 - On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400, 354–357. <https://doi.org/10.1038/22521>
- Diniz-Filho, J. A. F., Rangel, T. F. L. V. B., & Hawkins, B. A. (2004). A test of multiple hypotheses for the species richness gradient of South American owls. *Oecologia*, 140(4), 633–638. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1577-4>
- Diniz-Filho, J. A. F., Terribile, L. C., De Oliveira, G., & Rangel, T. F. L. V. B. (2009). Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. *Megadiversidade*, 5(1–2), 5–16.
- Domisch, S., Amatulli, G., & Jetz, W. (2015). Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Scientific Data*, 2. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.73>
- Du, X., Guo, H., Fan, X., Zhu, J., Yan, Z., & Zhan, Q. (2016). Vertical accuracy assessment of freely available digital elevation models over low-lying coastal plains. *International Journal of Digital Earth*, 9(3), 252–271. <https://doi.org/10.1080/17538947.2015.1026853>
- Dumont, H. J., Green, J., & Masundire, H. (1994). The Kariba Discussion. Em *Studies on the Ecology of Tropical Zooplankton* (p. 293–295). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0884-3_22
- Estivals, G., Duponchelle, F., García-Dávila, C., Römer, U., Mariac, C., & Renno, J.-F. (2023). Exceptional Genetic Differentiation at a Micro-geographic Scale in *Apistogramma agassizii* (Steindachner, 1875) from the Peruvian Amazon: Sympatric Speciation? *Evolutionary Biology*, 50(1), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s11692-022-09587-9>
- Checa, M. F., Velasco, N., & Mogollón, H. (2010). New distributional records for nymphalid species (Lepidoptera: Nymphalidae) for the Chocó Region and western Ecuador. *Tropical Lepidoptera Research*, 20(1), 14–18.
- Fitzpatrick, B. M., Fordyce, J. A., & Gavrillets, S. (2008). What, if anything, is sympatric speciation? *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1452–1459. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01611.x>
- García-Guerrero, M., De Los Santos Romero, R., Vega-Villasante, F., & Cortes-Jacinto, E. (2017). Conservation and aquaculture of native freshwater prawns: the case of the caaque river prawn *Macrobrachium americanum* (Bate, 1868). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(5), 819–827. <https://doi.org/10.3856/vol43-issue5-fulltext-2>
- García-Guerrero, M. U. (2010). Effect of Temperature on Consumption Rate of Main Yolk Components during Embryo Development of the Prawn *Macrobrachium americanum* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Journal of the World Aquaculture Society*, 41(S1), 84–92. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2009.00336.x>
- Gastauer, M., Saporetti-Junior, A. W., Magnago, L. F. S., Cavender-Bares, J., & Meira-Neto, J. A. A. (2015). The hypothesis of sympatric speciation as the dominant generator of endemism in a global hotspot of biodiversity. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5272–5283. <https://doi.org/10.1002/ece3.1761>
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>

- Goulart, M. D. C., & Callisto, M. (2003). Bioindicadores de qualidade de água como ferramenta em estudos de impacto ambiental. *Revista da FAPAM*, 2(1), 156–164.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*, 5(3), 225–229. <https://doi.org/10.2307/1929447>
- Gunawardene, N. R., Dulip Daniels, A. E., Gunatilleke, I. A. U. N., Gunatilleke, C. V. S., Karunakaran, P. V., Nayak, K. G., Prasad, S., Puyravaud, P., Ramesh, B. R., Subramanian, K. A., & Vasanthy, G. (2007). A brief overview of the Western Ghats - Sri Lanka biodiversity hotspot. *Current Science*, 93(11), 1567–1572.
- Hamm, M., & Drossel, B. (2017). Habitat heterogeneity hypothesis and edge effects in model metacommunities. *Journal of Theoretical Biology*, 426, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.05.022>
- Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Harvey, M. G., Singhal, S., & Rabosky, D. L. (2019). *Beyond Reproductive Isolation: Demographic Controls on the Speciation Process*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024701>
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J.-F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., & Turner, J. R. G. (2003). ENERGY, WATER, AND BROAD-SCALE GEOGRAPHIC PATTERNS OF SPECIES RICHNESS. *Ecology*, 84(12), 3105–3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Hijmans, R. J., Etten, J. Van, Sumner, M., Cheng, J., & Baston, D. (2021). *Pacote “raster”*.
- Hoekstra, A. Y., & Wiedmann, T. O. (2014). Humanity’s unsustainable environmental footprint. *Science*, 344(6188), 1114–1117. <https://doi.org/10.1126/science.1248365>
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Holthuis, L. B. (1952). *A general revision of the Palaemonidae (crustacea Decapod Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemonidae*.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- IUCN. (2022). *A Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN*. <https://www.iucnredlist.org>
- Jaramillo, F., & Destouni, G. (2015). Local flow regulation and irrigation raise global human water consumption and footprint. *Science*, 350(6265), 1248–1251. <https://doi.org/10.1126/science.aad1010>
- Jimoh, A. A., Clarke, E. O., Whenu, O. O., & Adeoye, H. B. (2011). Food and feeding habits of the African river prawn (*Macrobrachium vollenhovenii*, Herklots, 1857) in Epe Lagoon, southwest Nigeria. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*, 3(1), 10–15. <http://www.academicjournals.org/IJFA>

- Jurniati, J., ARFIATI, D., ANDRIYONO, S., HERTIKA, A. M. S., KURNIAWAN, A., & TANOD, W. A. (2020). The morphological characters and DNA barcoding identification of sweet river prawn *Macrobrachium esculentum* (Thallwitz, 1891) from Rongkong watershed of South Sulawesi, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22(1), 113–121. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220116>
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibisch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., & Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9322–9327. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Lavergne, S., Evans, M. E. K., Burfield, I. J., Jiguet, F., & Thuiller, W. (2013). Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Phil Trans R Soc B*, 368(1610). <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0091>
- Leigh, E. G., O'Dea, A., & Vermeij, G. J. (2014). Historical biogeography of the isthmus of panama. *Biological Reviews*, 89(1), 148–172. <https://doi.org/10.1111/brv.12048>
- Lima, J. de F., Garcia, J. da S., & Silva, T. C. da. (2014). Natural diet and feeding habits of a freshwater prawn (*Macrobrachium carinus*: Crustacea, Decapoda) in the estuary of the Amazon River. *Acta Amazonica*, 44(2), 235–244. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200009>
- Liu, M.-Y., Cai, Y.-X., & Tzeng, C.-S. (2006). Molecular Systematics of the Freshwater Prawn Genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) Inferred from mtDNA Sequences, with Emphasis on East Asian Species. *Zoological Studies*, 46(3), 272–289.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42(3), 594–598. <https://doi.org/10.2307/1932254>
- Mantelatto, F. L., Pileggi, L. G., Magalhães, C., Carvalho, F. L., Rocha, S. S. da, Mossolin, E. C., Rossi, N., & Bueno, S. L. de S. (2016). *Avaliação dos Camarões Palemonídeos (Decapoda: Palaemonidae)* (Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, Org.). <https://www.researchgate.net/publication/309865393>
- Mantelatto, F. L., Pileggi, L. G., Pantaleão, J. A. F., Magalhães, C., Villalobos, J. L., & Álvarez, F. (2021). Multigene phylogeny and taxonomic revision of american shrimps of the genus *cryphiops dana*, 1852 (Decapoda, palaemonidae) implies a proposal for reversal of precedence with *Macrobrachium spence bate*, 1868. *ZooKeys*, 2021(1047), 155–198. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1047.66933>
- Manush, S. M., Pal, A. K., Chatterjee, N., Das, T., & Mukherjee, S. C. (2004). Thermal tolerance and oxygen consumption of *Macrobrachium rosenbergii* acclimated to three temperatures. *Journal of Thermal Biology*, 29(1), 15–19. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2003.11.005>
- March, J. G., Pringle, C. M., Townsend, M. J., & Wilson, A. I. (2002). Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 47(3), 377–390. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00808.x>
- McGranahan, G., Balk, D., & Anderson, B. (2007). The rising tide: assessing the risks of climate change and human settlements in low elevation coastal zones. *Environment and Urbanization*, 19(1), 17–37. <https://doi.org/10.1177/0956247807076960>

- Mejía-Ortíz, L. M., & Alvarez, F. (2010). Seasonal patterns in the distribution of three species of freshwater shrimp, *Macrobrachium* spp., along an altitudinal river gradient. *Crustaceana*, 83(4), 385–397. <https://doi.org/10.1163/001121610X489368>
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., & Da Fonseca, G. A. B. (2004). Hotspots Revisited - Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. *CEMEX*.
- Molina, W. F., Costa, G. W. W. F., Cunha, I. M. C., Bertollo, L. A. C., Ezaz, T., Liehr, T., & Cioffi, M. B. (2020). Molecular cytogenetic analysis in freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *International Journal of Molecular Sciences*, 21(7). <https://doi.org/10.3390/ijms21072599>
- Montagna, M. C. (2011). Effect of temperature on the survival and growth of freshwater prawns *Macrobrachium borellii* and *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 101(3), 233–238. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212011000200011>
- Murphy, N. P., & Austin, C. M. (2005). Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): Biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zoologica Scripta*, 34(2), 187–197. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2005.00185.x>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *NATURE*, 403. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naiman, R. J. (2008). Foreword. *Hydrobiologia*, 595(1), 1–2. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9168-0>
- Niu, C., Lee, D., Goshima, S., & Nakao, S. (2003). Effects of temperature on food consumption, growth and oxygen consumption of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man 1879) postlarvae. *Aquaculture Research*, 34(6), 501–506. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00845.x>
- Oribhabor, B. J. (2016). Impact of Human Activities on Biodiversity in Nigerian Aquatic Ecosystems. *Science International*, 4(1), 12–20. <https://doi.org/10.17311/sciintl.2016.12.20>
- Orr, M. R., & Smith, T. B. (1998). Ecology and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(12), 502–506. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01511-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01511-0)
- Peterson, A. T. (2006). Uses and Requirements of Ecological Niche Models and Related Distributional Models. *Biodiversity Informatics*, 3(0), 59–72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Pileggi, L. G., Rossi, N., Wehrtmann, I. S., & Mantelatto, F. L. (2014). Molecular perspective on the American transisthmian species of *Macrobrachium* (Caridea, Palaemonidae). *ZooKeys*, 457, 109–131. <https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6818>
- Pörtner, H. O., & Farrell, A. P. (2008). Physiology and Climate Change. *Science*, 322(5902), 690–692. <https://doi.org/10.1126/science.1163156>

- Pulliam, R. H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248–1262. <https://doi.org/10.1111/bry.12154>
- Qiao, H., Saupe, E. E., Soberón, J., Townsend Peterson, A., & Myers, C. E. (2016). Impacts of niche breadth and dispersal ability on macroevolutionary patterns. *American Naturalist*, 188(2), 149–162. <https://doi.org/10.1086/687201>
- Quintero, I., & Wiens, J. J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16(8), 1095–1103. <https://doi.org/10.1111/ele.12144>
- Reid, W. V. (1998). Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7), 275–280. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01363-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01363-9)
- Rice, W. R. (1987). Speciation via habitat specialization: the evolution of reproductive isolation as a correlated character. *Evolutionary Ecology*, 1(4), 301–314. <https://doi.org/10.1007/BF02071555>
- Richards, E. J., Servedio, M. R., & Martin, C. H. (2019). Searching for Sympatric Speciation in the Genomic Era. *BioEssays*, 41(7). <https://doi.org/10.1002/bies.201900047>
- Richmond, C. E., Breitburg, D. L., & Rose, K. A. (2005). The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological Modelling*, 188(2–4), 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.002>
- Ricklefs, R. E. (2007). History and Diversity: Explorations at the Intersection of Ecology and Evolution. *The American Naturalist*, 170(S2), S56–S70. <https://doi.org/10.1086/519402>
- Rödder, D., & Engler, J. O. (2011). Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 915–927. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x>
- Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., Macgregor-Fors, I., & González-Rodríguez, A. (2015). How are oaks distributed in the neotropics? A perspective from species turnover, areas of endemism, and climatic niches. *International Journal of Plant Sciences*, 176(3), 222–231. <https://doi.org/10.1086/679904>
- Roell, Y. E., Phillips, J. G., & Parent, C. E. (2021). Effect of topographic complexity on species richness in the Galápagos Islands. *Journal of Biogeography*, 48(10), 2645–2655. <https://doi.org/10.1111/jbi.14230>
- Rogl, K. A., Rahi, M. L., Royle, J. W. L., Prentis, P. J., & Hurwood, D. A. (2018). A transcriptome-wide assessment of differentially expressed genes among two highly divergent, yet sympatric, lineages of the freshwater Atyid shrimp, *Paratya australiensis*. *Hydrobiologia*, 825(1), 189–196. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3716-7>
- Rohde, K. (1992). Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, 65(3), 514. <https://doi.org/10.2307/3545569>
- Román-Palacios, C., Moraga-López, D., & Wiens, J. J. (2022). The origins of global biodiversity on land, sea and freshwater. *Ecology Letters*, 25(6), 1376–1386. <https://doi.org/10.1111/ele.13999>

- Rueda-M, N., Salgado-Roa, F. C., Gantiva-Q, C. H., Pardo-Díaz, C., & Salazar, C. (2021). Environmental Drivers of Diversification and Hybridization in Neotropical Butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.750703>
- Saito, M., Yamashiro, T., Hamano, T., & Nakata, K. (2012). Factors affecting distribution of freshwater shrimps and prawns in the Hiwasa River, southern central Japan. *Crustacean Research*, 41(0), 27–46. https://doi.org/10.18353/crustacea.41.0_27
- Schluter, D. (2009). Evidence for Ecological Speciation and Its Alternative. *Science*, 323(5915), 737–741. <https://doi.org/10.1126/science.1160006>
- Schmid, B., Balvanera, P., Cardinale, B. J., Godbold, J., Pfisterer, A. B., Raffaelli, D., Solan, M., & Srivastava, D. S. (2009). Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. In *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing* (p. 14–29). Oxford University Press/Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199547951.003.0002>
- Sethi, S. N., Ram, N., & Venkatesan, V. (2013). Note Food and feeding habits of *Macrobrachium* lar (Decapoda, Palaemonidae) from Andaman and Nicobar Islands, India. *Indian J. Fish*, 60(4), 131–135.
- Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J. E., Stephens, M. R., & Slatyer, R. A. (2017). Evolution of Ecological Niche Breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 183–206. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003>
- Siméon, T., Gideon, A., Dramane, D., Adama Idrissa, C., Koffi Mexmin, K., & Pierre, N. (2014). Impact of anthropogenic activities on water quality and Freshwater Shrimps diversity and distribution in five rivers in Douala, Cameroon. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES)*, 183(2), 183–194. <http://www.innspub.net>
- Small, C., & Nicholls, R. J. (2003). A Global Analysis of Human Settlement in Coastal Zones. *Journal of Coastal Research*, 19(3), 584–599. <http://www.jstor.org/stable/4299200>. <http://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>
- Stanhope, M. J., Leighton, B. J., & Hartwick, B. (1992). Polygenic control of habitat preference and its possible role in sympatric population subdivision in an estuarine crustacean. *Heredity*, 69(3), 279–288. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.126>
- Thayna, A., Moreira, R., Carriel, E., Gabrielly, S. ;, Nobrega, T., Sandra, ;, & Barbosa De Carvalho, R. (2022). *O impacto da ação antrópica no meio ambiente: aquecimento global*.
- The Critical Ecosystem Partnership Fund. (2001). *Chocó-Manabí Conservation Corridor - Colombia and Ecuador*.
- Valencia, D. M., & Campos, M. R. (2007). Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*, 1456, 1–44. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1456.1.1>
- Van Praag, L., & Timmerman, C. (2019). Environmental migration and displacement: a new theoretical framework for the study of migration aspirations in response to environmental changes. *Environmental Sociology*, 5(4), 352–361. <https://doi.org/10.1080/23251042.2019.1613030>

- Villalobos, J. L., Robles, R., & Alvarez, F. (2002). Abbreviated larval development of *Macrobrachium tuxtleense* Villalobos & Alvarez, 1999, reared in the laboratory. *Crustaceana*, 75(5), 717–730. <https://doi.org/10.1163/156854002760202705>
- Wiens, J. J. (2004). SPECIATION AND ECOLOGY REVISITED: PHYLOGENETIC NICHE CONSERVATISM AND THE ORIGIN OF SPECIES. *Evolution*, 58(1), 193–197. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- WoRMS Editorial Board. (2023). *Registro Mundial de Espécies Marinhas*. <https://doi.org/10.14284/170>
- Yan, H., Liang, C., Li, Z., Liu, Z., Miao, B., He, C., & Sheng, L. (2015). Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe. *PLoS ONE*, 10(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125300>

CAPÍTULO 1 – Fatores que conduzem a riqueza de espécies de *Macrobrachium* em escala global

RESUMO

A compreensão dos processos que influenciam a diversidade e distribuição das espécies é um dos principais objetivos da ecologia. Aqui obtivemos dados em número de espécies em escala global sobre a distribuição de camarões de água doce do gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 e avaliamos diferentes fatores que conduzem sua riqueza. Para isso, analisamos distintos modelos compostos por múltiplos preditores ambientais, a fim de testar qual hipótese (ou seja, Hipótese de Temperatura-Especiação, Hipótese de Água-Energia, Hipótese de Heterogeneidade de Habitat e Hipótese de Impacto Antrópico) ou conjunto de hipóteses que melhor explicam a distribuição de riqueza de espécies de camarões de água doce. Encontramos três regiões que concentram riqueza de espécies de camarões de água doce: Neotropical, Afrotropical e Oriental. O melhor modelo que explicou estes padrões de riqueza compõe as seguintes hipóteses: *Água-Energia*, *Heterogeneidade do Habitat* e *Impacto Antrópico* (WEH + HHH + AIH). Observou-se que a riqueza de camarões de água doce foi positivamente relacionada ao Índice de Pegada Humana (HFI), o que indica que locais que possuem maior riqueza também são locais de grande impacto antrópico. A partir dos nossos modelos, concluímos que fatores ambientais são importantes preditores de riqueza de camarões de água doce. Além disso, áreas que concentram riqueza estão sob forte impacto e, portanto, sob ameaça de perda de biodiversidade. Estudos como esse são de grande importância para priorização de locais para conservação da biodiversidade, sendo essencial que sejam tomadas providências para a conservação dos recursos essenciais a qualidade de vida do planeta.

Palavras-chave: Distribuição global; hotspots de diversidade; conservação; impacto humano.

ABSTRACT

Understanding the processes that influence the diversity and distribution of species is one of the main goals of ecology. Here we obtained global-scale species number data on the distribution of freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 and evaluated different factors that drive their richness. For this, we analyze different models composed of multiple environmental predictors, in order to test which hypothesis (i.e., Temperature-Speciation Hypothesis, Water-Energy Hypothesis, Habitat Heterogeneity Hypothesis and Anthropogenic Impact Hypothesis) or set of hypotheses that better explain the species richness distribution of freshwater shrimp. We found three regions that concentrate species richness of freshwater shrimp: Neotropical, Afrotropical and Oriental. The best model that explained these patterns of richness comprises the following hypotheses: *Water-Energy*, *Habitat Heterogeneity* and *Anthropogenic Impact* (WEH + HHH + AIH). It was observed that freshwater shrimp richness was positively related to the Human Footprint Index (HFI), which indicates that places with greater richness are also places of great anthropic impact. From our models, we conclude that environmental factors are important predictors of freshwater shrimp richness. In addition, areas that concentrate wealth are under strong impact and, therefore, under threat of biodiversity loss. Studies like this are of great importance for prioritizing places for biodiversity conservation, and it is essential that measures are taken for the conservation of essential resources for the quality of life on the planet.

Keywords: Global distribution; diversity hotspots; conservation; human impact.

INTRODUÇÃO

Compreender como as espécies se distribuem no espaço e quais fatores influenciam essa distribuição é um dos principais objetivos da ecologia (Albuquerque *et al.*, 2019). O número de espécies de uma determinada região, ou seja, a riqueza de espécies, é frequentemente usado para descrever a biodiversidade de um local (Brown *et al.*, 2007). Apesar de ainda ser bastante debatido (e.g., Currie e Paquin, 1987; Diniz-Filho *et al.*, 2004; Busseni *et al.*, 2020) as principais explicações ecológicas para a variação de biodiversidade em escala global incluem fatores ambientais [e.g., temperatura, precipitação, disponibilidade de recursos (Rueda-M *et al.*, 2021)], história evolutiva [e.g., especiação e extinção (Buckley & Jetz, 2007)], topografia [e.g., elevação, inclinação (Roell *et al.* 2021)], e impactos antrópicos [e.g., poluição, degradação da terra (Hoekstra & Wiedmann, 2014)].

Algumas hipóteses podem ser utilizadas para testar os condutores de riqueza de espécies. Dentre elas, temos a Hipótese de Heterogeneidade de Habitat (HHH) que propõe que ambientes que apresentam maiores variações nas condições e nos recursos disponíveis, ou seja, habitats heterogêneos, possuem maior diversidade de espécies (MacArthur & MacArthur, 1961). É de se esperar que a heterogeneidade de habitat favoreça a biodiversidade por fornecer possibilidades adicionais para a coexistência de espécies (Hamm & Drossel, 2017).

Outra hipótese, a Hipótese Especiação-Temperatura (TSH), propõe que a temperatura está diretamente relacionada a processos metabólicos, e, consequentemente, as taxas de especiação das espécies (J. H. Brown, 2014). De maneira geral, o clima tem uma relevante influência nos gradientes de diversidade em amplas extensões espaciais (Hawkins *et al.*, 2003). O desempenho fisiológico de alguns organismos, como por exemplo dos camarões, depende da temperatura da água. O aumento da temperatura aumenta sua taxa metabólica, consequentemente acelerando seu desenvolvimento (M. U. García-Guerrero, 2010). Isso, por sua vez, pode influenciar a ocorrência de mutações e, consequentemente, desempenhar um papel na especiação desses organismos (Rohde, 1992).

Já a Hipótese Água-Energia (WEH) propõe que regiões com maior disponibilidade de água e energia que flui através das redes alimentares favorecem a ocorrência de um número maior de espécies, no entanto, em altas latitudes a energia

representa o componente limitante do número de espécies, enquanto em latitudes mais baixas, a água é o principal componente limitante (Hawkins *et al.*, 2003). Logo, a riqueza de espécies é maior conforme a produtividade do ambiente aumenta (Hutchinson, 1959). Ademais, a disponibilidade de água é essencial para a manutenção da biodiversidade e, portanto, a precipitação também tem um impacto significativo na produtividade e riqueza de espécies (Yan *et al.*, 2015).

Outra hipótese é a Hipótese de Impacto Antrópico (AIH), a premissa desta hipótese é que as ações humanas impactam negativamente a biodiversidade do mundo, pois os impactos gerados por estas ações na natureza desencadeiam a degradação do meio natural e, conseqüentemente, desequilibram o meio ambiente (Oribhabor, 2016). O uso insustentável dos recursos naturais provoca alterações no ambiente natural, como mudanças no uso da terra, degradação da terra, fluxos reduzidos dos rios, poluição da água, mudanças climáticas, resultando em perda de biodiversidade (Hoekstra & Wiedmann, 2014). Com relação aos ecossistemas aquáticos, por exemplo, estes são drasticamente modificados por distúrbios antrópicos, com os ecossistemas de água doce especialmente suscetíveis às alterações ambientais (Albert *et al.*, 2021).

Embora os habitats de água doce cubram uma fração minúscula da superfície da Terra (~ 2%), eles têm uma riqueza relativamente elevada, abrigando aproximadamente 11% das espécies animais vivas, cerca de duas vezes maior que a diversidade de espécies de habitats terrestres e oceânicos, o que destaca a importância da conservação dos ecossistemas de água doce (Román-Palacios *et al.*, 2022). De acordo com Balian *et al.* (2008), embora ainda pouco pesquisados, a estimativa é que ecossistemas de água doce fornecem habitat adequado para aproximadamente 126.000 espécies de plantas e animais e, dentre estes animais, algumas espécies de crustáceos decapados.

Os camarões de água doce exercem um papel vital nos ecossistemas aquáticos (Molina *et al.*, 2020), desempenhando vários papéis ecológicos fundamentais, por exemplo, atuando como fonte de alimento para outros animais e auxiliando na ciclagem de nutrientes (Crowl *et al.*, 2001). Uma consequência da perda da sua biodiversidade seria o acúmulo de material orgânico e inorgânico nos riachos (March *et al.*, 2002). Dentre os camarões de água doce, as espécies do gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 são as que possuem interesse comercial em sua maioria, além da relevância ecológica (Bertini & Valenti, 2010). Apesar de sua importância para a economia em muitos países por meio da

pesca comercial e de subsistência, esses crustáceos estão ameaçados pela perda de habitat, poluição e mudanças climáticas (M. García-Guerrero *et al.*, 2017a). Portanto, a compreensão do padrão global de riqueza de espécies de *Macrobrachium* é fundamental para a conservação desses organismos e para a gestão de ecossistemas aquáticos que os abrigam. Além disso, a investigação desse padrão pode contribuir para a compreensão da biogeografia, evolução e ecologia de crustáceos de água doce em geral.

O objetivo do presente estudo foi analisar quais fatores conduzem a maior riqueza de camarões de água doce, obtendo-se dados sobre a distribuição em número de espécies em escala global. Para isso, avaliamos diferentes modelos compostos por múltiplos preditores ambientais, a fim de testar qual hipótese (ou seja, Hipótese de Temperatura-Especiação, Hipótese de Água-Energia, Hipótese de Heterogeneidade de Habitat e Hipótese de Impacto Antrópico) ou conjunto de hipóteses que melhor explica a distribuição de riqueza dos camarões de água doce. Sabemos que fatores ambientais são importantes na estruturação da riqueza de espécies (Diniz-Filho *et al.*, 2009) e que distúrbios antrópicos frequentes podem interferir nesta (Thayna *et al.*, 2022), o que nos gera uma preocupação em relação às mudanças climáticas causadas por atividades humanas e seu impacto na biodiversidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Aquisição e preparação de dados

Obtivemos mapas de distribuição geográfica para 245 espécies disponíveis da Lista Vermelha da IUCN (2022) (<https://www.iucnredlist.org/>) das 267 espécies válidas (WoRMS, 2023; <https://www.marinespecies.org/>) do gênero *Macrobrachium*. Na aquisição dos mapas, considerou-se o gênero *Cryphiops* como sinônimo de *Macrobrachium*, como sugerido por (Mantelatto *et al.*, 2021). Em seguida, sobrepomos esses mapas de alcance em uma grade com células com resolução de 1° (~100 × 100 km no equador) e por meio da soma das faixas de distribuição sobrepostas em cada célula da grade estimamos a riqueza de espécies. Processamos todos os mapas usando o pacote raster (Hijmans *et al.*, 2021) na plataforma 4.1.1 R. Um buffer (largura = 5) foi aplicado ao redor das células dos mapas para extrair as regiões onde se concentra a riqueza de espécies de *Macrobrachium*.

A princípio, obtivemos 31 variáveis para explicar os padrões de riqueza observados, sendo 29 variáveis ambientais específicas de água doce, propostas por (Domisch *et al.*, 2015), do projeto EarthEnv (disponível em <http://www.earthenv.org>), além de uma variável de Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) do Observatório da Terra (disponível em <http://earthobservatory.nasa.gov/>) e uma de Índice de Pegada Humana (HFI) do Centro de Dados e Aplicações Socioeconômicas (SEDAC; disponível em <https://sedac.ciesin.columbia.edu/>) (Anexo 1A).

Seleção de variáveis relativamente não correlacionadas

Avaliamos a correlação espacial entre todas as combinações possíveis das 31 variáveis através de uma análise de correlação de Pearson e, para avaliar a multicolinearidade, calculamos o *Variance Inflation Factor* (VIF) usando o pacote *usdm* no R. Havendo duas ou mais variáveis com alta correlação, as camadas ambientais com menor significância biológica para estas espécies foram excluídas. Usamos um conjunto final de sete camadas ambientais com correlação inferior à $<|0,5|$ e não colineares ($VIF < 5$) para testar quatro hipóteses:

Hipótese Especiação-Temperatura (TSH): [1] Temperatura média anual a montante (Hydro_1);

Hipótese Água-Energia (WEH): [2] Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI), [3] Precipitação Anual a Montante (Hydro_12), e [4] Sazonalidade de Precipitação a Montante (Hydro_15);

Hipótese de Heterogeneidade de Habitat (HHH): [5] Elevação média (Dem_avg) e [6] Amplitude de elevação (Dem_range);

Hipótese de Impacto Antrópico (AIH): [7] Índice de Pegada Humana (HFI), que considera quatro tipos de dados para medir a influência humana: densidade populacional, transformação da terra, acesso humano e infraestrutura de energia.

Seleção de melhor modelo

Cada hipótese foi testada separadamente (TSH, WEH, HHH e AIH) e com todas as combinações possíveis (ou seja, TSH + WEH, TSH + HHH, TSH + AIH, WEH + HHH, WEH + AIH, HHH + AIH, TSH + WEH + HHH, TSH + WEH + AIH, TSH + HHH + AIH, WEH + HHH + AIH e TSH + WEH + HHH + AIH) para que fosse possível

testar o modelo de hipóteses que melhor explica a variação na riqueza de camarões de água doce.

Os modelos foram testados usando modelos lineares generalizados (GLM) com múltiplos preditores. Corrigimos os efeitos potenciais da autocorrelação espacial em nossa variável de resposta usando autovetores para filtragem espacial (ESF) como covariáveis em nossos modelos. Neste método, extraímos autovetores que representam a estrutura espacial de nossos dados. As análises ESF foram realizadas usando o pacote R ‘spdep’. A influência da autocorrelação espacial nos resíduos do modelo foi avaliada pelos coeficientes I de Moran (Diniz-Filho *et al.*, 2004). Utilizamos o Critério de Informação de Akaike (AIC) para classificar modelos concorrentes e avaliar o suporte relativo para cada um, usando a abordagem da média de vários modelos baseada na teoria da informação (ver, Burnham *et al.*, 2011). Calculamos o delta AIC (ΔAIC) para cada modelo como a diferença entre o AIC do modelo candidato (AIC_i) e o AIC com o valor mínimo (min AIC). Em seguida, realizamos uma seleção de modelos comparando os valores de AIC para encontrar o modelo que melhor se ajustasse aos nossos dados ($\Delta AIC = 0$, ou o menor valor de AIC).

RESULTADOS

Padrões de riqueza

Os maiores valores de riqueza para camarões de água doce foram encontrados no norte da América do Sul, na costa leste da África e sul da Ásia (Figura 1). Nelas, foram verificadas três regiões principais que concentram a diversidade de camarões de água doce (ver, Figura 1): [1] Neotropical: no norte da América do Sul, em países como Guiana, Suriname, Venezuela, Colômbia, Equador e região norte do Brasil e Peru, além do Panamá, Costa Rica e Nicaragua na América Central; [2] Afrotropical: na ilha Madagascar, localizada na costa leste da África e Oceano Índico; e [3] Oriental: no sul e leste da Índia, Sri Lanka, leste de Nepal, Butão, Bangladesh, Mianmar, Laos, Tailândia, Camboja, sul e parte central de Vietnã, Cingapura, oeste da Malásia, Filipinas, Taiwan e oeste da Indonésia. Nessas regiões observamos até doze espécies de camarões de água doce por quadrícula do mapa ($\sim 100 \times 100$ km no equador). Deste modo, a riqueza de camarões de água doce se concentra principalmente nos trópicos.

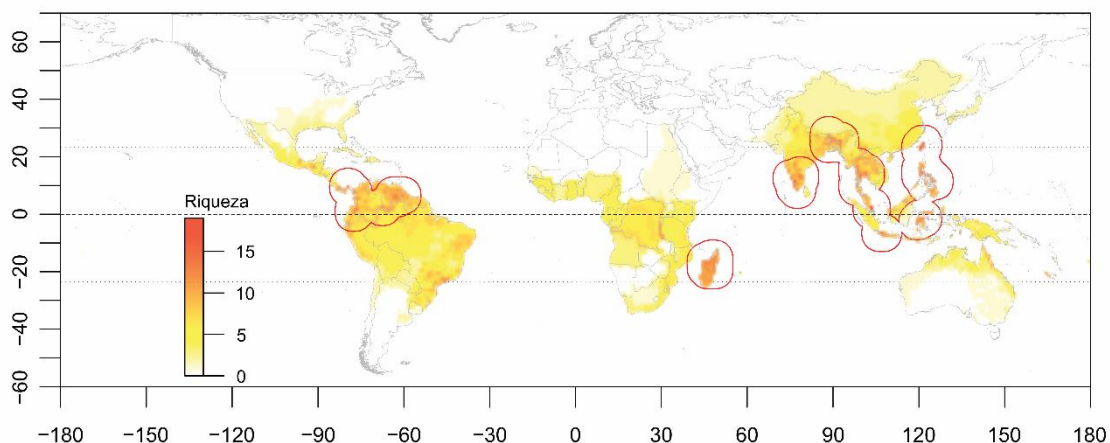


Figura 1. Padrão de riqueza das espécies do gênero *Macrobrachium* em escala global. As áreas circuladas concentram maior riqueza, contendo até doze espécies por quadrícula do mapa.

Fatores que influenciam a riqueza

O melhor modelo que explicou os padrões de riqueza foi composto pelas seguintes hipóteses: *Água-Energia*, *Heterogeneidade do Habitat* e *Impacto Antrópico* (WEH + HHH + AIH) (Tabela 1). Esse modelo foi composto por seis variáveis (ver, Tabela 2): [1] Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI), [2] Precipitação Anual a Montante (Hydro_12), [3] Sazonalidade de Precipitação a Montante (Hydro_15), [4] Elevação média (Dem_avg), [5] Amplitude de elevação (Dem_range), e [6] Índice de Pegada Humana (HFI). Dentre as seis variáveis, três foram significativas para determinar a variação da riqueza: Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (NDVI, $p < 0.0001$), Amplitude de elevação (Dem_range, $p < 0.0001$), e Índice de Pegada Humana (HFI, $p < 0.0001$). Observamos que a Sazonalidade da Precipitação a Montante (Hydro 15) foi negativamente associada à riqueza de espécies, enquanto o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI), Amplitude de elevação (Dem_range), o Índice de Pegada Humana (HFI), a Precipitação anual (Hydro 12) e Elevação média (Dem_avg) mostraram uma relação positiva (Tabela 2). As variáveis que melhor explicaram a variação de riqueza foram, respectivamente: Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI, Estimate ≈ 0.1848), Amplitude de elevação (Dem_range, Estimate ≈ 0.0840) e Índice de Pegada Humana (HFI, Estimate ≈ 0.0572).

A melhor hipótese individual no ranking foi a hipótese de *Água-Energia* (WEH) (Tabela 1). Ela se encontra na quinta posição no ranking geral e é composta por três variáveis (ver, Tabela 2): [1] Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI), [2] Precipitação Anual a Montante (Hydro_12), e [3] Sazonalidade de Precipitação a Montante (Hydro_15). As três variáveis foram significativas para determinar a variação da riqueza (NDVI, $p < 0.0001$; Hydro_12, $p \approx 0.0201$; Hydro_15, $p \approx 0.0165$). A Sazonalidade da Precipitação a Montante (Hydro_15) foi negativamente associada à riqueza de espécies, enquanto a Precipitação Anual a Montante (Hydro_12) e o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) mostraram uma relação positiva (Tabela 2). A variável que melhor explicou a variação na riqueza foi o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI, Estimate ≈ 0.1893).

Tabela 1. Modelos de regressão múltipla para riqueza (dados resolvidos para 110 X 110 km). Os modelos são classificados em cada caso por AIC do melhor para o modelo de pior ajuste, os AICs foram corrigidos pela presença de autocorrelação espacial nos resíduos do modelo. Os códigos dos modelos são: WEH, Hipótese de Água-Energia; HHH, Hipótese da Heterogeneidade do Habitat; AIH, Hipótese do Impacto Antrópico; TSH, Hipótese Especiação-Temperatura.

MODELO	RANK	AIC	Δ AIC	BIC
WEH + HHH + AIH	1	7755.67	0.00	9173.81
WEH + HHH	2	7777.49	21.82	9195.63
TSH + WEH + AIH	3	7830.14	74.47	9255.04
WEH + AIH	4	7831.84	76.17	9263.49
WEH	5	7854.59	98.92	9232.21
TSH + WEH + HHH	6	7855.22	99.55	8915.45
TSH + WEH	7	7857.29	101.62	9268.68
TSH + HHH + AIH	8	8192.03	436.36	9562.90
HHH	9	8195.14	439.47	9566.01
HHH + AIH	10	8197.14	441.47	9574.77
TSH + WEH + HHH + AIH	11	8290.09	534.42	9012.66
TSH + AIH	12	8346.85	591.18	9683.96
AIH	13	8371.31	615.64	9728.67
TSH	14	8502.39	746.72	9393.79
TSH + HHH	15	10061.28	2305.61	10412.44

Tabela 2. O melhor modelo e hipótese individual de regressão múltipla selecionado pelo menor valor AIC e as variáveis ambientais correspondentes e suas contribuições para o modelo e hipótese. Os códigos dos modelos são: WEH, Hipótese de Água-Energia; HHH, Hipótese da Heterogeneidade do Habitat; AIH, Hipótese do Impacto Antrópico.

Melhor Modelo	Hipótese	Variáveis	Estimate	SE	Valor t	Valor p
WEH + HHH + AIH	<i>Água-Energia + Heterogeneidade do Habitat + Impacto Antrópico</i>	(Intercept)	0.0000	0.0055	0.0000	1.0000
		Precipitação anual (Hydro 12)	0.0022	0.0063	0.3478	0.7280
		Precipitação sazonalidade (Hydro 15)	-0.0231	0.0161	-1.4330	0.1519
		Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (NDVI)	0.1848	0.0081	22.6947	<0.0001
		Elevação média (Dem_avg)	0.0016	0.0138	0.1186	0.9056
		Amplitude de elevação (Dem_range)	0.0840	0.0098	8.5408	<0.0001
		Índice de Pegada Humana (HFI)	0.0572	0.0109	5.2423	<0.0001
Melhor Hipótese Individual	Hipótese	Variáveis	Estimate	SE	Valor t	Valor p
WEH	<i>Água-Energia</i>	(Intercept)	0.0000	0.0056	0.0000	1.0000
		Precipitação anual (Hydro 12)	0.0145	0.0063	2.3257	0.0201
		Precipitação sazonalidade (Hydro 15)	-0.0421	0.0176	-2.3973	0.0165
		Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (NDVI)	0.1893	0.0080	23.7443	<0.0001

DISCUSSÃO

Distribuição da riqueza

Nossos dados mostram que a riqueza de espécies de camarões de água doce ocorre principalmente nos trópicos em três regiões específicas: Neotropical, Afrotropical e Oriental. Similarmente, as regiões que se concentram grande riqueza de camarões de água doce também foram regiões com maior população humana (ver, Cincotta *et al.* 2000). Essa distribuição global de riqueza de espécies de camarões de água doce é similar com os padrões de distribuição encontrados em espécies de anfíbios, répteis, aves e mamíferos (Albuquerque *et al.*, 2019), onde a concentração de riqueza também se dá em regiões tropicais. Essa distribuição pode ser explicada pelo fato de os trópicos serem a região mais rica em biodiversidade de todo o planeta (J. H. Brown, 2014), com elevadas proporções de espécies de água doce, assim como de espécies terrestres (Gaston, 2000).

Nota-se a importância da manutenção da biodiversidade tropical pelo fato de 16 dos 25 *hotspots* do globo estarem nos trópicos, onde estão localizados, principalmente, países em desenvolvimento onde as ameaças são maiores e os recursos de conservação são mais escassos (Myers *et al.*, 2000). Tendo isso em mente, grande parte da riqueza de espécies de camarões de água doce ocorre em *hotspots* do mundo, os quais correspondem à regiões com elevadas concentrações de biodiversidade, o que explica os maiores valores de riqueza encontrados nestes locais. Essas regiões, além de possuírem notáveis concentrações de espécies endêmicas, também experimentam perda excepcional de habitat (Reid, 1998; Myers *et al.*, 2000). Portanto, são áreas que demandam atenção e devem ser consideradas prioritárias nos programas de conservação.

A região Neotropical, entre o sul da América Central e o norte da América do Sul, abriga alguns ecossistemas com alto nível de biodiversidade, como por exemplo, os *hotspots* Mesoamérica e Chocó-Darién-Oeste do Equador. O *hotspot* Chocó-Darién-Oeste do Equador, localizado na costa do Pacífico do Panamá, Colômbia e Equador, é reconhecido como uma das áreas de maior diversidade biológica do mundo (Checa *et al.*, 2010). Sua heterogeneidade de ecossistemas deu origem a altos níveis de diversidade e endemismo, resultando em uma extraordinária riqueza de espécies (CEPF, 2001). O *hotspot* de biodiversidade da Mesoamérica abrange a maior parte da América Central e sua biodiversidade representa a junção da flora e fauna da América do Norte e América do Sul, resultando em uma variedade única e diversificada de formas de vida (DeClerck

et al., 2010). Entretanto, essas regiões estão passando por um rápido crescimento da população humana e degradação ecológica e, em vista disso, são regiões de alto valor de conservação de espécies (Myers *et al.*, 2000; Jaramillo e Destouni, 2015).

A região Afrotropical, na ilha de Madagascar, país insular no Oceano Índico, está dentre os *hotspots* mais ricos da Terra (Myers *et al.*, 2000). Isolado do continente africano há dezenas de milhões de anos, Madagascar possui fauna e flora únicas com alto grau de endemismo não apenas em termos de espécies, mas também de gêneros e até famílias (Benstead *et al.*, 2003), tornando-o um *hotspot* de biodiversidade extremamente importante. Contudo, sua rica biodiversidade encontra-se seriamente ameaçada por atividades humanas (Crowley, 2010). Devido ao seu espaço restrito, as ilhas oceânicas concentram muitas espécies por área, assim como sofrem intenso impacto antrópico à medida que as populações humanas crescem (Kier *et al.*, 2009).

A região Oriental possui vários *hotspots* de biodiversidade, dentre eles os Ghats Ocidentais (Índia) e Sri Lanka, Indo-Burma, Sundaland (Indonésia) e Filipinas. Esses *hotspots*, compostos por florestas tropicais e subtropicais úmidas de folha larga (Mittermeier *et al.*, 2004), possuem altos níveis de heterogeneidade topográfica e climática que suportam diversos tipos de vegetação e fauna distinta (Gunawardene *et al.*, 2007). No entanto, a Ásia é uma das regiões com mais densidade populacional do planeta, ou seja, uma parte significativa da riqueza está concentrada em áreas impactadas por atividades humanas, principalmente no sul da Ásia, por serem locais que possuem notável recurso de água doce (Dudgeon, 2012; Jaramillo e Destouni, 2015).

Algumas regiões que concentram riqueza de espécies de *Macrobrachium*, mas que ficaram parcialmente fora da zona dos trópicos incluem: Norte de Taiwan, sul de Madagascar, Nepal, Butão, norte de Bangladesh, norte de Mianmar, leste da Índia. Taiwan está dentro das áreas que parecem apresentar endemismo excepcional de plantas e ameaça excepcional, mas não são suficientemente documentadas para atender aos critérios de *hotspots* (Myers *et al.*, 2000).

Condutores da riqueza

Nossas análises revelaram que a alta produtividade primária e a disponibilidade de água, a heterogeneidade do habitat e o impacto humano apresentam relação com a riqueza dos camarões de água doce. A relação entre a temperatura e os processos

metabólicos foi a única que não foi significativa para explicar as variações de riqueza. Na hipótese individual (WEH), todas as variáveis preditoras foram significativas. Portanto, no melhor modelo (WEH + HHH + AIH), metade das variáveis preditoras não foram significativas para explicar a variação de riqueza das espécies de *Macrobrachium*. Desta forma, o conjunto de variáveis com maior poder explicativo para a variação da riqueza indica que a riqueza nessas áreas é conduzida por uma combinação de fatores humanos e ambientais.

Identificamos que o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) foi responsável por uma considerável de variação da riqueza das espécies do gênero *Macrobrachium*. De modo geral, os crustáceos decápodes são descritos como detritívoro onívoros (Sethi et al, 2013) e o material vegetal está entre os principais recursos alimentares para a maioria desses camarões, sendo composto principalmente por fragmentos de plantas aquáticas, algas planctônicas e diatomáceas (Jimoh et al., 2011; Lima et al., 2014; Cruz et al., 2021), o que explica a importância do NDVI na variação da riqueza das espécies de camarão de água doce.

O poder de explicação da Amplitude de elevação (Dem_range) e Índice de Pegada Humana (HFI) foram menores, mas significantes. Como visto na literatura, a elevação é um fator que afeta as populações de camarões *Macrobrachium* (Covich et al., 1996), uma vez que as atividades antrópicas impactam negativamente a qualidade da água e, consequentemente, a diversidade e distribuição de camarões de água doce (Siméon et al., 2014). Além disso, distúrbios antrópicos podem impactar as distribuições de abundância ao longo dos gradientes de elevação (Covich et al., 1996).

Apesar do impacto negativo das atividades humanas sobre a biodiversidade, observamos que a riqueza de camarões de água doce foi positivamente relacionada ao Índice de Pegada Humana (HFI). Essa relação indica que locais que possuem maior concentração de riqueza de espécies de *Macrobrachium* estão sob forte impacto humano e, consequentemente, sob ameaça. Considerando que os preditores relacionados aos recursos ambientais foram os de maior poder explicativo para a variação da riqueza, as altas taxas de degradação do habitat devem ser uma preocupação real para a conservação da diversidade de camarões de água doce. No entanto, quase todos os ecossistemas do mundo já sofreram e ainda sofrem com os impactos provocados pela ação antrópica, seja direta ou indireta, como por exemplo, contaminação dos ambientes aquáticos e introdução

de espécies exóticas, comprometendo a diversidade de habitats e resultando na perda da biodiversidade (Goulart & Callisto, 2003).

CONCLUSÃO

Nossa análise da distribuição de riqueza de camarões de água doce do gênero *Macrobrachium* mostrou que as espécies de camarão de água doce ocorrem principalmente em regiões tropicais do mundo por serem regiões de rica biodiversidade. Também indentificamos que a heterogeneidade no habitat e a produção primária influenciam a variação geográfica na composição entre as regiões. A partir dos nossos modelos, concluímos que variáveis ambientais são importantes preditores na distribuição de riqueza de camarões de água doce. Além disso, áreas que concentram riqueza estão sob forte impacto antrópico e, portanto, sob ameaça de perda de biodiversidade. Esse resultado é fundamental para a conservação do grupo, pois espécies e ecossistemas de água doce sofrem alteração de habitat e mudanças climáticas decorrente de atividades humanas (Albert *et al.*, 2021). Estudos como esse são de grande importância para priorização de locais para conservação da biodiversidade, sendo essencial que sejam tomadas providências para a conservação dos recursos essenciais a qualidade de vida do planeta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. (2021). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50(1), 85–94. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Albuquerque, F., Astudillo-Scalia, Y., Loyola, R., & Beier, P. (2019). Towards an understanding of the drivers of broad-scale patterns of rarity-weighted richness for vertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 28(14), 3733–3747. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01847-z>
- Allen, D. J., Darwall, W. R. T., & Smith, K. G. (2012). The status and distribution of freshwater biodiversity in Indo-Burma. *IUCN red list of threatened species*, 1–28.
- M., A. L. O., B., G. L. S., & S., D. B. (2000). Partially abbreviated larval development in an undescribed freshwater palaemonid prawn of the genus *Macrobrachium* from Chiapas, Mexico. *Crustaceana*, 73(3), 273–282. <https://doi.org/10.1163/156854000504363>

- Anacker, B. L., & Strauss, S. Y. (2014). The geography and ecology of plant speciation: Range overlap and niche divergence in sister species. *Proc. R. Soc. B*, 281(1778). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2980>
- Anger, K. (2013). Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology*, 33(2), 151–183. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002124>
- Anger, K., & Hayd, L. (2009). From lecithotrophy to planktotrophy: Ontogeny of larval feeding in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. *Aquatic Biology*, 7(1–2), 19–30. <https://doi.org/10.3354/ab00180>
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169–193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Bauer, R. T. (2013). Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 633–650. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue4-fulltext-2>
- Baumart, J. S., Dalosto, M. M., Gonçalves, A. S., Palaoro, A. V., & Santos, S. (2015). How to deal with a bad neighbor? Strategies of sympatric freshwater decapods (Crustacea) for coexistence. *Hydrobiologia*, 762(1), 29–39. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2331-0>
- Benstead, J. P., De Rham, P. H., Gattolliat, J.-L., Gibon, F.-M., Loiselle, P. V., Sartori, M., Sparks, J. S., & Stiassny, M. L. J. (2003). Conserving Madagascar's Freshwater Biodiversity. *BioScience*, 53(11), 1101–1111. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[1101:CMFB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[1101:CMFB]2.0.CO;2)
- Bertini, G., & Valenti, W. (2010). Importância econômica dos camarões de água doce. Em R. B. Da Silva & L. C. Ming (Orgs.), *POLO DE BIOTECNOLOGIA DA MATA ATLÂNTICA "Relatos de Pesquisas e Outras Experiências Vividas no Vale do Ribeira"* (1^o ed, p. 155–170). FUNEP. <https://www.researchgate.net/publication/278570239>
- Bird, C. E., Fernandez-Silva, I., Skillings, D. J., & Toonen, R. J. (2012). Sympatric Speciation in the Post “Modern Synthesis” Era of Evolutionary Biology. Em *Evolutionary Biology* (Vol. 39, Número 2, p. 158–180). <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9183-6>
- Bocedi, G., Palmer, S. C. F., Pe'er, G., Heikkinen, R. K., Matsinos, Y. G., Watts, K., & Travis, J. M. J. (2014). RangeShifter: A platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 388–396. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12162>
- Bolnick, D. I., & Fitzpatrick, B. M. (2007). Sympatric speciation: Models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 459–487. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095804>
- Bozinovic, F., & Pörtner, H. O. (2015). Physiological ecology meets climate change. *Ecology and Evolution*, 5(5), 1025–1030. <https://doi.org/10.1002/ece3.1403>
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41(1), 8–22. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>
- Brown, J. L., & Carnaval, A. C. (2019). A tale of two niches: Methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG44158>

- Brown, R. L., Jacobs, L. A., & Peet, R. K. (2007). Species Richness: Small Scale. *eLS*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020488>
- Buckley, L. B., & Jetz, W. (2007). Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1614), 1167–1173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0436>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Burns, J. H., & Strauss, S. Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(13), 5302–5307. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013003108>
- Busseni, G., Caputi, L., Piredda, R., Fremont, P., Hay Mele, B., Campese, L., Scalco, E., de Vargas, C., Bowler, C., d'Ovidio, F., Zingone, A., Ribera d'Alcalà, M., & Iudicone, D. (2020). Large scale patterns of marine diatom richness: Drivers and trends in a changing ocean. *Global Ecology and Biogeography*, 29(11), 1915–1928. <https://doi.org/10.1111/geb.13161>
- Bwadi, B. E., Mustafa, F. B., Ali, M. L., & Bhassu, S. (2019). Spatial analysis of water quality and its suitability in farming giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in Negeri Sembilan region, Peninsular Malaysia. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 40(1), 71–91. <https://doi.org/10.1111/sjtg.12250>
- Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., & Cadotte, M. W. (2020). Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology*, 95(3), 179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>
- Cheng, W., & Chen, J. C. (2000). Effects of pH, temperature and salinity on immune parameters of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Fish and Shellfish Immunology*, 10(4), 387–391. <https://doi.org/10.1006/fsim.2000.0264>
- Cincotta, R. P., Wisniewski, J., & Engelman, R. (2000). Human population in the biodiversity hotspots. *Nature*, 404(6781), 990–992. <https://doi.org/10.1038/35010105>
- Cook, B. D., Bunn, S. E., & Hughes, J. M. (2007). A comparative analysis of population structuring and genetic diversity in sympatric lineages of freshwater shrimp (Atyidae: Paratya): Concerted or independent responses to hydrographic factors? *Freshwater Biology*, 52(11), 2156–2171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01842.x>
- Covich, A. P., Crawl, T. A., Johnson, S. L., & Pyron, M. (1996). Distribution and Abundance of Tropical Freshwater Shrimp Along a Stream Corridor: Response to Disturbance. *Biotropica*, 28(4), 484. <https://doi.org/10.2307/2389090>
- Crowley, B. E. (2010). A refined chronology of prehistoric Madagascar and the demise of the megafauna. *Quaternary Science Reviews*, 29(19–20), 2591–2603. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.06.030>
- Cruz, B. R. F. da, Cunha, M. C., Bueno, A. A. de P., & Jacobucci, G. B. (2021). Natural diet of *Macrobrachium brasiliense* (Crustacea, Decapoda) in a Cerrado stream. *Iheringia. Série Zoologia*, 111. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2021003>

- Currie, D. J., & Paquin, V. (1987). Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329(6137), 326–327. <https://doi.org/10.1038/329326a0>
- D'Abramo, L. R., & Sheen, S. S. (1994). Nutritional requirements, feed formulation, and feeding practices for intensive culture of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Reviews in Fisheries Science*, 2(1), 1–21. <https://doi.org/10.1080/10641269409388551>
- Davis, K. E., De Grave, S., Delmer, C., & Wills, M. A. (2018). Freshwater transitions and symbioses shaped the evolution and extant diversity of caridean shrimps. *Communications Biology*, 1(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0018-6>
- Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C., & Mace, G. M. (2011). Beyond predictions: Biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332(6025), 53–58. <https://doi.org/10.1126/science.1200303>
- de Carvalho, F. L., Pileggi, L. G., & Mantelatto, F. L. (2013). Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiana* (Decapoda, Palaemonidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 707–717. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue4-fulltext-7>
- De Grave, S., Cai, Y., & Anker, A. (2008). Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 287–293. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9024-2>
- DeClerck, F. A. J., Chazdon, R., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L., & Ramos, Z. (2010). Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation*, 143(10), 2301–2313. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.026>
- Dieckmann, U., & Doebeli, M. (1999). & Doebeli, 1999 - On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400, 354–357. <https://doi.org/10.1038/22521>
- Diniz-Filho, J. A. F., Rangel, T. F. L. V. B., & Hawkins, B. A. (2004). A test of multiple hypotheses for the species richness gradient of South American owls. *Oecologia*, 140(4), 633–638. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1577-4>
- Diniz-Filho, J. A. F., Terribile, L. C., De Oliveira, G., & Rangel, T. F. L. V. B. (2009). Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. *Megadiversidade*, 5(1–2), 5–16.
- Domisch, S., Amatulli, G., & Jetz, W. (2015). Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Scientific Data*, 2. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.73>
- Du, X., Guo, H., Fan, X., Zhu, J., Yan, Z., & Zhan, Q. (2016). Vertical accuracy assessment of freely available digital elevation models over low-lying coastal plains. *International Journal of Digital Earth*, 9(3), 252–271. <https://doi.org/10.1080/17538947.2015.1026853>
- Dumont, H. J., Green, J., & Masundire, H. (1994). The Kariba Discussion. Em *Studies on the Ecology of Tropical Zooplankton* (p. 293–295). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0884-3_22
- Estivals, G., Duponchelle, F., García-Dávila, C., Römer, U., Mariac, C., & Renno, J.-F. (2023). Exceptional Genetic Differentiation at a Micro-geographic Scale in *Apistogramma agassizii* (Steindachner, 1875) from the Peruvian Amazon: Sympatric Speciation? *Evolutionary Biology*, 50(1), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s11692-022-09587-9>

- Checa, M. F., Velasco, N., & Mogollón, H. (2010). New distributional records for nymphalid species (Lepidoptera: Nymphalidae) for the Chocó Region and western Ecuador. *Tropical Lepidoptera Research*, 20(1), 14–18.
- Fitzpatrick, B. M., Fordyce, J. A., & Gavrillets, S. (2008). What, if anything, is sympatric speciation? *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1452–1459. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01611.x>
- García-Guerrero, M., De Los Santos Romero, R., Vega-Villasante, F., & Cortes-Jacinto, E. (2017). Conservation and aquaculture of native freshwater prawns: the case of the cauque river prawn *Macrobrachium americanum* (Bate, 1868). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(5), 819–827. <https://doi.org/10.3856/vol43-issue5-fulltext-2>
- García-Guerrero, M. U. (2010). Effect of Temperature on Consumption Rate of Main Yolk Components during Embryo Development of the Prawn *Macrobrachium americanum* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Journal of the World Aquaculture Society*, 41(S1), 84–92. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2009.00336.x>
- Gastauer, M., Saporetto-Junior, A. W., Magnago, L. F. S., Cavender-Bares, J., & Meira-Neto, J. A. A. (2015). The hypothesis of sympatric speciation as the dominant generator of endemism in a global hotspot of biodiversity. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5272–5283. <https://doi.org/10.1002/ece3.1761>
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
- Goulart, M. D. C., & Callisto, M. (2003). Bioindicadores de qualidade de água como ferramenta em estudos de impacto ambiental. *Revista da FAPAM*, 2(1), 156–164.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*, 5(3), 225–229. <https://doi.org/10.2307/1929447>
- Gunawardene, N. R., Dulip Daniels, A. E., Gunatilleke, I. A. U. N., Gunatilleke, C. V. S., Karunakaran, P. V., Nayak, K. G., Prasad, S., Puyravaud, P., Ramesh, B. R., Subramanian, K. A., & Vasanthy, G. (2007). A brief overview of the Western Ghats - Sri Lanka biodiversity hotspot. *Current Science*, 93(11), 1567–1572.
- Hamm, M., & Drossel, B. (2017). Habitat heterogeneity hypothesis and edge effects in model metacommunities. *Journal of Theoretical Biology*, 426, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.05.022>
- Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Harvey, M. G., Singhal, S., & Rabosky, D. L. (2019). *Beyond Reproductive Isolation: Demographic Controls on the Speciation Process*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024701>
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J.-F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., & Turner, J. R. G.

- (2003). ENERGY, WATER, AND BROAD-SCALE GEOGRAPHIC PATTERNS OF SPECIES RICHNESS. *Ecology*, 84(12), 3105–3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Hijmans, R. J., Etten, J. Van, Sumner, M., Cheng, J., & Baston, D. (2021). *Pacote “raster”*.
- Hoekstra, A. Y., & Wiedmann, T. O. (2014). Humanity’s unsustainable environmental footprint. *Science*, 344(6188), 1114–1117. <https://doi.org/10.1126/science.1248365>
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Holthuis, L. B. (1952). *A general revision of the Palaemonidae (crustacea Decapod Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemonidae*.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- IUCN. (2022). *A Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN*. <https://www.iucnredlist.org>
- Jaramillo, F., & Destouni, G. (2015). Local flow regulation and irrigation raise global human water consumption and footprint. *Science*, 350(6265), 1248–1251. <https://doi.org/10.1126/science.aad1010>
- Jimoh, A. A., Clarke, E. O., Whenu, O. O., & Adeoye, H. B. (2011). Food and feeding habits of the African river prawn (*Macrobrachium vollenhovenii*, Herklots, 1857) in Epe Lagoon, southwest Nigeria. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*, 3(1), 10–15. <http://www.academicjournals.org/IJFA>
- Jurniati, J., ARFIATI, D., ANDRIYONO, S., HERTIKA, A. M. S., KURNIAWAN, A., & TANOD, W. A. (2020). The morphological characters and DNA barcoding identification of sweet river prawn *Macrobrachium esculentum* (Thallwitz, 1891) from Rongkong watershed of South Sulawesi, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22(1), 113–121. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220116>
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibisch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., & Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9322–9327. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Lavergne, S., Evans, M. E. K., Burfield, I. J., Jiguet, F., & Thuiller, W. (2013). Are species’ responses to global change predicted by past niche evolution? *Phil Trans R Soc B*, 368(1610). <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0091>
- Leigh, E. G., O’Dea, A., & Vermeij, G. J. (2014). Historical biogeography of the isthmus of panama. *Biological Reviews*, 89(1), 148–172. <https://doi.org/10.1111/brv.12048>
- Lima, J. de F., Garcia, J. da S., & Silva, T. C. da. (2014). Natural diet and feeding habits of a freshwater prawn (*Macrobrachium carinus*: Crustacea, Decapoda) in the estuary of the Amazon River. *Acta Amazonica*, 44(2), 235–244. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200009>
- Liu, M.-Y., Cai, Y.-X., & Tzeng, C.-S. (2006). Molecular Systematics of the Freshwater Prawn Genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) Inferred from mtDNA Sequences, with Emphasis on East Asian Species. *Zoological Studies*, 46(3), 272–289.

- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42(3), 594–598. <https://doi.org/10.2307/1932254>
- Mantelatto, F. L., Pileggi, L. G., Magalhães, C., Carvalho, F. L., Rocha, S. S. da, Mossolin, E. C., Rossi, N., & Bueno, S. L. de S. (2016). *Avaliação dos Camarões Palemonídeos (Decapoda: Palaemonidae)* (Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, Org.). <https://www.researchgate.net/publication/309865393>
- Mantelatto, F. L., Pileggi, L. G., Pantaleão, J. A. F., Magalhães, C., Villalobos, J. L., & Álvarez, F. (2021). Multigene phylogeny and taxonomic revision of american shrimps of the genus *cryphiops dana*, 1852 (Decapoda, palaemonidae) implies a proposal for reversal of precedence with *Macrobrachium* spence bate, 1868. *ZooKeys*, 2021(1047), 155–198. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1047.66933>
- Manush, S. M., Pal, A. K., Chatterjee, N., Das, T., & Mukherjee, S. C. (2004). Thermal tolerance and oxygen consumption of *Macrobrachium rosenbergii* acclimated to three temperatures. *Journal of Thermal Biology*, 29(1), 15–19. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2003.11.005>
- March, J. G., Pringle, C. M., Townsend, M. J., & Wilson, A. I. (2002). Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 47(3), 377–390. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00808.x>
- McGranahan, G., Balk, D., & Anderson, B. (2007). The rising tide: assessing the risks of climate change and human settlements in low elevation coastal zones. *Environment and Urbanization*, 19(1), 17–37. <https://doi.org/10.1177/0956247807076960>
- Mejía-Ortiz, L. M., & Alvarez, F. (2010). Seasonal patterns in the distribution of three species of freshwater shrimp, *Macrobrachium* spp., along an altitudinal river gradient. *Crustaceana*, 83(4), 385–397. <https://doi.org/10.1163/001121610X489368>
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., & Da Fonseca, G. A. B. (2004). Hotspots Revisited - Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. *CEMEX*.
- Molina, W. F., Costa, G. W. W. F., Cunha, I. M. C., Bertollo, L. A. C., Ezaz, T., Liehr, T., & Cioffi, M. B. (2020). Molecular cytogenetic analysis in freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *International Journal of Molecular Sciences*, 21(7). <https://doi.org/10.3390/ijms21072599>
- Montagna, M. C. (2011). Effect of temperature on the survival and growth of freshwater prawns *Macrobrachium borellii* and *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 101(3), 233–238. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212011000200011>
- Murphy, N. P., & Austin, C. M. (2005). Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): Biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zoologica Scripta*, 34(2), 187–197. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2005.00185.x>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *NATURE*, 403. <https://doi.org/10.1038/35002501>

- Naiman, R. J. (2008). Foreword. *Hydrobiologia*, 595(1), 1–2. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9168-0>
- Niu, C., Lee, D., Goshima, S., & Nakao, S. (2003). Effects of temperature on food consumption, growth and oxygen consumption of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man 1879) postlarvae. *Aquaculture Research*, 34(6), 501–506. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00845.x>
- Oribhabor, B. J. (2016). Impact of Human Activities on Biodiversity in Nigerian Aquatic Ecosystems. *Science International*, 4(1), 12–20. <https://doi.org/10.17311/sciintl.2016.12.20>
- Orr, M. R., & Smith, T. B. (1998). Ecology and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(12), 502–506. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01511-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01511-0)
- Peterson, A. T. (2006). Uses and Requirements of Ecological Niche Models and Related Distributional Models. *Biodiversity Informatics*, 3(0), 59–72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Pileggi, L. G., Rossi, N., Wehrtmann, I. S., & Mantelatto, F. L. (2014). Molecular perspective on the American transisthmian species of *Macrobrachium* (Caridea, Palaemonidae). *ZooKeys*, 457, 109–131. <https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6818>
- Pörtner, H. O., & Farrell, A. P. (2008). Physiology and Climate Change. *Science*, 322(5902), 690–692. <https://doi.org/10.1126/science.1163156>
- Pulliam, R. H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248–1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Qiao, H., Saupe, E. E., Soberón, J., Townsend Peterson, A., & Myers, C. E. (2016). Impacts of niche breadth and dispersal ability on macroevolutionary patterns. *American Naturalist*, 188(2), 149–162. <https://doi.org/10.1086/687201>
- Quintero, I., & Wiens, J. J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16(8), 1095–1103. <https://doi.org/10.1111/ele.12144>
- Reid, W. V. (1998). Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7), 275–280. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01363-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01363-9)
- Rice, W. R. (1987). Speciation via habitat specialization: the evolution of reproductive isolation as a correlated character. *Evolutionary Ecology*, 1(4), 301–314. <https://doi.org/10.1007/BF02071555>
- Richards, E. J., Servedio, M. R., & Martin, C. H. (2019). Searching for Sympatric Speciation in the Genomic Era. *BioEssays*, 41(7). <https://doi.org/10.1002/bies.201900047>

- Richmond, C. E., Breitburg, D. L., & Rose, K. A. (2005). The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological Modelling*, 188(2–4), 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.002>
- Ricklefs, R. E. (2007). History and Diversity: Explorations at the Intersection of Ecology and Evolution. *The American Naturalist*, 170(S2), S56–S70. <https://doi.org/10.1086/519402>
- Rödder, D., & Engler, J. O. (2011). Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 915–927. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x>
- Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., Macgregor-Fors, I., & González-Rodríguez, A. (2015). How are oaks distributed in the neotropics? A perspective from species turnover, areas of endemism, and climatic niches. *International Journal of Plant Sciences*, 176(3), 222–231. <https://doi.org/10.1086/679904>
- Roell, Y. E., Phillips, J. G., & Parent, C. E. (2021). Effect of topographic complexity on species richness in the Galápagos Islands. *Journal of Biogeography*, 48(10), 2645–2655. <https://doi.org/10.1111/jbi.14230>
- Rogl, K. A., Rahi, M. L., Royle, J. W. L., Prentis, P. J., & Hurwood, D. A. (2018). A transcriptome-wide assessment of differentially expressed genes among two highly divergent, yet sympatric, lineages of the freshwater Atyid shrimp, *Paratya australiensis*. *Hydrobiologia*, 825(1), 189–196. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3716-7>
- Rohde, K. (1992). Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, 65(3), 514. <https://doi.org/10.2307/3545569>
- Román-Palacios, C., Moraga-López, D., & Wiens, J. J. (2022). The origins of global biodiversity on land, sea and freshwater. *Ecology Letters*, 25(6), 1376–1386. <https://doi.org/10.1111/ele.13999>
- Rueda-M, N., Salgado-Roa, F. C., Gantiva-Q, C. H., Pardo-Díaz, C., & Salazar, C. (2021). Environmental Drivers of Diversification and Hybridization in Neotropical Butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.750703>
- Saito, M., Yamashiro, T., Hamano, T., & Nakata, K. (2012). Factors affecting distribution of freshwater shrimps and prawns in the Hiwasa River, southern central Japan. *Crustacean Research*, 41(0), 27–46. https://doi.org/10.18353/crustacea.41.0_27
- Schluter, D. (2009). Evidence for Ecological Speciation and Its Alternative. *Science*, 323(5915), 737–741. <https://doi.org/10.1126/science.1160006>
- Schmid, B., Balvanera, P., Cardinale, B. J., Godbold, J., Pfisterer, A. B., Raffaelli, D., Solan, M., & Srivastava, D. S. (2009). Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. In *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing* (p. 14–29). Oxford University Press Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199547951.003.0002>
- Sethi, S. N., Ram, N., & Venkatesan, V. (2013). Note Food and feeding habits of *Macrobrachium* lar (Decapoda, Palaemonidae) from Andaman and Nicobar Islands, India. *Indian J. Fish*, 60(4), 131–135.
- Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J. E., Stephens, M. R., & Slatyer, R. A. (2017). Evolution of Ecological Niche Breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 183–206. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003>

- Siméon, T., Gideon, A., Dramane, D., Adama Idrissa, C., Koffi Mexmin, K., & Pierre, N. (2014). Impact of anthropogenic activities on water quality and Freshwater Shrimps diversity and distribution in five rivers in Douala, Cameroon. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES)*, 183(2), 183–194. <http://www.innspub.net>
- Small, C., & Nicholls, R. J. (2003). A Global Analysis of Human Settlement in Coastal Zones. *Journal of Coastal Research*, 19(3), 584–599. <http://www.jstor.org/stable/4299200>. <http://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>. <http://www.jstor.org>
- Stanhope, M. J., Leighton, B. J., & Hartwick, B. (1992). Polygenic control of habitat preference and its possible role in sympatric population subdivision in an estuarine crustacean. *Heredity*, 69(3), 279–288. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.126>
- Thayna, A., Moreira, R., Carriel, E., Gabrielly, S. ;, Nobrega, T., Sandra, ;, & Barbosa De Carvalho, R. (2022). *O impacto da ação antrópica no meio ambiente: aquecimento global*.
- The Critical Ecosystem Partnership Fund. (2001). *Chocó-Manabí Conservation Corridor - Colombia and Ecuador*.
- Valencia, D. M., & Campos, M. R. (2007). Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*, 1456, 1–44. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1456.1.1>
- Van Praag, L., & Timmerman, C. (2019). Environmental migration and displacement: a new theoretical framework for the study of migration aspirations in response to environmental changes. *Environmental Sociology*, 5(4), 352–361. <https://doi.org/10.1080/23251042.2019.1613030>
- Villalobos, J. L., Robles, R., & Alvarez, F. (2002). Abbreviated larval development of *Macrobrachium tuxtlense* Villalobos & Alvarez, 1999, reared in the laboratory. *Crustaceana*, 75(5), 717–730. <https://doi.org/10.1163/156854002760202705>
- Wiens, J. J. (2004). SPECIATION AND ECOLOGY REVISITED: PHYLOGENETIC NICHE CONSERVATISM AND THE ORIGIN OF SPECIES. *Evolution*, 58(1), 193–197. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- WoRMS Editorial Board. (2023). *Registro Mundial de Espécies Marinhas*. <https://doi.org/10.14284/170>
- Yan, H., Liang, C., Li, Z., Liu, Z., Miao, B., He, C., & Sheng, L. (2015). Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe. *PLoS ONE*, 10(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125300>

CAPÍTULO 2 – Evolução de nicho ecológico e diversificação de camarões do gênero *Macrobrachium* nas Américas

RESUMO

Estudos sobre evolução de nicho desempenham um papel crucial na compreensão de como os organismos respondem às mudanças ambientais. Neste estudo, coletamos dados ambientais e registros de ocorrência de camarões de água doce do gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 nas Américas, a fim de analisar como o ambiente influencia seu nicho ecológico e sua evolução, contribuindo para a diversificação das espécies no gênero. Utilizamos modelagem de nichos ecológicos para estimar, posteriormente, as áreas de distribuição potencial de cada espécie de *Macrobrachium*. Além disso, avaliamos a sobreposição de nicho entre as espécies e reconstruímos os nichos ancestrais separadamente para cada eixo ambiental. Em média, as variáveis que mais contribuíram (78,31%) para os modelos das 30 espécies de *Macrobrachium* foram a temperatura média anual a montante (hydro_avg_01), a amplitude diária de temperatura a montante (hydro_avg_02), a amplitude de elevação (elevation_03) e a inclinação média (slope_04). Nossos resultados revelaram que aproximadamente 85% dos nichos são completamente divergentes. A análise também indicou que todos os pares de espécies irmãs apresentaram divergência de nicho por meio do processo de especiação ecológica, presumidamente através de simpatria. Observamos um perfil climático semelhante entre grandes clados, o que sugere um conservadorismo inicial de nicho entre as linhagens do gênero em todos os eixos, seguido de um aumento nas divergências nos últimos 30 milhões de anos. Com base em nossas análises, concluímos que o clima desempenhou um papel importante na especiação desse grupo. Além disso, os métodos de filogenia podem desempenhar um papel relevante na identificação de áreas prioritárias de conservação fornecendo uma base científica para o planejamento e implementação de estratégias de conservação eficazes.

Palavras-chave: Modelos de nicho ecológico; conservadorismo; sobreposição; divergência.

ABSTRACT

Niche evolution studies play a crucial role in understanding how organisms respond to environmental changes. In this study, we collected environmental data and occurrence records of freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 in the Americas, in order to analyze how the environment influences its ecological niche and evolution, contributing to the diversification of species in the genus. We used ecological niche modeling to subsequently estimate the potential distribution areas of each *Macrobrachium* species. In addition, we evaluated niche overlap between species and reconstructed ancestral niches separately for each environmental axis. On average, the variables that most contributed (78.31%) to the models of the 30 species of *Macrobrachium* were the average annual temperature upstream (hydro_avg_01), the daily upstream temperature range (hydro_avg_02), the elevation interval (elevation_03) and the average slope (slope_04). Our results revealed that approximately 85% of the niches are completely divergent. The analysis also indicated that all pairs of sister species showed niche divergence through the process of ecological speciation, presumably through sympatry. We observed a similar climatic profile among major clades, which suggests an initial niche conservatism among lineages of the genus in all axes, followed by an increase in divergences over the last 30 million years. Based on our analyses, we conclude that climate played an important role in the speciation of this group. In addition, phylogeny methods can play an important role in identifying priority areas for conservation, providing a scientific basis for planning and implementing effective conservation strategies.

Keywords: Ecological niche models; conservatism; overlap; divergence.

INTRODUÇÃO

É comumente aceito que Joseph Grinnell (1924) tenha sido o responsável pelo primeiro uso da palavra “nicho”, em um sentido ecológico, como o local ocupado por uma espécie no ambiente. Grinnell propôs a ideia de “nicho ecológico” como o conjunto de condições ambientais, recursos e interações biológicas nas quais uma espécie pode sobreviver, se reproduzir e persistir. Apesar disso, a definição mais amplamente adotada foi proposta por Hutchinson (1957), que menciona que o nicho ecológico deve ser dividido em dois tipos, o nicho fundamental e o nicho realizado. O nicho fundamental consiste em condições favoráveis que oportunizem a presença de uma espécie em uma dada região, com ausência de competição, predação e patógenos. Já o nicho realizado descreve as condições em que uma espécie efetivamente ocupa, dada as interações competitivas e as restrições impostas pela presença de outras espécies no ecossistema.

Embora as espécies possam passar por mudanças graduais em suas características ecológicas ao longo do tempo, algumas espécies exibem uma notável restrição ao nicho que melhor se adequa às suas necessidades (Wiens & Graham, 2005). Esse fenômeno, conhecido como conservadorismo de nicho, ocorre quando a especialização das espécies em um conjunto particular de condições é mantida ao longo de sua história evolutiva (Peterson, 2011). Como resultado desse conservadorismo de nicho, observa-se uma limitação na expansão da distribuição geográfica das espécies em direção a novos nichos ecológicos (Peterson, 2006). Esse comportamento conservador é influenciado por uma combinação de fatores, incluindo as pressões seletivas, como a seleção natural que favorece a manutenção das características ecológicas adequadas ao ambiente, e as interações com outras espécies, como a competição (Wiens *et al.*, 2010). Apesar disso, algumas espécies podem apresentar maior flexibilidade e capacidade de adaptação a novos nichos em resposta a mudanças ambientais ou oportunidades evolutivas (Carscadden *et al.*, 2020).

Barreiras de dispersão também são responsáveis por restringir o acesso das espécies, fazendo com que determinadas áreas não sejam ocupadas por elas, apesar de atenderem aos seus requerimentos de nicho (Hutchinson, 1957). Descontinuidades ambientais da paisagem podem levar ao isolamento geográfico de populações de uma espécie e interrupção de fluxo gênico, levando a especiação alopátrica (Wiens, 2004).

Apesar da especiação em alopatria ser relativamente frequente, processos de especiação em alopatria também podem acontecer sem que haja uma separação geográfica (Harvey *et al.*, 2019). Quando o isolamento geográfico perdura por muito tempo, resultando em isolamento reprodutivo, os indivíduos das novas espécies não conseguem se reproduzir entre si mesmo que o isolamento geográfico passe a não existir mais (Harvey *et al.*, 2019). O acúmulo de diferenças pode causar isolamento entre os indivíduos de uma população e impedir o fluxo genético entre elas, resultando em uma divergência ecológica entre espécies filogeneticamente próximas (Pyron *et al.*, 2015).

Outro modo de especiação denominado especiação simpátrica, ocorre quando populações dentro do mesmo habitat se separam reprodutivamente (Dieckmann & Doebeli, 1999). Esse processo pode ser impulsionado por diferentes mecanismos, como a presença de barreiras biológicas que impedem o cruzamento entre as populações ou mutações que levam à divergência genética, resultando no surgimento de novas espécies (Schluter, 2009). Embora a especiação simpátrica seja considerada um processo menos comum do que a especiação alopátrica, ela tem sido bastante estudada e discutida (Bird *et al.*, 2012; Richards *et al.*, 2019; Estivals *et al.*, 2023). No entanto, seu papel relativo em comparação com outros modos de especiação ainda é objeto de discussão, devido à sua maior dificuldade de ocorrência e documentação em comparação com a especiação alopátrica (Bolnick & Fitzpatrick, 2007).

Ademais, a incapacidade de adaptação pode levar a situações em que as espécies enfrentem extinção local quando incapazes de se adaptar às novas condições ou de migrar para áreas mais favoráveis (Wiens, 2004; Praag e Timmerman, 2019). Ainda, o conservadorismo de nicho pode afetar a capacidade das espécies em lidar com as alterações globais atuais, tornando algumas mais vulneráveis a essas mudanças. (Lavergne *et al.*, 2013). Portanto, é de extrema importância as investigações sobre espécies propensas ao conservadorismo de nicho, assim como espécies propensas à divergência de nicho, de modo a compreender como os organismos respondem às mudanças ambientais, tornando-se estas investigações fundamentais para a conservação da biodiversidade no futuro (Hoffmann & Sgrò, 2011).

O objetivo principal deste estudo foi analisar como o ambiente influencia o nicho ecológico e sua evolução na diversificação das espécies de *Macrobrachium* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). Além disso, foi avaliado como os nichos ecológicos das

espécies de *Macrobrachium* evoluíram ao longo da história evolutiva, a fim de compreender as possíveis respostas dessas espécies diante das variáveis ambientais, contribuindo assim para estratégias efetivas de conservação. Estimamos a distribuição potencial das espécies de camarões do gênero *Macrobrachium* para avaliar a evolução de nicho e como barreiras naturais influenciam as taxas de dispersão e ocorrência das espécies e, conseqüentemente influenciam em seu nicho e processos de especiação. Nós avaliamos o papel do conservadorismo e/ou divergência de nicho em nível filogenético no processo de especiação deste grupo de camarões. Neste contexto, devido à grande diversidade dos camarões *Macrobrachium*, esperamos encontrar um baixo conservadorismo de nicho resultando, conseqüentemente, no seu alto nível de diversificação.

MATERIAL E MÉTODOS

Levantamento das espécies e de pontos de ocorrência

Inicialmente, realizamos um levantamento de espécies de camarões de água doce do gênero *Macrobrachium* com ocorrências nas Américas. Dados de ocorrência georreferenciados foram coletados para as 57 espécies do gênero *Macrobrachium* a partir do banco de dados do Sistema Global de Informação sobre Biodiversidade (GBIF; <http://www.gbif.org>) e Registro Mundial de Espécies Marinhas (WoRMS; <https://www.marinespecies.org/>). Os dados foram filtrados excluindo erros como informações duplicadas e pontos não relativos aos possíveis locais de ocorrência. Das 57 espécies com pontos de ocorrência disponíveis, selecionamos as 30 espécies que apresentaram mais pontos de ocorrência para posteriormente estimarmos os MNE. Das 30 espécies que modelamos, selecionamos 22 com filogenia disponível (Davis *et al.*, 2018) para analisar o papel da evolução do nicho ecológico na diversificação dos camarões de água doce do gênero *Macrobrachium*. Todas as espécies analisadas apresentaram, no mínimo, dez ou mais registros de ocorrência abrangendo sua distribuição geográfica.

Dados climáticos

Para estimar o habitat adequado, a princípio, obtivemos 29 variáveis ambientais específicas de água doce implementadas em (Domisch *et al.*, 2015). Essas variáveis foram

obtidas a partir do repositório de dados EarthEnv (<https://www.earthenv.org/>), com uma resolução espacial de aproximadamente 9,2 km no equador. Testamos a correlação entre as variáveis usando o teste de correlação de Pearson e, quando duas camadas foram correlacionadas (limiar 0,7), selecionamos a camada climática biologicamente significativa para as espécies de camarão de água doce e excluímos as camadas com múltiplas correlações. Usamos um conjunto final de sete variáveis ambientais com correlação inferior à $<0,7$ e não colineares ($VIF < 5$), a saber: [1] Amplitude de elevação (elevation_03); [2] Elevação média (elevation_04); [3] Temperatura média anual a montante (hydro_avg_01); [4] Amplitude diária de temperatura a montante (hydro_avg_02); [5] Precipitação anual a montante (hydro_avg_12); [6] Sazonalidade da precipitação a montante (hydro_avg_15); [7] Inclinação média (slope_04).

Modelos de nicho ecológico

Modelos de nicho ecológico (MNEs) foram gerados para cada espécie usando o software Maxent 3.4.1. (Phillips *et al.* 2017). Modelamos os nichos ecológicos para permitir, a posteriori, estimar as áreas de distribuição potencial para cada espécie de *Macrobrachium* em diferentes cenários de variáveis ambientais. A parametrização ótima dos MNEs – ou seja, usando parâmetros de “características” e valores de “multiplicadores de regularização” das configurações Maxent para o MNE de cada espécie – foi estimada usando a função de avaliação MNE do pacote *ENMeval*, versão 0.3.0 (Muscarella *et al.* 2014), no ambiente R (versão 4.1.3) (R Core Team 2022). A robustez de cada modelo gerado foi avaliada por meio de validação cruzada, particionando suas ocorrências considerando, primeiramente, dois blocos longitudinais que foram posteriormente subdivididos em blocos latitudinais, resultando em quatro unidades geograficamente estruturadas. Medimos o desempenho preditivo dos MNEs utilizando a Área Sob a Curva (AUC) (Fielding & Bell, 1997) e True Skill Statistics (TSS) (Allouche *et al.*, 2006). Essas métricas foram obtidas a partir da comparação entre os modelos gerados pelo conjunto de treino e os pontos observados presentes no conjunto de teste.

Análises de sobreposição de nicho

Para calcular a sobreposição entre cada par de espécies, comparamos todos os possíveis pares entre as 22 espécies de *Macrobrachium*, totalizando 231 comparações. Para essa etapa, usamos as quatro variáveis ambientais com maior percentual de contribuição média para os modelos gerados, conforme implementado em Brown &

Carnaval (2019): [1] amplitude de elevação; [2] temperatura média anual a montante; [3] amplitude diurna média a montante; [4] inclinação média. Os dados ambientais foram obtidos pela extração dos valores das camadas ambientais (o mesmo usado para MNEs) de uma amostra de 1000 pontos escolhidos aleatoriamente. Essa informação foi agregada ao conjunto de pontos de presença de cada espécie para realizar uma Análise de Componentes Principais (PCA) para cada uma. Utilizando a abordagem de Broennimann *et al.* (2012), verificamos a sobreposição de nichos no *e-space* de cada par de espécies usando o pacote R *humboldt*.

Em seguida, através da função de densidade de Kernel, calculamos a densidade de ocorrência de cada espécie de forma suavizada em uma grade de 100 x 100 células. Para estimar a sobreposição de nicho entre as espécies, utilizamos o índice D de Schoener (1968), a qual atribui valores entre 0 (indicando completa ausência de sobreposição) e 1 (indicando sobreposição total) (Rödder & Engler, 2011). Duas estatísticas de randomização, nomeadamente os testes de equivalência e *background*, foram utilizadas para avaliar a significância estatística ($\alpha = 0,05$) da métrica de sobreposição D de Schoener. Com base em condições aleatórias geradas em 1.000 repetições dos testes de equivalência e *background*, testou-se se os nichos eram equivalentes ou divergentes. Esse procedimento foi repetido tanto para a distribuição completa das espécies em comparação (Teste de Sobreposição de Nicho - NOT) quanto para o ambiente compartilhado pelas espécies (Teste de Divergência de Nicho - NDT). A interpretação dos resultados dessa análise foi realizada utilizando uma chave fornecida por Brown e Carnaval (2019).

Evolução de nicho

Inicialmente, para analisar o papel da evolução do nicho ecológico na diversificação dos camarões de água doce do gênero *Macrobrachium*, geramos o Perfil de Ocupação de Nicho (PNO) de 22 espécies de camarões *Macrobrachium* para cada um dos quatro principais eixos ambientais usando o pacote R *phyloclim*. (v. 0.9.5.) (Heibl & Calenge, 2022). Os PNOs são usados para prever as distribuições potenciais das espécies ao longo dos gradientes de cada variável ambiental. Em seguida, calculamos a média ponderada dos PNOs para cada espécie e eixo ambiental. Além disso, filogenias à níveis interespecíficos foram integradas usando a função de correlação de faixa etária do pacote R *phyloclim*. Esta função é usada para testar sinais filogenéticos em padrões de sobreposição de nicho. Através de inclinações e interceptos derivados de um modelo

linear foi possível caracterizar o modo de especiação ou evolução de nicho. A partir da média ponderada dos PNOs e da árvore calibrada no tempo (Davis *et al.*, 2018), reconstruímos os nichos ancestrais separadamente para cada eixo ambiental usando o pacote R *phytools* (Revell, 2012).

Por último, com o objetivo de determinar se as espécies irmãs são alopátricas ou simpátricas, criamos mapas de distribuição sobrepondo os polígonos obtidos no site da *International Union for Conservation of Nature* (IUCN; <https://www.iucnredlist.org/>), a fim de analisar se os pares de espécies irmãs coocorreram nas mesmas ecorregiões. Consideramos as espécies irmãs simpátricas se coocorreram em pelo menos uma ecorregião e alopátricas se não coocorreram em nenhuma ecorregião.

RESULTADOS

Modelos de nicho ecológico

Após a filtragem dos pontos de ocorrências, obtivemos entre 10 e 2690 pontos de ocorrências para cada espécie de *Macrobrachium* que teve seu nicho ecológico modelado. Embora houve uma diferença no número de ocorrências usado para modelar cada espécie, os modelos de nicho ecológico obtiveram valores de teste AUC superiores a 0,82 e TSS acima de 0,54 para todas as espécies, indicando que esses modelos foram significativos (Tabela 1). A temperatura média anual a montante (hydro_avg_01) foi a variável ambiental que mais contribuiu para os modelos (Figura 1, 2, 3, 4 e 5) (~ 40%), com valores variando entre 0,3% (*M. borellii*) e 99% (*M. dierythrum*) (Tabela 2). Das sete variáveis ambientais utilizadas para gerar os modelos, quatro delas (hydro_avg_01, hydro_avg_02, elevation_03 e slope_04) contribuíram com aproximadamente 78,31% para a construção dos modelos das 30 espécies de *Macrobrachium* (ver Tabela 2).

Sobreposição de nicho

Dentre as 435 comparações de sobreposição de nicho para as 30 espécies de *Macrobrachium*, cerca de 85% dos nichos foram completamente divergentes, ou seja, 368 pares de espécies (Anexo 1B). Apenas 20 foram totalmente equivalentes, enquanto nos outros 47 pares de espécies, os nichos não foram equivalentes. Similarmente, das 231 comparações de sobreposição de nicho para as 22 espécies de *Macrobrachium* com

filogenia disponível, aproximadamente 84% (195 pares de espécies) apresentaram divergência de nicho, enquanto 27 pares não foram equivalentes e nove pares foram totalmente equivalentes (Figura 6). Observou-se divergência de nicho em todos os clados das seguintes espécies irmãs: [1] *M. nattereri* e *M. brasiliense*, [2] *M. ferreirai* e *M. inpa*, [3] *M. heterochirus* e *M. occidentale*, [4] *M. carcinus* e *M. americanum*, [5] *M. crenulatum* e *M. hancocki*, e [6] *M. acanturus* e *M. tenellum*. Todos esses clados de espécies irmãs demonstraram divergência de nicho por meio do processo de especiação ecológica, presumidamente através de simpatria (Figura 7). Foi observada uma predominância de simpatria na região do Panamá, na América Central, entre a maioria das espécies irmãs a saber: [3] *M. heterochirus* e *M. occidentale*, [4] *M. carcinus* e *M. americanum*, [5] *M. crenulatum* e *M. hancocki*, e [6] *M. acanturus* e *M. tenellum* (Figura 7).

Evolução de nicho

Com base nas previsões de ocupação de nicho (PNOs), foi observado que as espécies de *Macrobrachium* apresentam uma ampla faixa de tolerância a temperaturas médias anuais, variando de 15 ° a 30 °C. No entanto, a maioria das espécies mostraram uma maior concentração e adaptação a temperaturas médias anuais que variam aproximadamente entre 21 ° e 27 °C (Figura 8). Além disso, essas espécies são capazes de suportar uma amplitude diária de temperatura de cerca de 8 ° a 14 °C. Quanto à precipitação anual a montante, as espécies de *Macrobrachium* apresentam uma melhor adequação em regiões com menor precipitação ao longo do ano. Os resultados indicam que os camarões *Macrobrachium* toleram aproximadamente de 0 a 1,5 mm de sazonalidade de precipitação, com algumas linhagens preferindo regiões com menor sazonalidade (< 0,25 mm), outras preferindo regiões com 0,5 mm de sazonalidade e outras que melhor se adequam a aproximadamente 1,0 mm de sazonalidade. Em relação à inclinação, áreas de menores inclinações parecem ser adequadas para a maioria das espécies. Além disso, os camarões *Macrobrachium* possuem uma maior adequabilidade em áreas com uma menor média de elevação (elevation_04) e menores amplitude de elevação (elevation_03). No entanto, uma espécie em particular, o *M. occidentale*, demonstrou uma maior capacidade de tolerância em relação à amplitude de elevação.

A reconstrução do nicho ancestral mostrou que a especiação das espécies irmãs consideradas ocorreu entre 3 e 16 milhões de anos (Figura 9 e 10). As espécies irmãs M.

ferreirai e *M. inpa*, apesar de terem divergido mais recentemente, apresentam menor variação em seus nichos em comparação aos outros pares de espécies irmãs (Figura 9 e 10), se divergindo em apenas um dos eixos ambientais (hydro_avg_02). Já as espécies irmãs *M. heterochirus* e *M. occidentale*, que divergiram há mais tempo em relação aos outros clados de espécies irmãs, apresentam maior variação em todos os eixos ambientais (Figura 9 e 10). Houve um perfil climático similar entre os maiores clados, logo observamos um conservadorismo inicial de nicho entre as linhagens desse gênero em todos os eixos, havendo um aumento de divergências nos últimos 30 milhões de anos (Figura 9 e 10).

Tabela 1. Número de ocorrências e parâmetros (fc = *feature classes* e rm = *regularization multipliers*) utilizados para treinamento e testes dos modelos. Média e desvio padrão (DP) das métricas de avaliação dos modelos (AUC e TSS) e de amplitude de nicho (NB_1 e NB_2).

Espécie	Occ_train	Occ_test	fc	rm	AUC		TSS		NB_1		NB_2	
					média	DP	média	DP	média	DP	média	DP
<i>M. acanthurus</i>	1428	158	LQ	1	0.956	0.000	0.759	0.001	0.921	0.001	0.278	0.002
<i>M. amazonicum</i>	395	44	HLQ	4	0.974	0.000	0.812	0.002	0.885	0.001	0.136	0.003
<i>M. americanum</i>	231	26	LQ	1	0.970	0.000	0.837	0.007	0.882	0.002	0.122	0.004
<i>M. borellii</i>	13	2	L	1	0.962	0.006	0.781	0.008	0.932	0.011	0.330	0.047
<i>M. brasiliense</i>	177	20	HLQ	2	0.955	0.001	0.784	0.006	0.882	0.003	0.157	0.006
<i>M. carcinus</i>	485	54	LQ	1	0.934	0.001	0.644	0.012	0.931	0.001	0.292	0.003
<i>M. cortezi</i>	29	4	LQ	1	0.989	0.000	0.944	0.011	0.850	0.003	0.079	0.006
<i>M. crenulatum</i>	265	30	LQ	1	0.997	0.000	0.984	0.001	0.792	0.005	0.030	0.002
<i>M. depressimanum</i>	37	4	L	1	0.910	0.001	0.830	0.005	0.927	0.002	0.300	0.009
<i>M. dierythrum</i>	25	3	L	2	0.984	0.001	0.838	0.012	0.818	0.007	0.061	0.007
<i>M. digueti</i>	238	27	LQ	1	0.987	0.001	0.887	0.003	0.855	0.001	0.071	0.002
<i>M. faustinum</i>	392	44	HLQ	5	0.994	0.000	0.916	0.003	0.865	0.003	0.084	0.003
<i>M. ferreirai</i>	10	2	HLQ	4	0.974	0.001	0.835	0.008	0.880	0.012	0.141	0.028
<i>M. hancocki</i>	17	2	HLQ	5	0.980	0.002	0.851	0.035	0.893	0.005	0.172	0.016
<i>M. heterochirus</i>	439	49	LQ	1	0.986	0.000	0.870	0.004	0.876	0.001	0.105	0.002
<i>M. hobbsi</i>	270	30	LQ	1	0.952	0.000	0.641	0.014	0.901	0.002	0.169	0.005
<i>M. inpa</i>	19	2	L	2	0.970	0.001	0.885	0.010	0.858	0.004	0.124	0.007
<i>M. jelskii</i>	169	19	LQ	1	0.954	0.000	0.736	0.001	0.878	0.003	0.148	0.005
<i>M. manningi</i>	9	1	L	3	0.998	0.000	0.996	0.000	0.748	0.005	0.020	0.002
<i>M. nattereri</i>	35	4	LQ	1	0.946	0.001	0.630	0.015	0.890	0.006	0.184	0.013
<i>M. occidentale</i>	190	22	LQ	1	0.992	0.000	0.937	0.001	0.815	0.003	0.039	0.001
<i>M. ohione</i>	884	98	LQ	1	0.992	0.000	0.931	0.000	0.825	0.001	0.070	0.001
<i>M. olfersii</i>	308	34	LQ	1	0.938	0.001	0.718	0.010	0.920	0.001	0.246	0.006
<i>M. panamense</i>	35	4	LQ	1	0.978	0.001	0.868	0.010	0.841	0.002	0.077	0.003
<i>M. potiuna</i>	13	2	L	1	0.823	0.002	0.594	0.045	0.980	0.004	0.658	0.047
<i>M. praecox</i>	15	2	LQ	1	0.979	0.001	0.796	0.014	0.873	0.005	0.143	0.012
<i>M. rathbunae</i>	12	1	L	1	0.985	0.001	0.929	0.013	0.878	0.008	0.147	0.016
<i>M. rosenbergii</i>	20	2	L	3	0.907	0.004	0.601	0.037	0.970	0.004	0.556	0.038
<i>M. surinamicum</i>	95	11	HLQ	4	0.980	0.000	0.871	0.002	0.852	0.003	0.096	0.004
<i>M. tenellum</i>	355	40	LQ	1	0.971	0.001	0.844	0.011	0.892	0.001	0.138	0.002

Legenda - Occ_train = registros de presença usados para treinamento; Occ_test = registros de presença usados para teste. Tipos de recursos usados: L = *linear*; LQ = *linear quadratic*; HLQ = *hinge linear quadratic*.

Tabela 2. Percentual de contribuição das sete variáveis preditoras ambientais (elevation_03: amplitude de elevação; elevation_04: elevação média; hydro_avg_01: temperatura média anual a montante; hydro_avg_02: amplitude diária de temperatura a montante; hydro_avg_12: precipitação anual a montante; hydro_avg_15: sazonalidade da precipitação a montante; slope_04: inclinação média) para os modelos de nicho ecológico das 30 espécies de *Macrobrachium*.

Espécie	elevation_0 4	hydro_avg_ 01	hydro_avg_ 15	elevation_0 3	slope_04	hydro_avg_ 12	hydro_avg_ 02
<i>M. acanthurus</i>	39.4	29.2	14.6	12.4	2.3	1.7	0.3
<i>M. amazonicum</i>	28.5	28.3	1.5	0.6	1.8	30.6	8.8
<i>M. americanum</i>	1	30.9	21.1	28.1	17.6	0.4	1
<i>M. borellii</i>	51.9	0.3	27.1	4.6	15.4	0	0.6
<i>M. brasiliense</i>	1.2	26.6	0.6	6.1	5.4	29.2	30.8
<i>M. carcinus</i>	3.5	39.6	0.1	6.1	33.3	0.2	17.2
<i>M. cortezi</i>	0.4	53.2	3.5	38.9	3	1	0
<i>M. crenulatum</i>	0.8	21.4	3	0.2	22.2	0	52.5
<i>M. depressimanum</i>	3.5	43.1	9.4	25	12.8	6.1	0.2
<i>M. dierythrum</i>	0.1	99	0	0.1	0.3	0	0.4
<i>M. digueti</i>	0.7	29.7	29.2	23.7	14.7	0.2	1.8
<i>M. faustinum</i>	0.5	24.8	3.6	0	23	2	46.1
<i>M. ferreirai</i>	17	36.4	0	0	0	46.3	0.2
<i>M. hancocki</i>	1.8	64.3	0	0	33.6	0.1	0.2
<i>M. heterochirus</i>	0.1	24.1	0	0.3	29.5	0	46.1
<i>M. hobbsi</i>	2.1	25.8	11.5	53.5	4.3	2.3	0.4
<i>M. inpa</i>	0	62.9	0	0.8	0.9	0	35.4
<i>M. jelskii</i>	0.2	47	0.2	4.3	2.2	1.3	44.7
<i>M. manningi</i>	0	92.9	0	0	5.7	0	1.3
<i>M. nattereri</i>	0.3	61.6	0.6	5.4	4.5	12.5	15
<i>M. occidentale</i>	1.9	20	25.5	35.2	11.2	0.2	6.1
<i>M. ohione</i>	40.2	3.4	45.8	1.5	4	2.1	3
<i>M. olfersii</i>	7.9	35.8	4.8	39.7	8.6	2.4	0.7
<i>M. panamense</i>	0.1	40.4	13.2	0.6	14.5	0	31.2
<i>M. potiuna</i>	1.1	32.1	0.5	0	0	0	66.2
<i>M. praecox</i>	1.7	61.6	2.5	23.6	2.4	3.7	4.6
<i>M. rathbunae</i>	0	27.7	0.8	18.2	1.7	1.8	49.7
<i>M. rosenbergii</i>	0	71.3	6.9	7.2	0.1	0.4	14.1
<i>M. surinamicum</i>	14.2	33.5	9.1	0	0	21.1	22
<i>M. tenellum</i>	1.3	33.9	28.1	31.1	5.1	0.1	0.4
Média	7.38	40.03	8.77	12.24	9.34	5.52	16.70
Desvpad	13.94	22.62	11.84	15.40	10.21	11.29	20.36
Mínimo	0	0.3	0	0	0	0	0
Máximo	51.9	99	45.8	53.5	33.6	46.3	66.2

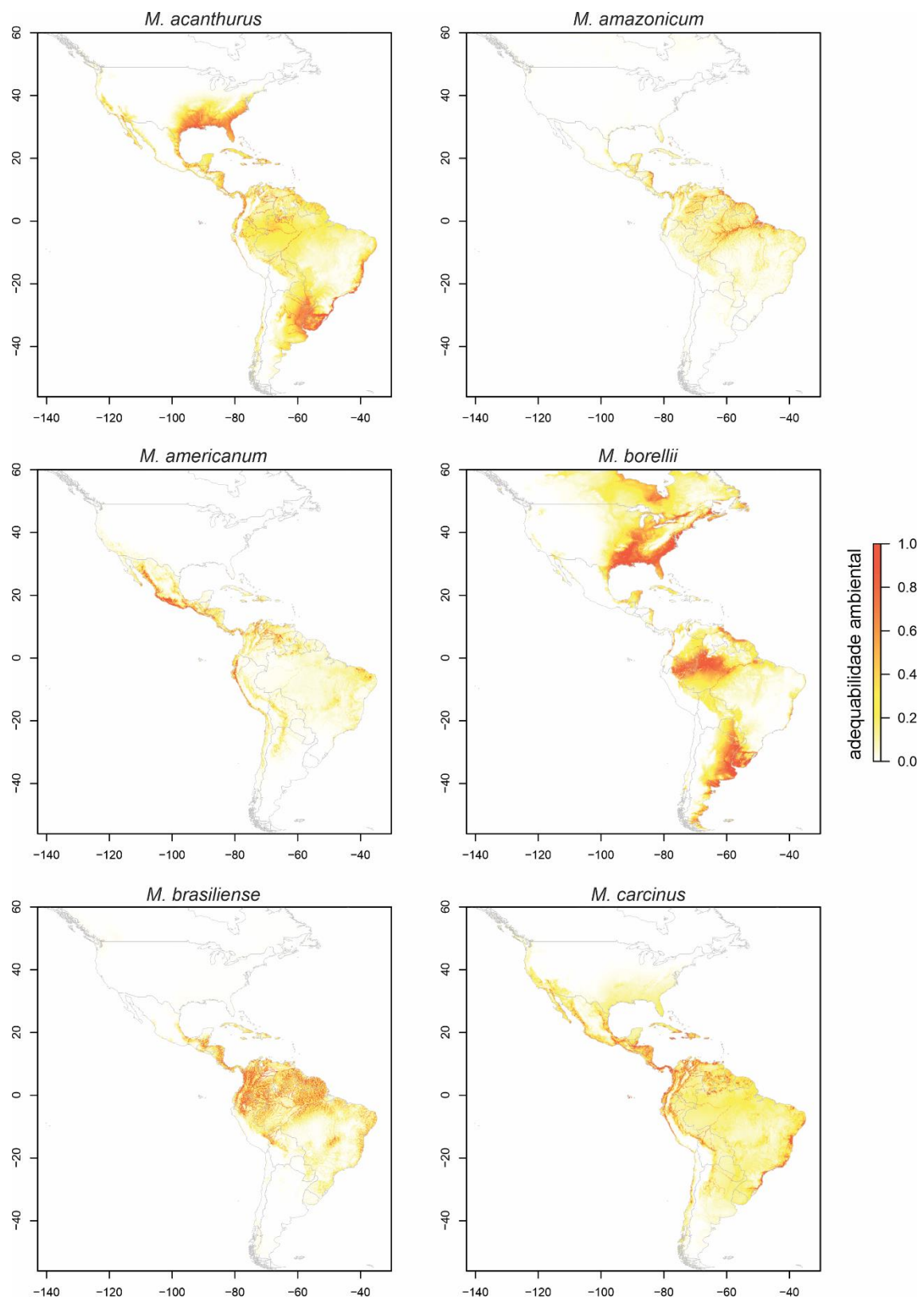


Figura 1. Mapas de adequabilidade ambiental para espécies de *Macrobrachium* na região das Américas a fim de prever a distribuição geográfica potencial de cada espécie.

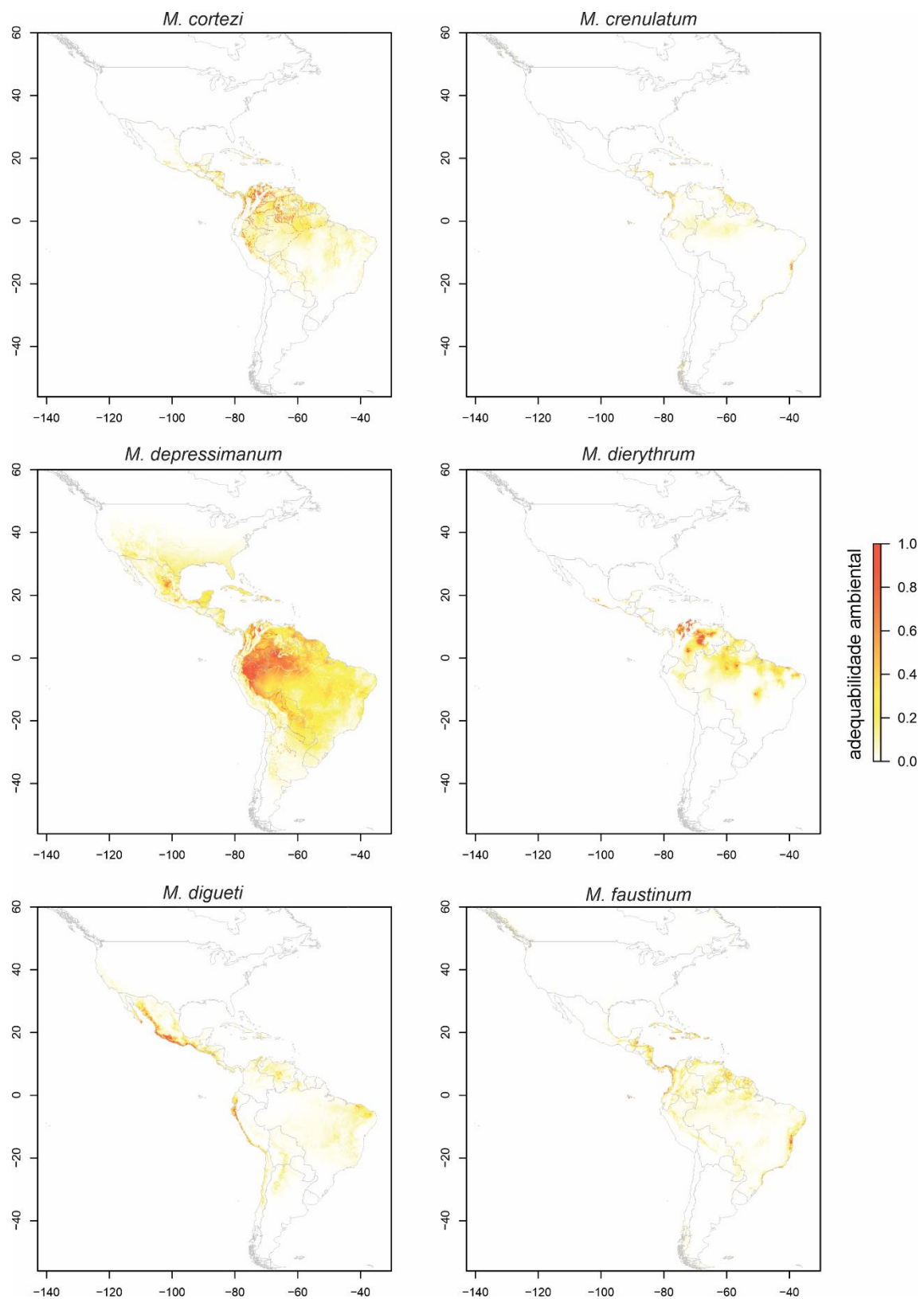


Figura 2. Mapas de adequabilidade ambiental para espécies de *Macrobrachium* na região das Américas a fim de prever a distribuição geográfica potencial de cada espécie.

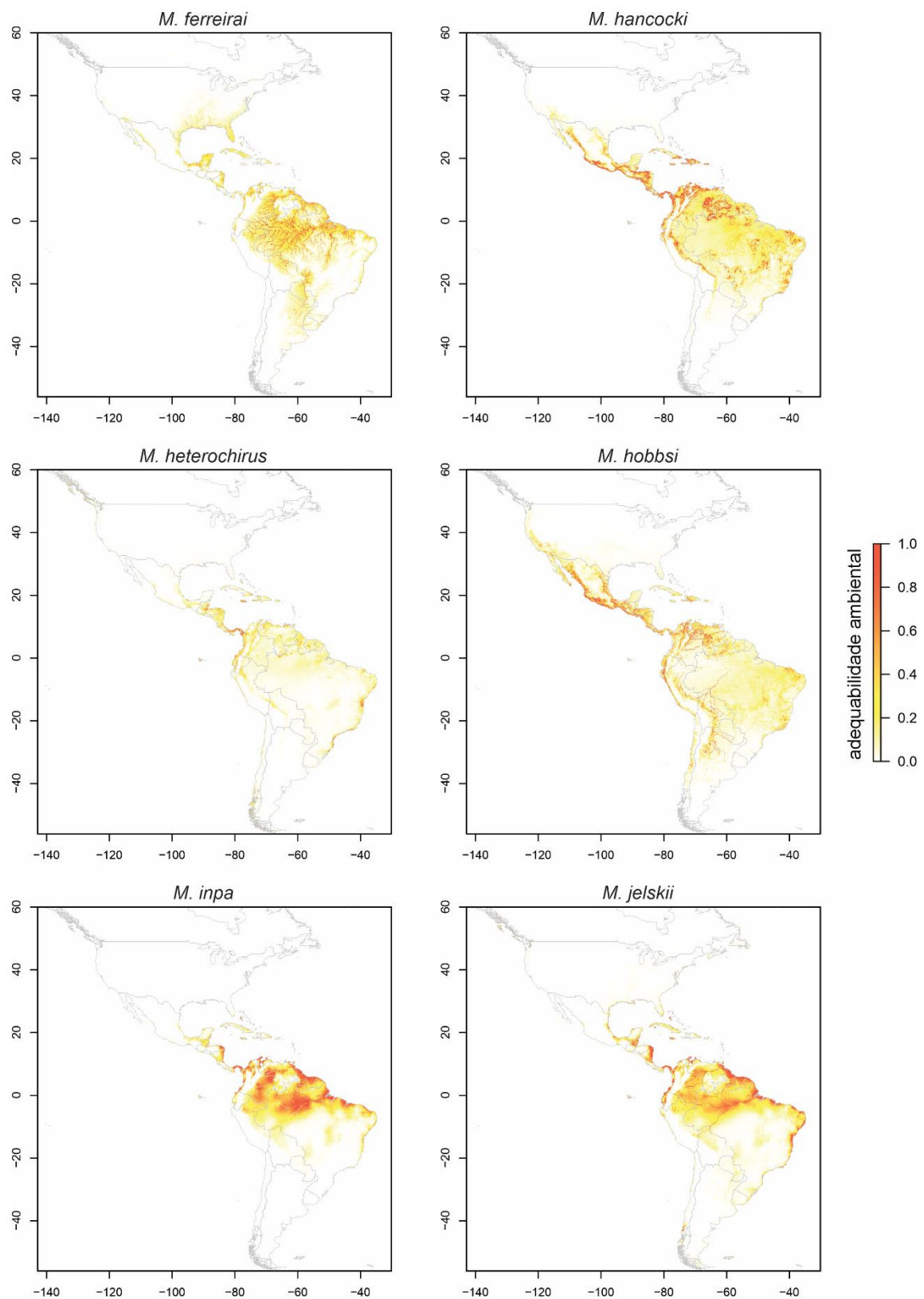


Figura 3. Mapas de adequabilidade ambiental para espécies de *Macrobrachium* na região das Américas a fim de prever a distribuição geográfica potencial de cada espécie.

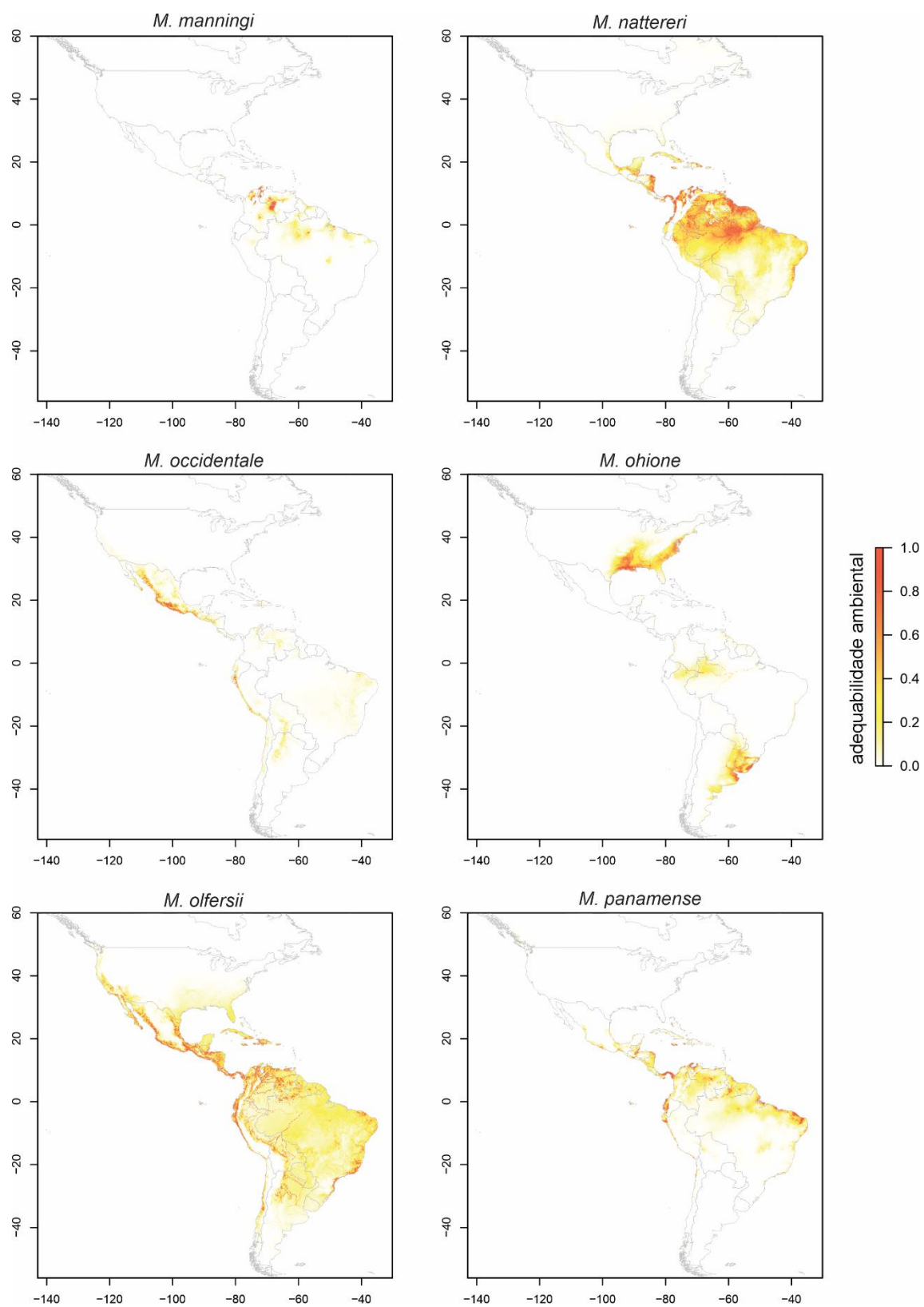


Figura 4. Mapas de adequabilidade ambiental para espécies de *Macrobrachium* na região das Américas a fim de prever a distribuição geográfica potencial de cada espécie.

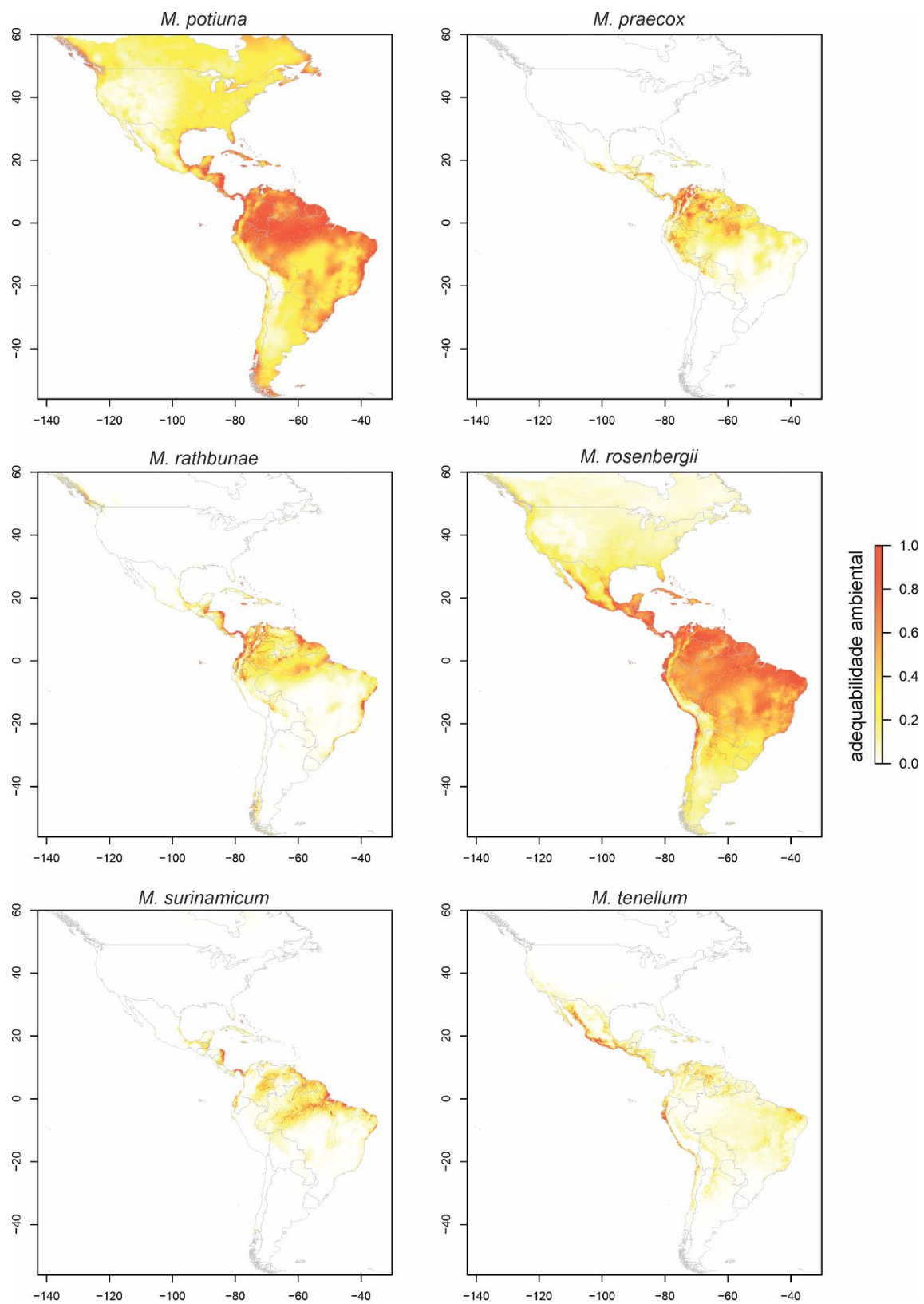


Figura 5. Mapas de adequabilidade ambiental para espécies de *Macrobrachium* na região das Américas a fim de prever a distribuição geográfica potencial de cada espécie.

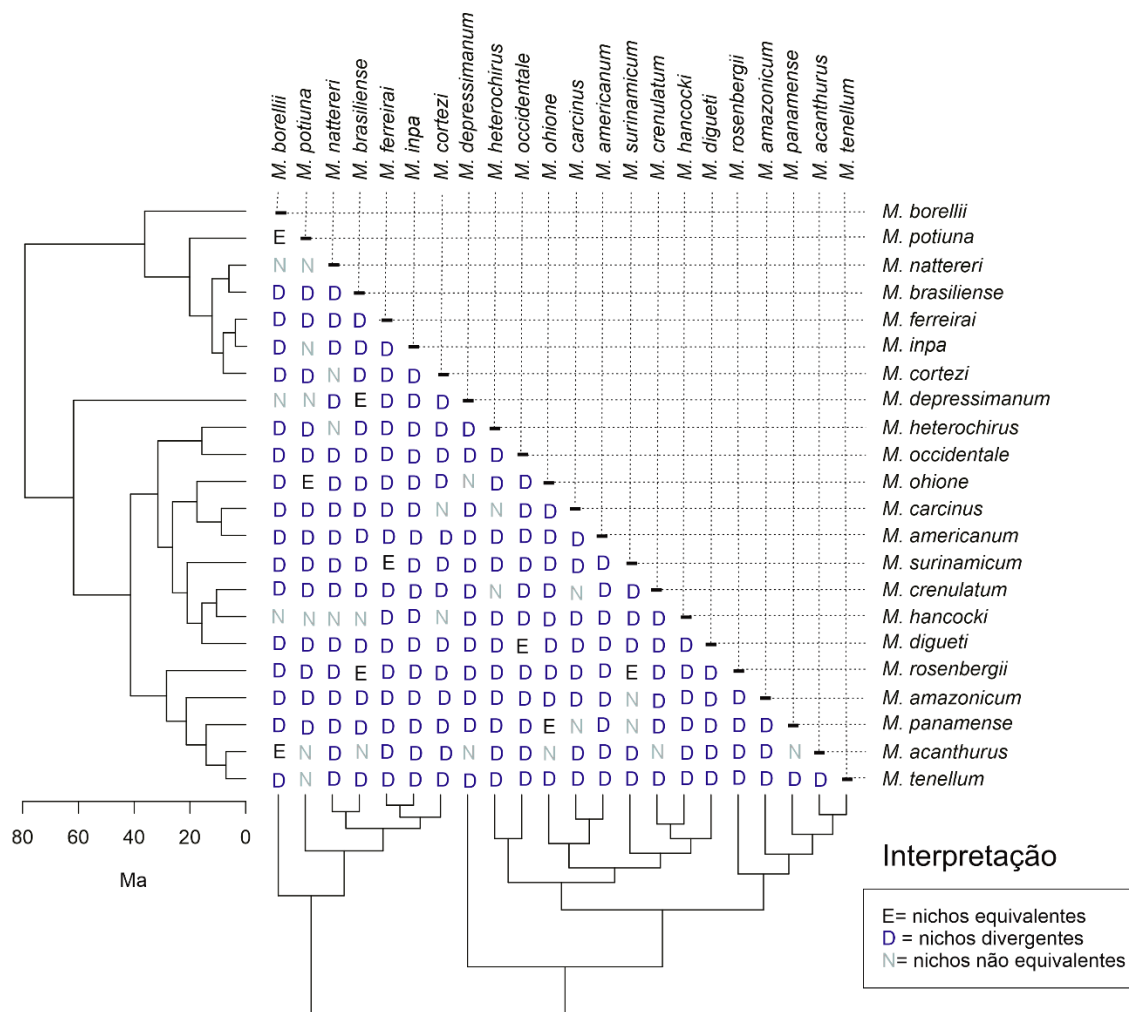


Figura 6. Comparações pareadas de sobreposição de nicho feitas usando teste de sobreposição de nicho (NOT) e teste de divergência de nicho (NDT) para vinte e duas espécies de *Macrobrachium*.

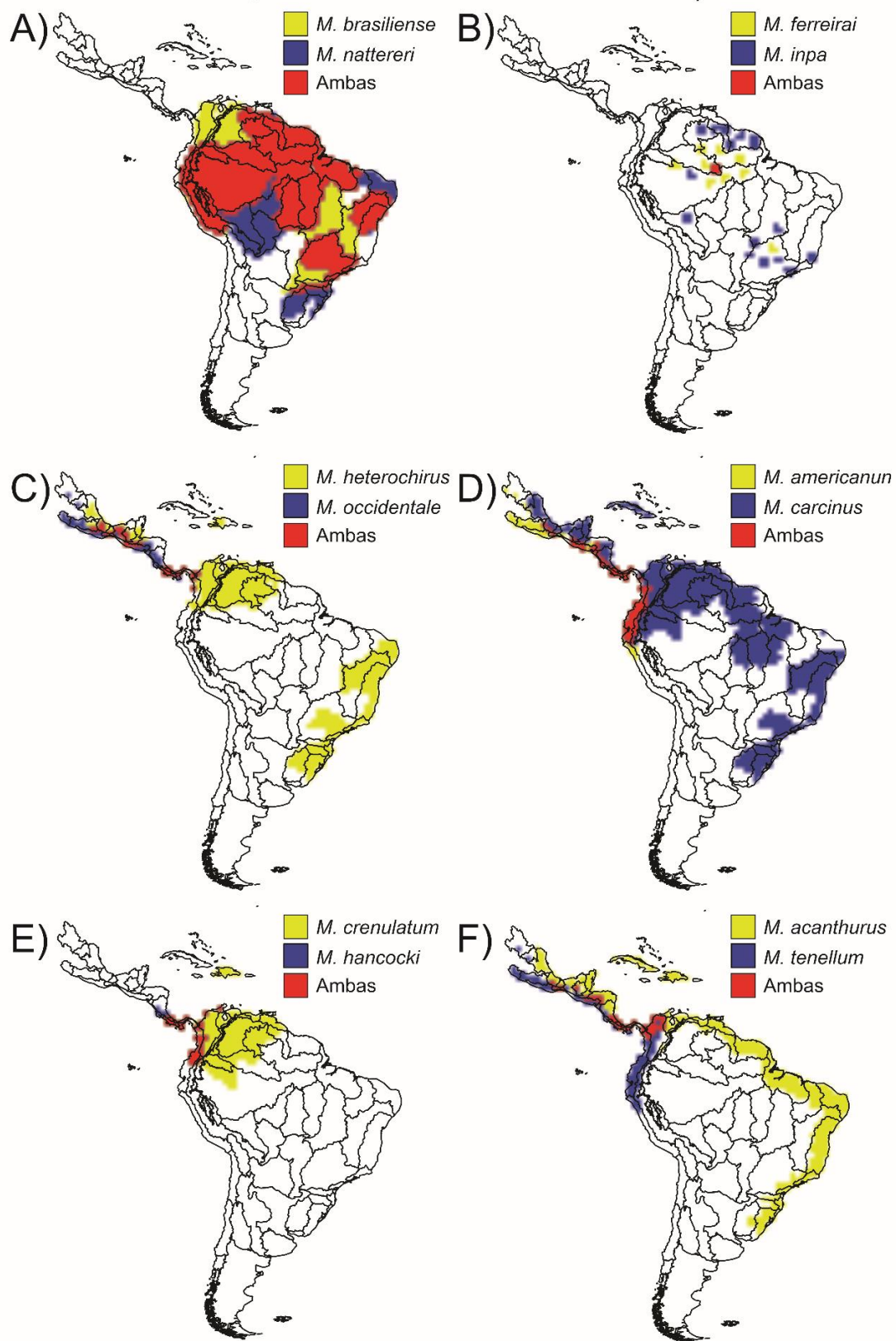


Figura 7. Mapas poligonais da distribuição dos pares de espécies irmãs para determinar se essas espécies são simpátricas (ocorrem em pelo menos uma mesma ecorregião) ou alopátricas (não coocorrem em nenhuma ecorregião).

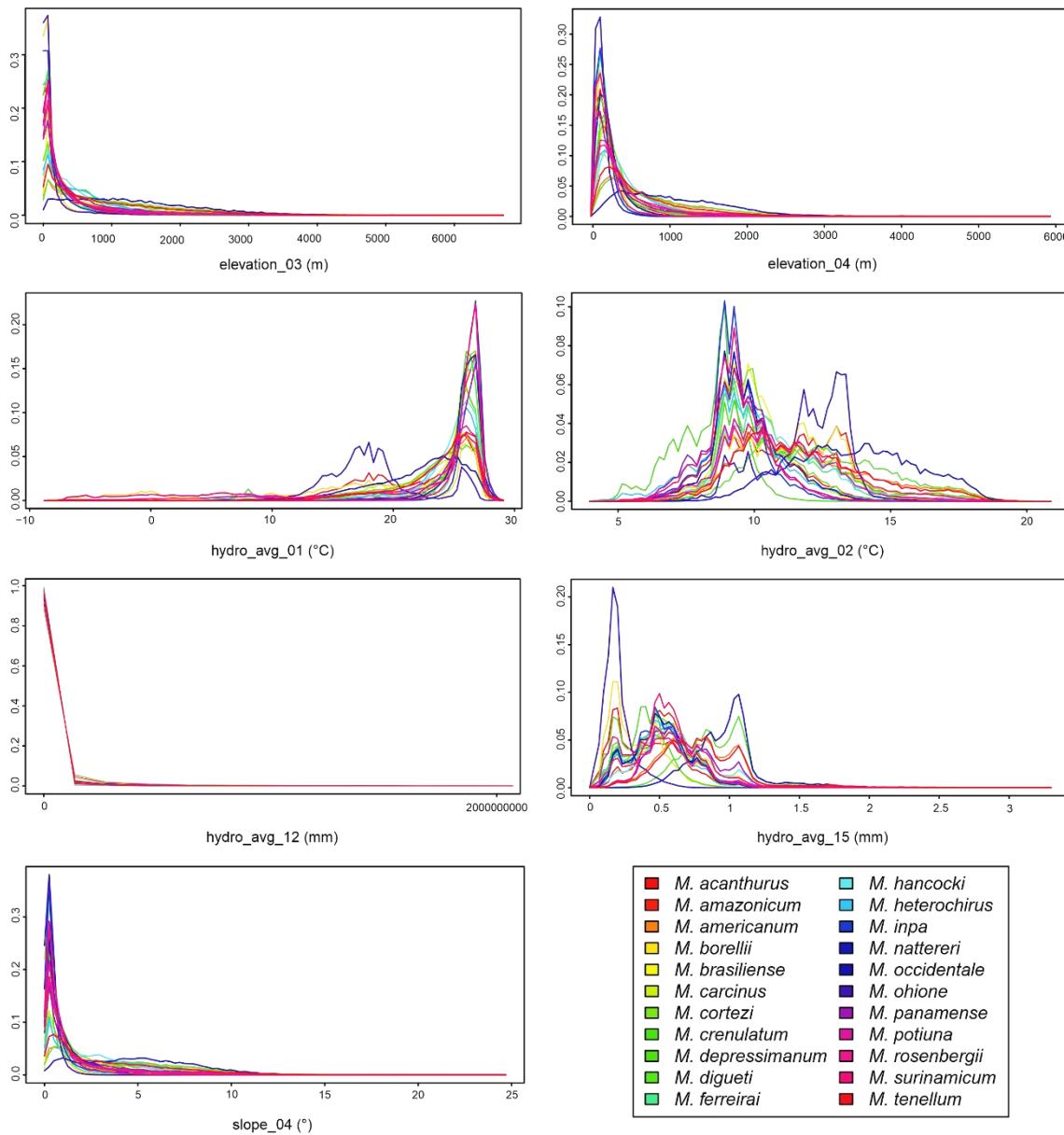


Figura 8. Análises de ocupação de nicho previsto (PNO) para sete variáveis selecionadas (elevation_03: amplitude de elevação; elevation_04: elevação média; hydro_avg_01: temperatura média anual a montante; hydro_avg_02: amplitude diária de temperatura a montante; hydro_avg_12: precipitação anual a montante; hydro_avg_15: sazonalidade da precipitação a montante; slope_04: inclinação média) para 22 espécies de camarões de água doce *Macrobrachium*. O eixo horizontal representa a ocupação das variáveis; e o eixo vertical representa a adequação de cada espécie para cada variável apresentada.

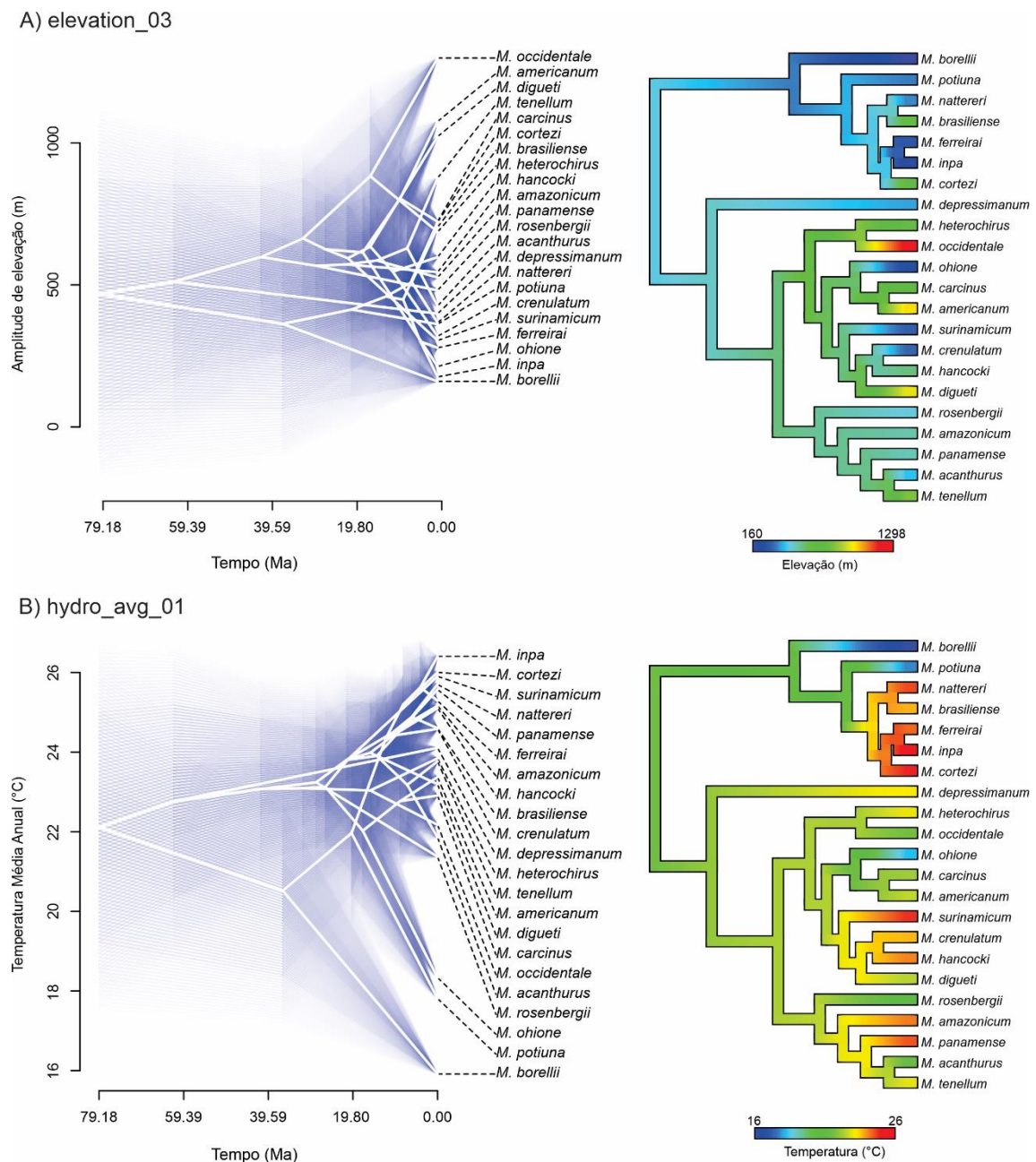


Figura 9. Reconstrução dos nichos ancestrais de 22 espécies do gênero *Macrobrachium* a partir das seguintes variáveis ambientais: (A) amplitude de elevação (elevation_03) e (B) temperatura média anual a montante (hydro_avg_01).

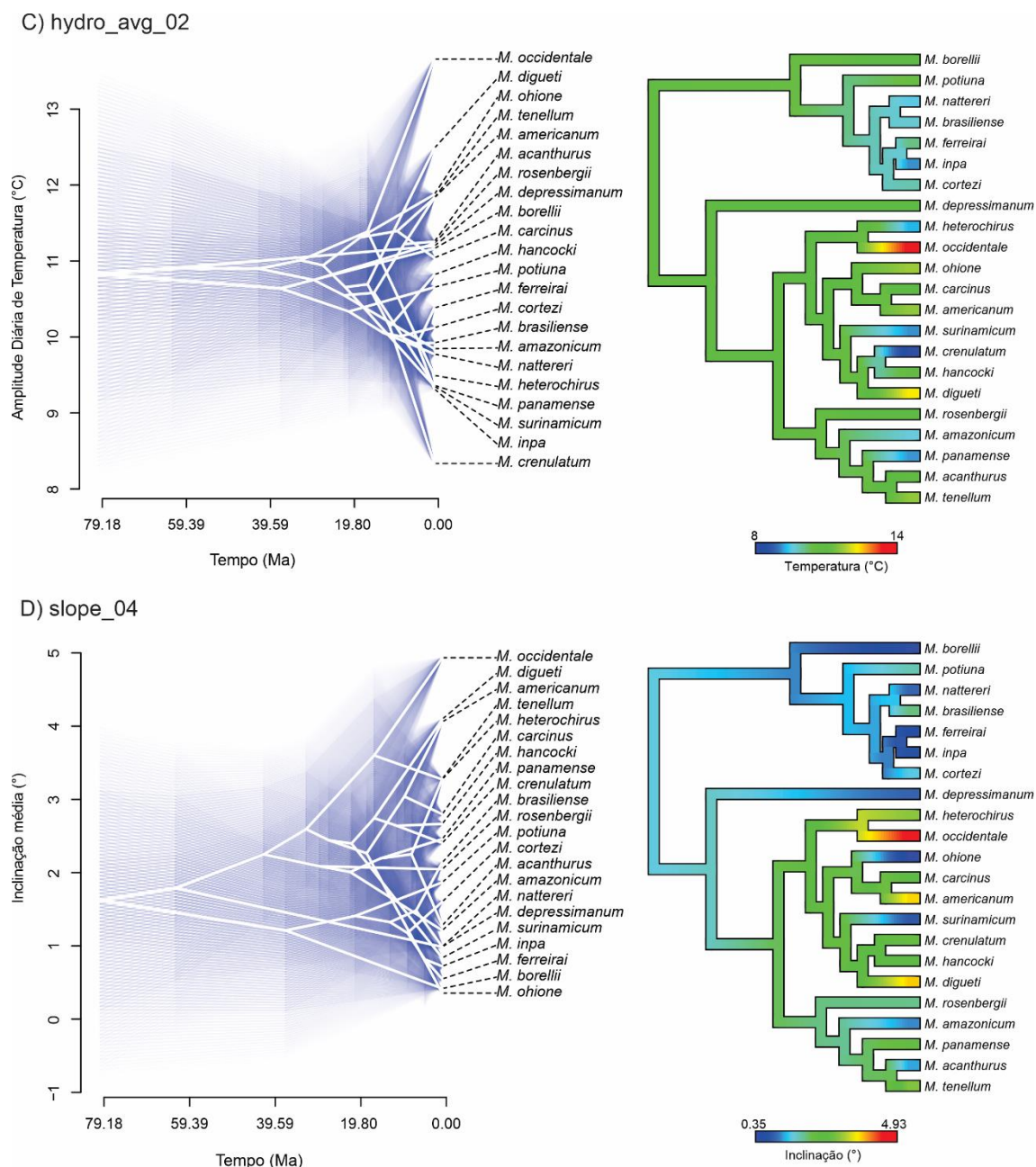


Figura 10. Reconstrução dos nichos ancestrais de 22 espécies do gênero *Macrobrachium* a partir das seguintes variáveis ambientais: (C) amplitude diária de temperatura a montante (hydro_avg_02) e (D) inclinação média (slope_04).

DISCUSSÃO

Influência do ambiente no nicho ecológico

Os resultados do presente estudo indicaram que, de maneira geral, as 22 espécies de *Macrobrachium* são tolerantes a uma ampla faixa de temperaturas médias anuais e amplitude diária de temperatura. O conhecimento das exigências térmicas nos organismos é extremamente importante devido à influência direta da temperatura em sua fisiologia (Bozinovic & Pörtner, 2015). Fatores como a aclimação gradual às mudanças de temperatura da água podem influenciar a capacidade de sobrevivência e reprodução de organismos aquáticos em diferentes condições térmicas (Pörtner & Farrell, 2008). Entretanto, a temperatura afeta as atividades metabólicas de espécies de *Macrobrachium*, aumentando o consumo de oxigênio conforme a temperatura aumenta (Niu *et al.*, 2003; Manush *et al.*, 2004). Por esse motivo, muitos animais aquáticos têm a capacidade de responder e se adaptar a variações térmicas no ambiente para evitar e mitigar os efeitos letais da temperatura (Harley *et al.*, 2006).

Curiosamente, a maioria das espécies de *Macrobrachium* demonstraram uma maior concentração e adaptação a temperaturas médias anuais que variam aproximadamente entre 21 ° e 27 °C. Esse fato é consistente com a observação feita no primeiro capítulo, onde se constatou que a riqueza de espécies de *Macrobrachium* é maior nas regiões tropicais, conhecidas por seu clima quente ou morno, e com uma menor variação anual de temperatura em comparação com climas temperados (Dumont *et al.*, 1994). As temperaturas mais elevadas nos trópicos promovem taxas metabólicas mais altas e evolução mais acelerada, o que contribui em uma maior biodiversidade nessas regiões (J. H. Brown, 2014).

Em relação à topografia, áreas de menores inclinações, como as planícies costeiras, se mostraram favoráveis à ocorrência de espécies de camarão do gênero *Macrobrachium*. Sua distribuição nesses locais pode ser explicada pela história evolutiva da família Palaemonidae (Signoret *et al.*, 2000). É amplamente aceito que os Palaemonidae se originaram de um ancestral pertencente a um clado marinho tropical (Murphy & Austin, 2005). Esse ancestral exibiu uma notável tendência evolutiva para se adaptar a condições não marinhas, resultando em uma bem-sucedida invasão de ambientes estuarinos e de água doce (Anger, 2013). As planícies costeiras oferecem uma combinação de condições ideais para as espécies de camarão *Macrobrachium* (García-

Guerrero *et al.*, 2017; Bwadi *et al.*, 2019), uma vez que é comum encontrar rios e riachos que desembocam no oceano, fornecendo uma fonte contínua de água doce e nutrientes (Barbier *et al.*, 2011). Além disso, a presença de água salobra em estuários e baías costeiras é crucial para a reprodução e o desenvolvimento de muitas espécies desse gênero, o que restringe a distribuição de várias delas em bacias litorâneas (Bauer, 2013).

Similarmente, as espécies de camarões *Macrobrachium* apresentaram, de forma geral, uma maior adequabilidade em áreas com menores médias e amplitudes de elevação. Esse resultado corrobora com a hipótese de que a evolução do gênero ocorreu através da colonização de ambientes de água doce por ancestrais marinhos, pois as planícies costeiras, caracterizadas por extensas áreas de terra plana que se estendem desde a costa até o interior, geralmente apresentam baixa elevação em comparação com outros tipos de relevos (McGranahan *et al.*, 2007; Small e Nicholls, 2003; Du *et al.*, 2016).

Em contrapartida, no primeiro capítulo observamos uma relação positiva da amplitude de elevação a riqueza de espécies. Embora alguns camarões do gênero *Macrobrachium* possam preferir áreas com uma menor amplitude de elevação, a adaptabilidade desses animais varia de acordo com a espécie e suas características individuais. Em riachos de alta altitude, é possível encontrar espécies de camarões de água doce adaptadas a essas condições (Mejía-Ortíz e Alvarez, 2010; Pileggi *et al.*, 2014). A presença de espécies adaptadas a riachos de alta altitude demonstra a capacidade desses camarões em explorar e colonizar diferentes ambientes. Portanto, os resultados obtidos em diferentes conjuntos de espécies podem fornecer informações valiosas e complementares sobre as características ecológicas desses camarões, contribuindo para um melhor entendimento da sua diversidade e da influência do ambiente em sua evolução.

Diversificação de nicho ecológico

Neste estudo avaliamos o papel da evolução de nicho filogenético nas espécies de camarões de água doce do gênero *Macrobrachium* para determinar fatores que impulsionam a diversificação das espécies. Como esperado, houve uma clara predominância de divergência de nicho entre as espécies do gênero. A partir da reconstrução do nicho ancestral, observamos uma rápida diversificação do nicho nos últimos 30 milhões de anos, em contraposição às expectativas de conservação do nicho climático entre linhagens próximas. As espécies tendem a ter nichos divergentes devido a uma combinação de fatores evolutivos, ecológicos e comportamentais (Orr & Smith,

1998). Suas adaptações lhes permitem explorar diferentes recursos disponíveis em seus habitats aquáticos (e.g., Anger e Hayd, 2009) e responder às pressões seletivas impostas pelo ambiente (e.g., Mejía-Ortíz e Alvarez, 2010). Portanto, esse conjunto de fatores contribuem para que diferentes espécies ocupem e se especializem em diferentes nichos ecológicos dentro de seus habitats aquáticos.

No entanto, apesar dessa rápida diversificação, identificamos um perfil similar em relação às variáveis ambientais entre os grandes clados do gênero. Isso indica a presença de um certo grau de conservadorismo em certos aspectos do nicho ecológico, apesar da diversificação ocorrida. Portanto, existe um compartilhamento de características ambientais comuns entre os grupos relacionados. Uma possível explicação para essa similaridade é que os grandes clados compartilham um ancestral comum mais próximo no tempo, o que resulta em perfis ambientais similares (Burns & Strauss, 2011).

Em relação ao tipo de especiação, os resultados da análise indicaram que todas as espécies irmãs apresentaram divergência através do processo de especiação ecológica. Além disso, foram observados indícios de especiação simpátrica, uma vez que os pares de espécies irmãs foram encontrados coexistindo nas mesmas ecorregiões. Embora a especiação simpátrica em camarões de água doce possa ser menos comum do que a especiação alopátrica, existem exemplos documentados desse processo ocorrendo nesse grupo de organismos (e.g., Murphy e Austin, 2005; Cook *et al.*, 2007; Pileggi *et al.*, 2014; Rogl *et al.*, 2018).

Esse tipo de especiação pode ter ocorrido através da ocupação de diferentes habitats dentro de um mesmo corpo de água, uma vez que as preferências de habitat desempenham um papel significativo na especiação de populações simpátricas de crustáceos estuarinos (Stanhope *et al.*, 1992). Embora essas espécies tenham faixas geográficas amplamente sobrepostas, elas podem ocorrer em manchas de habitat distintas e discretas, nunca se encontrando ao mesmo tempo e local devido aos seus nichos ecológicos distintos (Fitzpatrick *et al.*, 2008). Esse comportamento é uma estratégia para reduzir as pressões competitivas e permitir a coexistência no mesmo ambiente (Baumart *et al.*, 2015). Esse mecanismo de ocupação de habitat atua como uma barreira ecológica resultando no isolamento reprodutivo e, conseqüentemente, na especiação em simpatria das espécies (Rice, 1987).

Entretanto, a simpatria entre os pares de espécies irmãs foi observado de forma predominante na região do Panamá, localizada na América Central. Essa região, denominada Istmo do Panamá, é reconhecida como um importante ponto de transição biogeográfica e abriga uma rica diversidade de espécies, muitas das quais são endêmicas (Rodríguez-Correa *et al.*, 2015). Portanto, apesar das evidências de simpatria, pode haver isolamento em microbacias não abordadas nesta análise. De acordo com (Leigh *et al.*, 2014), a formação do Istmo do Panamá alterou as rotas de dispersão e migração das espécies, promovendo o isolamento reprodutivo entre populações. Consequentemente, a restrição do fluxo gênico entre populações distintas impulsiona a divergência genética, um fator determinante para a formação de espécies endêmicas (Anacker e Strauss, 2014; Gastauer *et al.*, 2015).

Esses resultados fornecem insights valiosos sobre os fatores que impulsionam a diversificação de camarões do gênero *Macrobrachium* e contribuem para o entendimento de sua evolução ecológica. A evolução de nicho entre as espécies tem implicações importantes para a conservação, pois afeta diretamente a forma como as espécies respondem às mudanças ambientais e aos impactos humanos (Quintero & Wiens, 2013). Portanto, a conservação da diversidade de nichos é fundamental para a manutenção da biodiversidade como um todo, pois cada nicho desempenha um papel específico nos ecossistemas (e.g., Richmond *et al.*, 2005) e a perda de espécies com nichos únicos pode levar à perda de funções ecológicas importantes e à diminuição da resiliência dos ecossistemas (Schmid *et al.*, 2009).

CONCLUSÕES

Com base nas análises realizadas, foi constatado que as pressões seletivas do ambiente desempenharam um papel significativo nos processos evolutivos das espécies de *Macrobrachium*, assim como no surgimento de diferentes linhagens. Portanto, as mudanças evolutivas nos nichos ecológicos terão um impacto significativo nas respostas das espécies às alterações climáticas. As informações obtidas neste estudo abrem novas possibilidades para futuras análises e testes de hipóteses relacionadas à história de diversificação de outros crustáceos e à sua relação com seus atributos ecológicos. Além disso, esses dados podem ser utilizados para avaliar a capacidade de adaptação dessas espécies frente às mudanças climáticas, o que é crucial para a conservação da

biodiversidade. Por fim, os métodos de filogenia podem desempenhar um papel importante na identificação de áreas prioritárias de conservação fornecendo uma base científica para o planejamento e implementação de estratégias de conservação eficazes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. (2021). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50(1), 85–94. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Albuquerque, F., Astudillo-Scalia, Y., Loyola, R., & Beier, P. (2019). Towards an understanding of the drivers of broad-scale patterns of rarity-weighted richness for vertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 28(14), 3733–3747. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01847-z>
- Allen, D. J., Darwall, W. R. T., & Smith, K. G. (2012). The status and distribution of freshwater biodiversity in Indo-Burma. *IUCN red list of threatened species*, 1–28.
- M., A. L. O., B., G. L. S., & S., D. B. (2000). Partially abbreviated larval development in an undescribed freshwater palaemonid prawn of the genus *Macrobrachium* from Chiapas, Mexico. *Crustaceana*, 73(3), 273–282. <https://doi.org/10.1163/156854000504363>
- Anacker, B. L., & Strauss, S. Y. (2014). The geography and ecology of plant speciation: Range overlap and niche divergence in sister species. *Proc. R. Soc. B*, 281(1778). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2980>
- Anger, K. (2013). Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology*, 33(2), 151–183. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002124>
- Anger, K., & Hayd, L. (2009). From lecithotrophy to planktotrophy: Ontogeny of larval feeding in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. *Aquatic Biology*, 7(1–2), 19–30. <https://doi.org/10.3354/ab00180>
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169–193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Bauer, R. T. (2013). Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 633–650. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue4-fulltext-2>
- Baumart, J. S., Dalosto, M. M., Gonçalves, A. S., Palaoro, A. V., & Santos, S. (2015). How to deal with a bad neighbor? Strategies of sympatric freshwater decapods (Crustacea) for coexistence. *Hydrobiologia*, 762(1), 29–39. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2331-0>
- Benstead, J. P., De Rham, P. H., Gattolliat, J.-L., Gibon, F.-M., Loiselle, P. V., Sartori, M., Sparks, J. S., & Stiassny, M. L. J. (2003). Conserving Madagascar's Freshwater Biodiversity. *BioScience*, 53(11), 1101–1111. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[1101:CMFB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[1101:CMFB]2.0.CO;2)

- Bertini, G., & Valenti, W. (2010). Importância econômica dos camarões de água doce. Em R. B. Da Silva & L. C. Ming (Orgs.), *POLO DE BIOTECNOLOGIA DA MATA ATLÂNTICA "Relatos de Pesquisas e Outras Experiências Vividas no Vale do Ribeira"* (1º ed, p. 155–170). FUNEP. <https://www.researchgate.net/publication/278570239>
- Bird, C. E., Fernandez-Silva, I., Skillings, D. J., & Toonen, R. J. (2012). Sympatric Speciation in the Post “Modern Synthesis” Era of Evolutionary Biology. Em *Evolutionary Biology* (Vol. 39, Número 2, p. 158–180). <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9183-6>
- Bocedi, G., Palmer, S. C. F., Pe'er, G., Heikkinen, R. K., Matsinos, Y. G., Watts, K., & Travis, J. M. J. (2014). RangeShifter: A platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 388–396. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12162>
- Bolnick, D. I., & Fitzpatrick, B. M. (2007). Sympatric speciation: Models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 459–487. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095804>
- Bozinovic, F., & Pörtner, H. O. (2015). Physiological ecology meets climate change. *Ecology and Evolution*, 5(5), 1025–1030. <https://doi.org/10.1002/ece3.1403>
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41(1), 8–22. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>
- Brown, J. L., & Carnaval, A. C. (2019). A tale of two niches: Methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG44158>
- Brown, R. L., Jacobs, L. A., & Peet, R. K. (2007). Species Richness: Small Scale. *eLS*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020488>
- Buckley, L. B., & Jetz, W. (2007). Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1614), 1167–1173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0436>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Burns, J. H., & Strauss, S. Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(13), 5302–5307. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013003108>
- Busseni, G., Caputi, L., Piredda, R., Fremont, P., Hay Mele, B., Campese, L., Scalco, E., de Vargas, C., Bowler, C., d'Ovidio, F., Zingone, A., Ribera d'Alcalà, M., & Iudicone, D. (2020). Large scale patterns of marine diatom richness: Drivers and trends in a changing ocean. *Global Ecology and Biogeography*, 29(11), 1915–1928. <https://doi.org/10.1111/geb.13161>
- Bwadi, B. E., Mustafa, F. B., Ali, M. L., & Bhassu, S. (2019). Spatial analysis of water quality and its suitability in farming giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in Negeri Sembilan region, Peninsular Malaysia. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 40(1), 71–91. <https://doi.org/10.1111/sjtg.12250>

- Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., & Cadotte, M. W. (2020). Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology*, 95(3), 179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>
- Cheng, W., & Chen, J. C. (2000). Effects of pH, temperature and salinity on immune parameters of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Fish and Shellfish Immunology*, 10(4), 387–391. <https://doi.org/10.1006/fsim.2000.0264>
- Cincotta, R. P., Wisniewski, J., & Engelman, R. (2000). Human population in the biodiversity hotspots. *Nature*, 404(6781), 990–992. <https://doi.org/10.1038/35010105>
- Cook, B. D., Bunn, S. E., & Hughes, J. M. (2007). A comparative analysis of population structuring and genetic diversity in sympatric lineages of freshwater shrimp (Atyidae: Paratya): Concerted or independent responses to hydrographic factors? *Freshwater Biology*, 52(11), 2156–2171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01842.x>
- Covich, A. P., Crawl, T. A., Johnson, S. L., & Pyron, M. (1996). Distribution and Abundance of Tropical Freshwater Shrimp Along a Stream Corridor: Response to Disturbance. *Biotropica*, 28(4), 484. <https://doi.org/10.2307/2389090>
- Crowley, B. E. (2010). A refined chronology of prehistoric Madagascar and the demise of the megafauna. *Quaternary Science Reviews*, 29(19–20), 2591–2603. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.06.030>
- Cruz, B. R. F. da, Cunha, M. C., Bueno, A. A. de P., & Jacobucci, G. B. (2021). Natural diet of *Macrobrachium brasiliense* (Crustacea, Decapoda) in a Cerrado stream. *Iheringia. Série Zoologia*, 111. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2021003>
- Currie, D. J., & Paquin, V. (1987). Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329(6137), 326–327. <https://doi.org/10.1038/329326a0>
- D'Abramo, L. R., & Sheen, S. S. (1994). Nutritional requirements, feed formulation, and feeding practices for intensive culture of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Reviews in Fisheries Science*, 2(1), 1–21. <https://doi.org/10.1080/10641269409388551>
- Davis, K. E., De Grave, S., Delmer, C., & Wills, M. A. (2018). Freshwater transitions and symbioses shaped the evolution and extant diversity of caridean shrimps. *Communications Biology*, 1(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0018-6>
- Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C., & Mace, G. M. (2011). Beyond predictions: Biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332(6025), 53–58. <https://doi.org/10.1126/science.1200303>
- de Carvalho, F. L., Pileggi, L. G., & Mantelatto, F. L. (2013). Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 707–717. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue4-fulltext-7>
- De Grave, S., Cai, Y., & Anker, A. (2008). Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 287–293. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9024-2>
- DeClerck, F. A. J., Chazdon, R., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L., & Ramos, Z. (2010). Biodiversity conservation in human-modified

- landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation*, 143(10), 2301–2313. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.026>
- Dieckmann, U., & Doebeli, M. (1999). & Doebeli, 1999 - On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400, 354–357. <https://doi.org/10.1038/22521>
- Diniz-Filho, J. A. F., Rangel, T. F. L. V. B., & Hawkins, B. A. (2004). A test of multiple hypotheses for the species richness gradient of South American owls. *Oecologia*, 140(4), 633–638. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1577-4>
- Diniz-Filho, J. A. F., Terribile, L. C., De Oliveira, G., & Rangel, T. F. L. V. B. (2009). Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. *Megadiversidade*, 5(1–2), 5–16.
- Domisch, S., Amatulli, G., & Jetz, W. (2015). Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Scientific Data*, 2. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.73>
- Du, X., Guo, H., Fan, X., Zhu, J., Yan, Z., & Zhan, Q. (2016). Vertical accuracy assessment of freely available digital elevation models over low-lying coastal plains. *International Journal of Digital Earth*, 9(3), 252–271. <https://doi.org/10.1080/17538947.2015.1026853>
- Dumont, H. J., Green, J., & Masundire, H. (1994). The Kariba Discussion. Em *Studies on the Ecology of Tropical Zooplankton* (p. 293–295). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0884-3_22
- Estivals, G., Duponchelle, F., García-Dávila, C., Römer, U., Mariac, C., & Renno, J.-F. (2023). Exceptional Genetic Differentiation at a Micro-geographic Scale in *Apistogramma agassizii* (Steindachner, 1875) from the Peruvian Amazon: Sympatric Speciation? *Evolutionary Biology*, 50(1), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s11692-022-09587-9>
- Checa, M. F., Velasco, N., & Mogollón, H. (2010). New distributional records for nymphalid species (Lepidoptera: Nymphalidae) for the Chocó Region and western Ecuador. *Tropical Lepidoptera Research*, 20(1), 14–18.
- Fitzpatrick, B. M., Fordyce, J. A., & Gavrillets, S. (2008). What, if anything, is sympatric speciation? *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1452–1459. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01611.x>
- García-Guerrero, M., De Los Santos Romero, R., Vega-Villasante, F., & Cortes-Jacinto, E. (2017). Conservation and aquaculture of native freshwater prawns: the case of the caaque river prawn *Macrobrachium americanum* (Bate, 1868). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(5), 819–827. <https://doi.org/10.3856/vol43-issue5-fulltext-2>
- García-Guerrero, M. U. (2010). Effect of Temperature on Consumption Rate of Main Yolk Components during Embryo Development of the Prawn *Macrobrachium americanum* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Journal of the World Aquaculture Society*, 41(S1), 84–92. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2009.00336.x>
- Gastauer, M., Saporetti-Junior, A. W., Magnago, L. F. S., Cavender-Bares, J., & Meira-Neto, J. A. A. (2015). The hypothesis of sympatric speciation as the dominant generator of endemism in a global hotspot of biodiversity. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5272–5283. <https://doi.org/10.1002/ece3.1761>
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>

- Goulart, M. D. C., & Callisto, M. (2003). Bioindicadores de qualidade de água como ferramenta em estudos de impacto ambiental. *Revista da FAPAM*, 2(1), 156–164.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*, 5(3), 225–229. <https://doi.org/10.2307/1929447>
- Gunawardene, N. R., Dulip Daniels, A. E., Gunatilleke, I. A. U. N., Gunatilleke, C. V. S., Karunakaran, P. V., Nayak, K. G., Prasad, S., Puyravaud, P., Ramesh, B. R., Subramanian, K. A., & Vasanthi, G. (2007). A brief overview of the Western Ghats - Sri Lanka biodiversity hotspot. *Current Science*, 93(11), 1567–1572.
- Hamm, M., & Drossel, B. (2017). Habitat heterogeneity hypothesis and edge effects in model metacommunities. *Journal of Theoretical Biology*, 426, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.05.022>
- Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Harvey, M. G., Singhal, S., & Rabosky, D. L. (2019). *Beyond Reproductive Isolation: Demographic Controls on the Speciation Process*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024701>
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J.-F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., & Turner, J. R. G. (2003). ENERGY, WATER, AND BROAD-SCALE GEOGRAPHIC PATTERNS OF SPECIES RICHNESS. *Ecology*, 84(12), 3105–3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Hijmans, R. J., Etten, J. Van, Sumner, M., Cheng, J., & Baston, D. (2021). *Pacote “raster”*.
- Hoekstra, A. Y., & Wiedmann, T. O. (2014). Humanity’s unsustainable environmental footprint. *Science*, 344(6188), 1114–1117. <https://doi.org/10.1126/science.1248365>
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Holthuis, L. B. (1952). *A general revision of the Palaemonidae (crustacea Decapod Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemonidae*.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- IUCN. (2022). *A Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN*. <https://www.iucnredlist.org>
- Jaramillo, F., & Destouni, G. (2015). Local flow regulation and irrigation raise global human water consumption and footprint. *Science*, 350(6265), 1248–1251. <https://doi.org/10.1126/science.aad1010>
- Jimoh, A. A., Clarke, E. O., Whenu, O. O., & Adeoye, H. B. (2011). Food and feeding habits of the African river prawn (*Macrobrachium vollenhovenii*, Herklots, 1857) in Epe Lagoon, southwest Nigeria. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*, 3(1), 10–15. <http://www.academicjournals.org/IJFA>

- Jurniati, J., ARFIATI, D., ANDRIYONO, S., HERTIKA, A. M. S., KURNIAWAN, A., & TANOD, W. A. (2020). The morphological characters and DNA barcoding identification of sweet river prawn *Macrobrachium esculentum* (Thallwitz, 1891) from Rongkong watershed of South Sulawesi, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22(1), 113–121. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220116>
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibisch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., & Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9322–9327. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Lavergne, S., Evans, M. E. K., Burfield, I. J., Jiguet, F., & Thuiller, W. (2013). Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Phil Trans R Soc B*, 368(1610). <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0091>
- Leigh, E. G., O'Dea, A., & Vermeij, G. J. (2014). Historical biogeography of the isthmus of panama. *Biological Reviews*, 89(1), 148–172. <https://doi.org/10.1111/brv.12048>
- Lima, J. de F., Garcia, J. da S., & Silva, T. C. da. (2014). Natural diet and feeding habits of a freshwater prawn (*Macrobrachium carcinus*: Crustacea, Decapoda) in the estuary of the Amazon River. *Acta Amazonica*, 44(2), 235–244. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200009>
- Liu, M.-Y., Cai, Y.-X., & Tzeng, C.-S. (2006). Molecular Systematics of the Freshwater Prawn Genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) Inferred from mtDNA Sequences, with Emphasis on East Asian Species. *Zoological Studies*, 46(3), 272–289.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42(3), 594–598. <https://doi.org/10.2307/1932254>
- Mantelatto, F. L., Pileggi, L. G., Magalhães, C., Carvalho, F. L., Rocha, S. S. da, Mossolin, E. C., Rossi, N., & Bueno, S. L. de S. (2016). *Avaliação dos Camarões Palemonídeos (Decapoda: Palaemonidae)* (Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, Org.). <https://www.researchgate.net/publication/309865393>
- Mantelatto, F. L., Pileggi, L. G., Pantaleão, J. A. F., Magalhães, C., Villalobos, J. L., & Álvarez, F. (2021). Multigene phylogeny and taxonomic revision of american shrimps of the genus *cryphiops dana*, 1852 (Decapoda, palaemonidae) implies a proposal for reversal of precedence with *Macrobrachium spence bate*, 1868. *ZooKeys*, 2021(1047), 155–198. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1047.66933>
- Manush, S. M., Pal, A. K., Chatterjee, N., Das, T., & Mukherjee, S. C. (2004). Thermal tolerance and oxygen consumption of *Macrobrachium rosenbergii* acclimated to three temperatures. *Journal of Thermal Biology*, 29(1), 15–19. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2003.11.005>
- March, J. G., Pringle, C. M., Townsend, M. J., & Wilson, A. I. (2002). Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 47(3), 377–390. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00808.x>
- McGranahan, G., Balk, D., & Anderson, B. (2007). The rising tide: assessing the risks of climate change and human settlements in low elevation coastal zones. *Environment and Urbanization*, 19(1), 17–37. <https://doi.org/10.1177/0956247807076960>

- Mejía-Ortíz, L. M., & Alvarez, F. (2010). Seasonal patterns in the distribution of three species of freshwater shrimp, *Macrobrachium* spp., along an altitudinal river gradient. *Crustaceana*, 83(4), 385–397. <https://doi.org/10.1163/001121610X489368>
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., & Da Fonseca, G. A. B. (2004). Hotspots Revisited - Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. *CEMEX*.
- Molina, W. F., Costa, G. W. W. F., Cunha, I. M. C., Bertollo, L. A. C., Ezaz, T., Liehr, T., & Cioffi, M. B. (2020). Molecular cytogenetic analysis in freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *International Journal of Molecular Sciences*, 21(7). <https://doi.org/10.3390/ijms21072599>
- Montagna, M. C. (2011). Effect of temperature on the survival and growth of freshwater prawns *Macrobrachium borellii* and *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 101(3), 233–238. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212011000200011>
- Murphy, N. P., & Austin, C. M. (2005). Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): Biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zoologica Scripta*, 34(2), 187–197. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2005.00185.x>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *NATURE*, 403. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naiman, R. J. (2008). Foreword. *Hydrobiologia*, 595(1), 1–2. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9168-0>
- Niu, C., Lee, D., Goshima, S., & Nakao, S. (2003). Effects of temperature on food consumption, growth and oxygen consumption of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man 1879) postlarvae. *Aquaculture Research*, 34(6), 501–506. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00845.x>
- Oribhabor, B. J. (2016). Impact of Human Activities on Biodiversity in Nigerian Aquatic Ecosystems. *Science International*, 4(1), 12–20. <https://doi.org/10.17311/sciintl.2016.12.20>
- Orr, M. R., & Smith, T. B. (1998). Ecology and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(12), 502–506. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01511-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01511-0)
- Peterson, A. T. (2006). Uses and Requirements of Ecological Niche Models and Related Distributional Models. *Biodiversity Informatics*, 3(0), 59–72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Pileggi, L. G., Rossi, N., Wehrtmann, I. S., & Mantelatto, F. L. (2014). Molecular perspective on the American transisthmian species of *Macrobrachium* (Caridea, Palaemonidae). *ZooKeys*, 457, 109–131. <https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6818>
- Pörtner, H. O., & Farrell, A. P. (2008). Physiology and Climate Change. *Science*, 322(5902), 690–692. <https://doi.org/10.1126/science.1163156>

- Pulliam, R. H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248–1262. <https://doi.org/10.1111/bry.12154>
- Qiao, H., Saupe, E. E., Soberón, J., Townsend Peterson, A., & Myers, C. E. (2016). Impacts of niche breadth and dispersal ability on macroevolutionary patterns. *American Naturalist*, 188(2), 149–162. <https://doi.org/10.1086/687201>
- Quintero, I., & Wiens, J. J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16(8), 1095–1103. <https://doi.org/10.1111/ele.12144>
- Reid, W. V. (1998). Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7), 275–280. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01363-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01363-9)
- Rice, W. R. (1987). Speciation via habitat specialization: the evolution of reproductive isolation as a correlated character. *Evolutionary Ecology*, 1(4), 301–314. <https://doi.org/10.1007/BF02071555>
- Richards, E. J., Servedio, M. R., & Martin, C. H. (2019). Searching for Sympatric Speciation in the Genomic Era. *BioEssays*, 41(7). <https://doi.org/10.1002/bies.201900047>
- Richmond, C. E., Breitburg, D. L., & Rose, K. A. (2005). The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological Modelling*, 188(2–4), 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.002>
- Ricklefs, R. E. (2007). History and Diversity: Explorations at the Intersection of Ecology and Evolution. *The American Naturalist*, 170(S2), S56–S70. <https://doi.org/10.1086/519402>
- Rödder, D., & Engler, J. O. (2011). Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 915–927. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x>
- Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., Macgregor-Fors, I., & González-Rodríguez, A. (2015). How are oaks distributed in the neotropics? A perspective from species turnover, areas of endemism, and climatic niches. *International Journal of Plant Sciences*, 176(3), 222–231. <https://doi.org/10.1086/679904>
- Roell, Y. E., Phillips, J. G., & Parent, C. E. (2021). Effect of topographic complexity on species richness in the Galápagos Islands. *Journal of Biogeography*, 48(10), 2645–2655. <https://doi.org/10.1111/jbi.14230>
- Rogl, K. A., Rahi, M. L., Royle, J. W. L., Prentis, P. J., & Hurwood, D. A. (2018). A transcriptome-wide assessment of differentially expressed genes among two highly divergent, yet sympatric, lineages of the freshwater Atyid shrimp, *Paratya australiensis*. *Hydrobiologia*, 825(1), 189–196. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3716-7>
- Rohde, K. (1992). Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, 65(3), 514. <https://doi.org/10.2307/3545569>
- Román-Palacios, C., Moraga-López, D., & Wiens, J. J. (2022). The origins of global biodiversity on land, sea and freshwater. *Ecology Letters*, 25(6), 1376–1386. <https://doi.org/10.1111/ele.13999>

- Rueda-M, N., Salgado-Roa, F. C., Gantiva-Q, C. H., Pardo-Díaz, C., & Salazar, C. (2021). Environmental Drivers of Diversification and Hybridization in Neotropical Butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.750703>
- Saito, M., Yamashiro, T., Hamano, T., & Nakata, K. (2012). Factors affecting distribution of freshwater shrimps and prawns in the Hiwasa River, southern central Japan. *Crustacean Research*, 41(0), 27–46. https://doi.org/10.18353/crustacea.41.0_27
- Schluter, D. (2009). Evidence for Ecological Speciation and Its Alternative. *Science*, 323(5915), 737–741. <https://doi.org/10.1126/science.1160006>
- Schmid, B., Balvanera, P., Cardinale, B. J., Godbold, J., Pfisterer, A. B., Raffaelli, D., Solan, M., & Srivastava, D. S. (2009). Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. In *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing* (p. 14–29). Oxford University Press/Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199547951.003.0002>
- Sethi, S. N., Ram, N., & Venkatesan, V. (2013). Note Food and feeding habits of *Macrobrachium* lar (Decapoda, Palaemonidae) from Andaman and Nicobar Islands, India. *Indian J. Fish*, 60(4), 131–135.
- Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J. E., Stephens, M. R., & Slatyer, R. A. (2017). Evolution of Ecological Niche Breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 183–206. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003>
- Siméon, T., Gideon, A., Dramane, D., Adama Idrissa, C., Koffi Mexmin, K., & Pierre, N. (2014). Impact of anthropogenic activities on water quality and Freshwater Shrimps diversity and distribution in five rivers in Douala, Cameroon. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES)*, 183(2), 183–194. <http://www.innspub.net>
- Small, C., & Nicholls, R. J. (2003). A Global Analysis of Human Settlement in Coastal Zones. *Journal of Coastal Research*, 19(3), 584–599. <http://www.jstor.org/stable/4299200>. <http://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>
- Stanhope, M. J., Leighton, B. J., & Hartwick, B. (1992). Polygenic control of habitat preference and its possible role in sympatric population subdivision in an estuarine crustacean. *Heredity*, 69(3), 279–288. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.126>
- Thayna, A., Moreira, R., Carriel, E., Gabrielly, S. ;, Nobrega, T., Sandra, ;, & Barbosa De Carvalho, R. (2022). *O impacto da ação antrópica no meio ambiente: aquecimento global*.
- The Critical Ecosystem Partnership Fund. (2001). *Chocó-Manabí Conservation Corridor - Colombia and Ecuador*.
- Valencia, D. M., & Campos, M. R. (2007). Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*, 1456, 1–44. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1456.1.1>
- Van Praag, L., & Timmerman, C. (2019). Environmental migration and displacement: a new theoretical framework for the study of migration aspirations in response to environmental changes. *Environmental Sociology*, 5(4), 352–361. <https://doi.org/10.1080/23251042.2019.1613030>

- Villalobos, J. L., Robles, R., & Alvarez, F. (2002). Abbreviated larval development of *Macrobrachium tuxtleense* Villalobos & Alvarez, 1999, reared in the laboratory. *Crustaceana*, 75(5), 717–730. <https://doi.org/10.1163/156854002760202705>
- Wiens, J. J. (2004). SPECIATION AND ECOLOGY REVISITED: PHYLOGENETIC NICHE CONSERVATISM AND THE ORIGIN OF SPECIES. *Evolution*, 58(1), 193–197. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- WoRMS Editorial Board. (2023). *Registro Mundial de Espécies Marinhas*. <https://doi.org/10.14284/170>
- Yan, H., Liang, C., Li, Z., Liu, Z., Miao, B., He, C., & Sheng, L. (2015). Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe. *PLoS ONE*, 10(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125300>