

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo será disponibilizado somente a partir de 04/09/2019.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

HISTÓRIA NATURAL DE *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862)
(DECAPODA: PALAEMONIDAE) E SUA IMPORTÂNCIA EM
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS DO SUDESTE BRASILEIRO

LUCAS REZENDE PENIDO PASCHOAL

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Zoologia)

Setembro - 2017

LUCAS REZENDE PENIDO PASCHOAL

**HISTÓRIA NATURAL DE *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862)
(DECAPODA: PALAEMONIDAE) E SUA IMPORTÂNCIA EM
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS DO SUDESTE BRASILEIRO**

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia do Câmpus de Rio
Claro, Universidade Estadual
Paulista, como parte dos requisitos
para obtenção do título de doutor
em Ciências Biológicas (Zoologia)

Orientador: Prof. Dr. Fernando José Zara

Setembro - 2017

500.9 Paschoal, Lucas Rezende Penido
P279h História natural de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) e sua importância em reservatórios neotropicais do sudeste brasileiro / Lucas Rezende Penido Paschoal. - Rio Claro, 2017
320 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Fernando José Zara
1. História natural. 2. Camarão amazônico. 3. Fenótipos. 4. Sistemas reprodutores. 5. Ambientes lênticos. 6. Caridea. I. Título.



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: **BIOLOGIA E ECOLOGIA DE *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (DECAPODA: PALAEMONIDAE) E SUA IMPORTÂNCIA EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS**

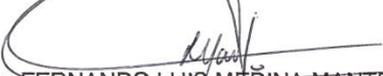
AUTOR: LUCAS REZENDE PENIDO PASCHOAL

ORIENTADOR: FERNANDO JOSÉ ZARA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. FERNANDO JOSÉ ZARA
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal



Prof. Dr. FERNANDO LUIS MEDINA MANTELATTO
Departamento de Biologia / Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto



Prof. Dr. ROGERIO CAETANO DA COSTA
Departamento de Ciências Biológicas / Faculdade de Ciências de Bauru/ UNESP



Pós Doutorando JOÃO ALBERTO FARINELLI PANTALEÃO
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP - CAMPUS DE BAURU



Prof. Dr. ABNER CARVALHO BATISTA
Departamento de Ciências Biológicas / FC/UNESP, Bauru-SP

Rio Claro, 04 de setembro de 2017

Título alterado para: **História natural de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) e sua importância em reservatórios neotropicais do Sudeste Brasileiro.**

Dedico este trabalho ao meu pai (*In memoriam*), minha mãe e minha noiva Michele, por sempre acreditarem em mim.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Fernando José Zara pela amizade, oportunidade, aprendizado e principalmente pela confiança depositada durante o desenvolvimento do presente estudo. Obrigado pela autonomia conferida, pelos inúmeros puxões de orelhas construtivos e pelo enorme conteúdo que obtive com você ao longo desses anos. Muito obrigado, de coração.

A Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por ter concedido a bolsa de doutorado. Aos auxílios vinculados que possibilitaram que o presente trabalho pudesse ser realizado com sucesso, CAPES Ciências do Mar (CIMAR) II (Proc. #1989/2014) e a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Proc. #2010/50188-8 e 2016/25344-2).

Ao Ministério do Meio Ambiente, IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) por conceder as licenças para as coletas (nº 34587-1 e 47653-1).

Ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), ao Departamento de Zoologia e ao Instituto de Biociências de Rio Claro (IBB – UNESP).

Ao Departamento de Biologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Campus de Jaboticabal, pela estrutura fornecida para a realização deste estudo. Aos funcionários desse departamento que me ajudaram de alguma forma, em especial a secretária Márcia e ao Aldo e Dona Lucinda, da zeladoria.

Ao laboratório de microscopia eletrônica da FCAV UNESP/Jaboticabal pelo suporte técnico destinado ao processamento de material para microscopia eletrônica de varredura muito utilizada ao decorrer do estudo e pela disponibilização do microscópio eletrônico de transmissão.

Ao Setor de Carcinicultura do Centro de Aquicultura da UNESP (CAUNESP) pela doação dos animais anfídromos utilizados neste estudo. Ao Prof. Dr. Wagner Valenti por permitir as inúmeras doações e utilização das instalações do CAUNESP. Ao técnico José Roberto Polachini (Robertão) e ao zootecnista Baltasar Garcia Neto (Balta) pela ajuda com a obtenção dos espécimes utilizados ao decorrer do estudo e pelas conversas produtivas envolvendo a espécie estudada.

A Agência Unesp de Inovação (AUIN) pelo auxílio com o processo de patenteabilidade dos equipamentos produzidos ao decorrer da tese. A Me. Fabíola Spiandorello pela enorme paciência e por conduzir tais processos.

Ao Me. Valter M. Azevedo Santos, pela amizade, presteza e por identificar os peixes capturados para análise de conteúdo estomacal.

Ao Me. Thor Andreas Silva Di Sessa, pela amizade e por me ensinar as técnicas de microcultivo e auxiliar as preparações que foram fundamentais para o reconhecimento do microsporídio que infectava o camarão estudado.

Ao Prof. Dr. Carlos Azevedo pelo auxílio na identificação do microsporídio e pelas inúmeras dicas que ajudaram na confecção do capítulo envolvendo o parasitismo desse organismo no camarão amazônico.

Ao Laboratório de Hidrobiologia da Universidade Estadual de Minas Gerais (UEMG), Campus de Passos, por disponibilizar toda estrutura para a realização de análises físico-químicas de água e sedimento. Aos Prof. Dr. Norival França, Profa. Dra. Odila Rigolin-Sá e a técnica Keyla Ribeiro pela amizade e por disponibilizar o uso das instalações laboratoriais e a utilização gratuita de reagentes para todas as análises.

Ao Laboratório de Morfologia de Invertebrados (IML), o qual faço parte. Agradeço toda a família IML, em especial a nossa técnica Márcia Mataqueiro, que além de auxiliar nos inúmeros procedimentos laboratoriais, atuou como mãe em muitos momentos. Obrigado pela paciência e pela ajuda fundamental que me proporcionou. Ao Timóteo Watanabe, pelas inúmeras conversas produtivas, shiatzu e pelo insight da intersexualidade na espécie estudada. As meninas do grupo, Tavani Camargo, Camila Assugeni, Maria Alice Bento e Fernanda Salti por toda ajuda com os processos de microscopia, pela paciência e pelas discussões que me ajudaram ao longo do decorrer do estudo. Aos meus dois irmãos, Guilherme Andreoli e Léo Jaime Oliveira pelos inúmeros finais de semanas perdidos comigo para análise de fecundidade, morfometria e índices reprodutivos. Obrigado pela ajuda dentro e fora do laboratório, sem vocês eu não teria conseguido realizar o que pretendia em tempo.

A todos que me auxiliaram durante as coletas mensais de camarões, em especial meu cunhado Antônio Felipe Cardoso e ao Silas Andre e sua família. Obrigado por me ajudar no início de tudo e por disponibilizar atenção e tempo para ajudar minha pesquisa. Obrigado pela companhia no campo e pelas inúmeras vezes

que atolaram na lama para fazer com que esse estudo fosse possível. Ao Douglas Andrade, Thainá Reis, Ivan Villegas e Leandro Padúa, minha mãe e minha noiva que ao menos uma vez entraram na água para me ajudar ao decorrer das coletas.

Aos meus amigos de Minas Gerais, que sempre apoiaram o “Dr. Camarão” não importando a distância. Gabriel e a Fernanda, Felipe, Leandro, Ronilson, Lucas, Mateus, Luiz, Douglas e Valter. Obrigado pela força, amo vocês!

Ao Wade e a Lumi, por todos os “bons dias” que me animavam levantar da cama e me enchiam de felicidade. Obrigado por existirem!

A minha noiva Michele, por toda ajuda tanto nos momentos difíceis quanto nos bons. Obrigado por sempre me ajudar e animar quando eu estava chateado. Obrigado por compartilhar tua vida com a minha. Obrigado por ter sido minha âncora ao longo do decorrer do doutorado. Sem você, não teria conseguido. Te amo muito, muito, muito, muito...

Ao meu irmão Caio, pela ajuda desde o início do meu doutorado e pelo animo que sempre levantava. Obrigado por tudo. Te amo!

A minha mãe, minha parceira e rainha, que sempre me apoiou e participou de algumas coletas. Obrigado por tudo e por acreditar sempre em mim. Te amo, para sempre! Isso aqui é para você!

Ao meu pai, meu mentor, meu guia e melhor amigo que infelizmente não pode ver em Terra seu filho conquistar mais um sonho. Te amo! Obrigado pelo que fez!

Aos que não estão citados aqui ou passaram rapidamente, mas que de alguma forma fizeram parte desta fase da minha vida, muito obrigado.

Finalmente, a todos os brasileiros que tiveram seus impostos convertidos em aplicações na área da educação.

“Quem não pensa como eu, me ajuda a melhorar aquilo que estou pensando ou a confirmar o que eu tenho.”

Mário Sérgio Cortella

“ ...

Sem trabalho e sem luta, a gente não ganha o pão
Sem preguiça e sem moleza, a gente vira patrão
Pra quem gosta de moleza, eu dou sopa de algodão...”

Uma Coisa Puxa Outra - Tião Carreiro e Pardinho

" ...

I come in the name of Oy, the brave, he of Mid-World!
I come in the name of Eddie Dean, he of New York!
I come in the name of Susannah Dean, she of New York!
I come in the name of Jake Chambers, he of New York, whom I call my own true son!
I am Roland of Gilead, and I come as myself; you will open to me."

The Dark Tower VII: The Dark Tower - Stephen King

RESUMO

O camarão amazônico *Macrobrachium amazonicum* apresenta populações com grande plasticidade fenotípica e alta variabilidade morfológica e reprodutiva. Três fenótipos são registrados para a espécie, por meio da avaliação de sua história de vida, características morfológicas e reprodutivas, sendo eles: (a) animais anfídromos de grande porte, e (b) hololimnéticos de grande e (c) pequeno porte. Tais características permitem que estes animais ocupem diversos ambientes aquáticos no Brasil. Nos últimos anos, registros de *M. amazonicum* em ambientes dulciaquícolas interiores em diversas regiões brasileiras aumentaram significativamente, principalmente em reservatórios da Bacia do Paraná. Porém, são escassas as informações sobre aspectos bioecológicos e reprodutivos em tais ambientes, assim como faltam estudos abordando a morfo-histologia dos sistemas reprodutores da espécie. Além disso, a plasticidade fenotípica de populações de *M. amazonicum* ainda não é totalmente compreendida. Na presente tese, os padrões anatomo-histológico dos sistemas reprodutores foram analisados nos três fenótipos da espécie, além biologia e a ecologia das populações com diferentes fenótipos provenientes de reservatórios do sudeste brasileiro. Adicionalmente, descreve-se o primeiro registro da intersexualidade e de infecção por microsporídeos em *M. amazonicum*. Independentemente da história de vida e estratégia sexual adotada, todas as populações de camarão amazônico analisadas apresentam padrões anatômicos, histológicos, histoquímicos e ultraestruturais similares para seus sistemas reprodutores. No entanto, fêmeas e machos das populações de pequeno porte tendem a investir mais energia em quesitos reprodutivos, quando comparados a animais de grande porte anfídromos e hololimnéticos. Fêmeas de pequeno porte deslocam mais energia para formação de ovócitos/ovos maiores e para a produção de reservas lipídicas para larvas, enquanto que machos desse fenótipo investem energia na produção e concentração espermática em detrimento da aquisição de armas sexuais. A intersexualidade na espécie é um fenômeno raro (0,06%), associado à disfunção hormonal e/ou mutação genética. Em reservatórios neotropicais as populações hololimnéticas de *M. amazonicum* apresentam dois fenótipos, definidos pela aquisição de armas sexuais: (a) animais de grande e (b) pequeno porte. Pode-se constatar que a espécie é resiliente e que suas populações não apresentam grandes diferenças em sua estrutura, durante eventos de estresse hídrico. Além disso, os aspectos reprodutivos de *M. amazonicum* (fecundidade, taxas de aborto e frequência de fêmeas ovígeras) não são significativamente alterados pelas flutuações dos níveis de água e da pluviosidade promovidas pelo fenômeno climático “El niño”. Em algumas populações da espécie, microsporídios do gênero *Inodosporus*, se desenvolvem dentro das fibras musculares e promovem a “doença do camarão colorido” modificando a natação e o mecanismo de escape dos animais infectados, tornando os camarões mais susceptíveis à predação. A avaliação dos aspectos histomorfológicos e populacionais analisados nos diferentes fenótipos permitiram a compreensão e comparação de processos bioecológicos e reprodutivos para a espécie. Além disso, as lacunas envolvendo a plasticidade fenotípica de populações de *M. amazonicum* foram preenchidas com o presente estudo.

Palavras-chave: camarão amazônico, fenótipos, sistemas reprodutores, ambientes lânticos, Caridea.

ABSTRACT

The Amazon river shrimp *Macrobrachium amazonicum* exhibits populations with great phenotypic plasticity and high morphological and reproductive variability. Three phenotypes are recorded for the species, through the evaluation of their life history, morphological and reproductive characteristics, being: (a) large amphidromous, and (b) large and (c) small hololimnetic animals. These characteristics allow these animals to occupy diverse aquatic environments in Brazil. In recent years, *M. amazonicum* records have increased significantly in continental freshwater environments in Brazil, mainly in reservoirs inserted at the Paraná Basin. However, information on bioecological and reproductive aspects in such environments is scarce. Also, there were no studies evaluating the histomorphology of the reproductive systems in Amazon shrimp. In addition, the phenotypic plasticity of populations of *M. amazonicum* is not yet fully understood. In the present thesis the histoanatomic patterns of the reproductive systems were analyzed in three phenotypes of the species. As well, the biology and ecology of populations with different phenotypes were investigated in reservoirs of the southeastern Brazil. In addition, the first record of intersexuality and microsporidiosis in the species are presented here. Regardless of the life history and sexual strategy adopted, all populations of *M. amazonicum* analyzed present similar anatomical, histological, histochemical and ultrastructural patterns in their reproductive systems. However, females and males of the small populations tend to invest more energy in reproductive aspects when compared to large amphidromous and hololimnetic animals. Small females displace more energy to produce larger oocytes/eggs and lipid reserves for larvae, while males of this phenotype invest energy in sperm production and concentration in the detriment of the acquisition of sexual weapons. Intersexuality in the species is a rare phenomenon (0.06%) associated with hormonal disruption and/or genetic mutation. In neotropical reservoirs the hololimnetic populations of *M. amazonicum* presents two phenotypes, defined by the acquisition of sexual weapons: (a) large and (b) small animals. It can be verified that the species is resilient and that its populations do not present great differences in its structure during hydric stress events. Furthermore, the reproductive aspects of *M. amazonicum* (fecundity, abortion and frequency of ovigerous females) are not significantly altered by the fluctuations of water levels and rainfall promoted by the climatic phenomenon "El niño". In some populations of this species, spores of the *Inodosporus* genus (Microsporidia) develop within the muscle fibers and promote the "color shrimp disease" by modifying the swimming and escape mechanism of the infected animals, making these shrimps more susceptible to predation. The evaluation of the histomorphological and population aspects analyzed in the different phenotypes allowed the understanding and comparison of bioecological and reproductive processes for the species. In addition, the gaps involving the phenotypic plasticity of populations of *M. amazonicum* were filled with the present study.

Keywords: Amazon river shrimp, phenotypes, reproductive systems, lentic environments, Caridea.

SUMÁRIO

Capítulo 1 - Introdução Geral	1
1. Introdução Geral	2
2. Referências	9
Capítulo 2 - Diferenças alométricas e o tamanho do início da maturidade sexual em populações hololimnéticas de <i>Macrobrachium amazonicum</i> (Heller, 1862) com diferentes fenótipos	13
1. Resumo	14
2. Introdução	15
3. Material e métodos	17
4. Resultados	21
5. Discussão	34
6. Conclusão	38
7. Referências	39
8. Material complementar	43
Capítulo 3 - Dinâmica populacional e aspectos reprodutivos de <i>Macrobrachium amazonicum</i> (Heller, 1862) em reservatórios neotropicais em situação de estresse hídrico	52
1. Resumo	53
2. Introdução	54
3. Material e métodos	55
4. Resultados	59
5. Discussão	73
6. Conclusão	76
7. Referências	77

Capítulo 4 - Biologia reprodutiva de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) em populações com diferentes fenótipos em reservatórios neotropicais durante o evento “El niño” 82

1. Resumo	83
2. Introdução	84
3. Material e métodos	86
4. Resultados	91
5. Discussão	105
6. Referências	110

Capítulo 5 - Seco ou úmido? Qual é a melhor escolha para determinar índices gonadossomáticos e hepatossomáticos em fêmeas de camarões carídeos? 115

1. Resumo	116
2. Introdução	117
3. Material e métodos	118
4. Resultados	121
5. Discussão	126
6. Referências	129

Capítulo 6 - Histoquímica e ultraestrutura do desenvolvimento ovariano e sua interação com o hepatopâncreas em três fenótipos de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) 132

1. Resumo	133
2. Introdução	134
3. Material e métodos	135
4. Resultados	139
5. Discussão	153
6. Conclusão	158
7. Referências	158

Capítulo 7 - How to determine sperm count in caridean shrimps? Description of a simple protocol developed for the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) 162

1. Abstract	163
2. Introduction	164
3. Materials and methods	166
4. Results	169
5. Discussion	175
6. Conclusions	178
7. References	178

Capítulo 8 - Existe uma relação de “trade-off” entre o investimento na produção espermática e a aquisição de armas sexuais em *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) ? 183

1. Resumo	184
2. Introdução	185
3. Material e métodos	186
4. Resultados	190
5. Discussão	205
6. Conclusão	208
7. Referências	208

Capítulo 9 - Morfologia e ultraestrutura da glândula androgênica em morfótipos de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)..... 211

1. Resumo	212
2. Introdução	213
3. Material e métodos	214
4. Resultados	217
5. Discussão	225
6. Referências	229

Capítulo 10 - Can intersexes occur in natural populations of gonochoric palaemonid shrimps? First record of intersexuality in the Amazon river shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)..... 234

1. Abstract	235
2. Introduction	236
3. Materials and methods	237
4. Results	240
5. Discussion	250
6. References	252

Capítulo 11 - Ultraestrutura e patologia produzida pelo parasita *Inodosporus* (Microsporidia: Thelohaniidae) causador da “doença do camarão colorido” em *Macrobrachium amazonicum* (Caridea: Palaemonidae) 257

1. Resumo	258
2. Introdução	259
3. Material e métodos	260
4. Resultados	263
5. Discussão	271
6. Referências	274
7. Material complementar	277

Capítulo 12 - Considerações finais..... 278

Material complementar

I - Dispositivo de contenção para realização de teste de ecotoxicidade em ambiente aquático 283

II - Estrutura modular para captura e contenção de crustáceos..... 296

Capítulo 1

Introdução Geral

1. Introdução Geral

A família Palaemonidae Rafinesque, 1815 encontra-se na Infraordem Caridea Dana, 1852 com aproximadamente 980 espécies registradas no mundo (DE GRAVE e FRANSEN, 2011), e cerca de 60 espécies registradas no Brasil (FERREIRA et al., 2010). Seus representantes são encontrados em todos os tipos de ambientes aquáticos, i.e., dulciaquícolas a marinhos (HOLTHUIS, 1952a,b; DE GRAVE e FRANSEN, 2015a,b). Além disso, muitos camarões desta família possuem importância econômica como recurso para pescas artesanais e comerciais e para a aquicultura mundial (CALADO et al., 2003; NEW, 2005; NEW et al., 2010).

Muitas espécies de palaemonídeos são derivadas de animais marinhos com alta plasticidade fisiológica. Seus ancestrais marinhos invadiram e colonizaram ambientes dulciaquícolas, promovendo múltiplas especiações (ASHELBY et al., 2012). Dentre estes palaemonídeos, o gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 é aquele com maior sucesso na colonização de ambientes estuarinos e dulciaquícolas (PILEGGI e MANTELATTO, 2010; ANGER, 2013; JIMOH et al., 2013). *Macrobrachium* é o terceiro gênero em termos de diversidade dentro de Caridea, atrás somente dos gêneros *Caridina* H. Milne Edwards, 1837 (~ 300 espécies) e *Alpheus* Fabricius, 1798 (~ 290 espécies), compreendendo ao redor de 240 espécies em todo o mundo (DE GRAVE e FRANSEN, 2011). Este gênero apresenta ampla distribuição em regiões tropicais e subtropicais, com a maioria das espécies registrada para a Ásia e Austrália (DE GRAVE e FRANSEN, 2011; ANGER, 2013). Dezenove espécies de *Macrobrachium* são registradas para o Brasil, os quais são popularmente conhecidos como “pítus” (PILEGGI, 2009; VERA-SILVA et al., 2016).

A espécie com origem costeira que melhor demonstra as invasões e a adaptação aos ambientes límnicos no gênero, em relação às demais, é *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), como proposto por Anger (2013). Esta espécie pode ser caracterizada taxonomicamente por possuir espinho hepático, sendo o espinho branquiostegal ausente. O rostro é longo e delgado, ultrapassando distintamente o escafocerito, com margem superior apresentando 8 a 13 dentes distribuídos de maneira irregular, formando uma crista basal sobre a órbita, enquanto que a margem inferior apresenta de 5 a 12 dentes. O segundo par de pereopódes, os quelípodos maiores, apresentam forma e comprimento iguais (i.e.

homoquelia), com espinhos nos artículos. Adicionalmente, estes quelípodos (quelas) apresentam carpo alongado, distintamente maior que o mero. O telso possui extremidade aguda sem formar uma margem posterior distinta com espinhos internos muito curtos não alcançando a citada extremidade (MELO, 2003; PILEGGI, 2009).

Algumas populações do camarão amazônico podem apresentar hierarquia social, com quatro morfótipos bem definidos para machos (MORAES-RIODADES e VALENTI, 2004; PANTALEÃO et al., 2014) (Figura 1). Machos dominantes dos morfótipos quela verde 1 (GC1) e 2 (GC2) possuem quelípodos robustos que são utilizados para dominar e/ou proteger as fêmeas e garantir a cópula, assim como são utilizados em interações agonísticas (lutas) para conquista e defesa de territórios. Estes morfótipos dominantes possuem vantagens seletivas em relação aos machos dos morfótipos submissos quela translúcida (TC) e canela (CC), tendo maior facilidade na obtenção de recursos alimentares, territórios, e maior número de cópulas (CORREA e THIEL, 2003; IBRAHIM, 2011; AUGUSTO e VALENTI, 2016).

Macrobrachium amazonicum pode habitar tanto ambientes costeiros como ambientes aquáticos interiores, sem influência marinha. Independente do tipo de ambiente, as populações desta espécie apresentam variações morfológicas e reprodutivas muito divergentes (ODINETZ-COLLART, 1991a; MACIEL e VALENTI, 2009; VERGAMINI et al., 2011; PASCHOAL e ZARA, 2017). Três tipos de fenótipos são registrados em *M. amazonicum*: (a) populações anfídromas de grande porte e (b) populações hololimnéticas de grande e (c) pequeno porte. A presença de morfótipos dominantes não é registrada no último fenótipo e apresenta estratégia reprodutiva (i.e. busca ativa) diferente dos demais fenótipos (i.e. dominância de territórios) (PANTALEÃO et al., 2012, 2014; PASCHOAL, 2017 - Capítulo 2). Esta espécie recebe atenção especial devido a sua grande adaptabilidade ambiental, participação significativa em teias tróficas, importância na aquicultura brasileira, e principalmente por sua alta variabilidade intraespecífica. A plasticidade adaptativa e morfológica da espécie pode ser explicada pela sinergia desta variabilidade e pelas respostas fisiológicas aos ambientes em que ocorrem (MAGALHÃES, 2000; MAGALHÃES et al., 2005; MACIEL e VALENTI, 2009; VERGAMINI et al., 2011; AUGUSTO e VALENTI, 2016).

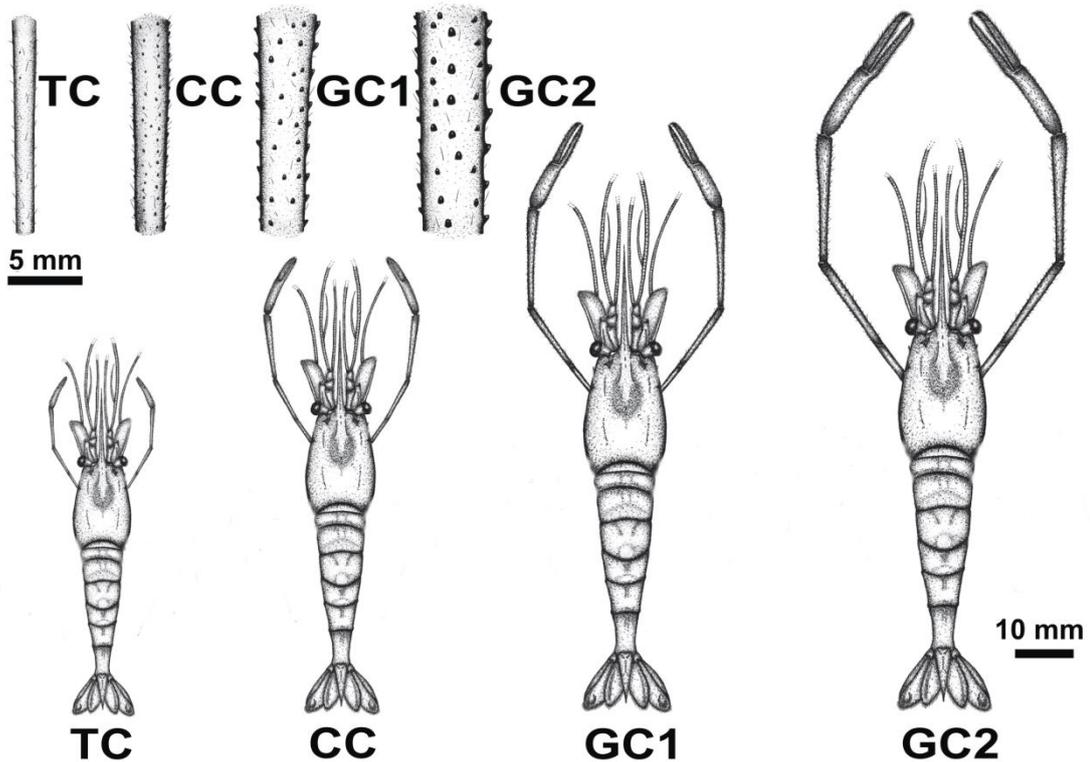


Figura 1. Morfótipos em machos de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). Note as diferenças no comprimento dos segundos quelípodos e nos padrões dos espinhos e setas nos carpos destas estruturas. Modificado de Pantaleão et al. (2014). CC: quela canela; GC1: quela verde 1; GC2: quela verde 2; TC: quela translúcida.

Macrobrachium amazonicum é uma espécie endêmica das Américas, mostrando ampla distribuição geográfica nesta área, ocorrendo desde Costa Rica até a Argentina (PILEGGI, 2009; VERGAMINI et al., 2011). Nas Bacias hidrográficas do Brasil, tem sua ocorrência apontada em ecossistemas aquáticos estuarinos e/ou dulciaquícolos desde Roraima até o Paraná (PILEGGI et al., 2013). Vergamini et al. (2011) estruturaram molecularmente as populações brasileiras em três grupos: (I) populações continentais da Amazônia, (II) populações das Bacias do Paraná e Paraguai e (III) populações de sistemas costeiros do norte e nordeste. De acordo com Magalhães et al. (2005) e Vergamini et al. (2011) a presença da espécie no nordeste e sul, além da Bacia do alto Paraná é resultado da dispersão acidental por atividades antrópicas. Nos últimos anos, características observadas apenas em populações anfídromas, como a presença de morfótipos em machos (MORAES-RIODADES e VALENTI, 2004) foram registradas em animais das populações da

Bacia do Paraná, o que pode indicar uma recente mudança na história de vida da espécie (i.e. hololimnia) (PANTALEÃO et al., 2014; PASCHOAL e ZARA, 2017).

A grande variabilidade morfológica e reprodutiva de *M. amazonicum*, somada a sua grande amplitude de ocorrência e a possível mudança de sua história de vida pode levar a erros na identificação da espécie. *Macrobrachium amazonicum* é morfológicamente similar a *M. jelskii* (Miers, 1877) e *M. acanthurus* (Weigmann, 1836), o que dificulta sua identificação, principalmente de indivíduos juvenis (VERA-SILVA et al., 2017). Isso provavelmente ocorreu nos trabalhos de Guerra et al. (2014), que mostraram *M. amazonicum* e *M. jelskii* agrupados em um mesmo clado por meio de análises moleculares, e de Garrone-Neto et al. (2014) que verificaram interações de limpeza por morfótipos dominantes de *M. amazonicum* em arraiais da família Potamotrygonidae Garman, 1877 mas classificaram os animais como *M. jelskii*, espécie de tamanho reduzido e sem morfótipos. Além disso, a alta variabilidade ecológica e reprodutiva em *M. amazonicum* levanta questionamentos taxonômicos para a espécie, fazendo com que alguns autores considerem que *M. amazonicum* seja um complexo de espécies (ANGER, 2013) e que indivíduos de algumas populações continentais interiores (e.g. Pantanal) sejam uma espécie distinta, o *M. pantanalense* Dos Santos, Hayd & Anger, 2013, apesar da similaridade genética (distância genética: 2,96%) e morfológica das espécies (DOS SANTOS et al., 2013; WEISS et al., 2015).

A grande plasticidade fenotípica de populações de *M. amazonicum* ainda não é totalmente compreendida. Isso se deve ao fato de que o conhecimento da história de vida dessas populações é fragmentado, e que a maioria dos estudos realizados para a espécie esteja focada em populações anfídromas (ANGER et al., 2009). Poucos são os trabalhos que estudaram a espécie em ambientes lênticos, mais precisamente em reservatórios: Odinetz-Collart (1988, 1991b) verificou aspectos ecológicos em populações do reservatório de Tucuruí no Pará (norte do Brasil), Odinetz-Collart e Moreira (1993) investigaram o potencial de pesca de *M. amazonicum* no mesmo reservatório, Rocha et al. (2016) analisaram aspectos morfométricos e o fator de condição para espécie no reservatório de Pedra do Cavalo na Bahia (nordeste do Brasil), e Pantaleão et al. (2012, 2014) que determinaram a maturidade morfológica para populações sem e com a presença de morfótipos no reservatório de Ibitinga em São Paulo (sudeste do Brasil). O último

estudo merece destaque, por apresentar pela primeira vez o registro de morfótipos para a espécie em populações hololimnéticas.

Reservatórios são ambientes artificiais que armazenam e liberam massas de água de acordo a propósitos específicos, como o abastecimento hídrico e produção de energia. Desta forma, possuem características de lagos a montante e de rios a jusante, com seu ciclo hídrico dependente do tempo de detenção hídrica (WANG et al., 2010). A montante dos reservatórios é controlada por eventos climáticos, enquanto que a jusante é modulada pela abertura e fechamento das barragens (MELO et al., 2016). A maioria dos reservatórios brasileiros de grande porte (i.e. mega reservatórios) está situada no estado de Minas Gerais, com uma área inundada de 5.344 km². O reservatório da usina hidrelétrica (UHE) de Furnas, localizado no sul do estado de Minas Gerais é formado pelos rios Grande e Sapucaí (integrantes da Bacia do Alto Paraná) e possui 1.523 km² de área inundada. Entre as UHE's de Furnas (a montante) e de Luiz Carlos Barreto de Carvalho (a jusante, com uma área inundada de 46,7 km²), está o reservatório da UHE de Marechal Mascarenhas de Moraes, com uma área inundada de 250 km² (Figura 2). Estes reservatórios em cascata são importantes para a região sudeste brasileira, pois são responsáveis pelo abastecimento doméstico e industrial, além de gerar energia aos municípios situados ao longo de seu percurso (ANDRADE et al., 2012; PASCHOAL et al., 2012). Na última década, *M. amazonicum* foi introduzido (acidentalmente ou não) nestes reservatórios e rapidamente tornou-se um recurso econômico importante para a pesca artesanal na região e vem sendo cada vez mais utilizado como recurso alimentar pela ictiofauna e pelas populações ribeirinhas (PASCHOAL, dados pessoais). Todavia, não existe nenhum estudo sobre a espécie nestes reservatórios.

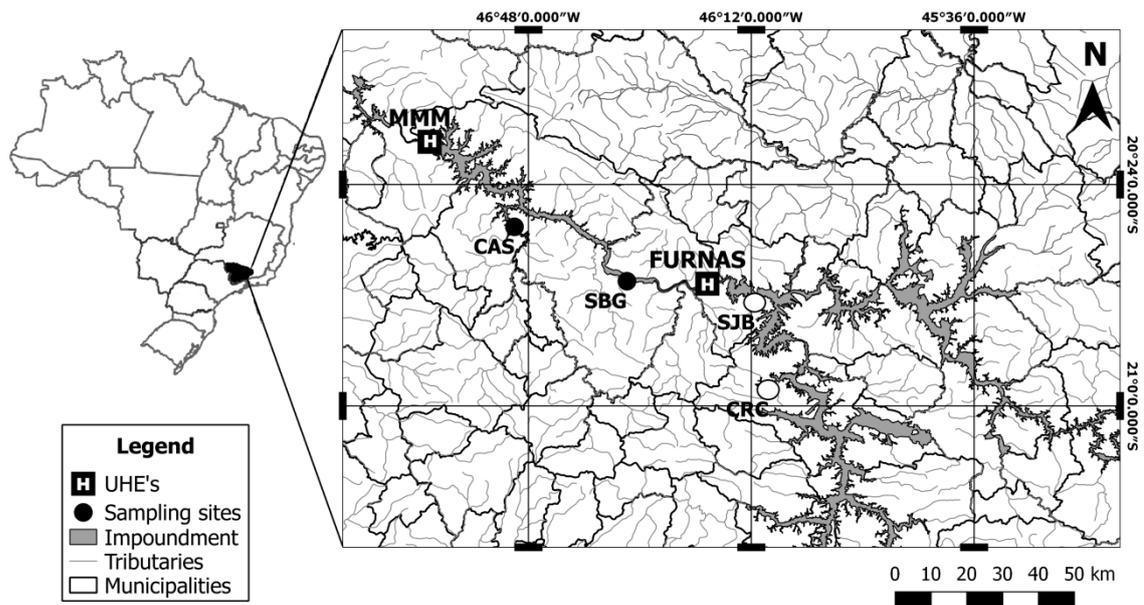


Figura 2. Locais de coletas nos reservatórios das Usinas hidrelétricas (UHE's) de Furnas (círculos brancos) e Marechal Mascarenhas de Moraes (MMM) (círculos pretos) situados no estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro. CAS: Cássia; CRC: Carmo do Rio Claro; SBG: São João Batista do Glória; SJB: São José da Barra.

Pelo exposto anteriormente, fica claro que estudos mais aprofundados envolvendo a ecologia e biologia reprodutiva de *M. amazonicum*, que levem em consideração aspectos morfohistológicos reprodutivos, bem como aspectos bioecológicos em ambientes lênticos são necessários para a compreensão da variabilidade fenotípica e plasticidade adaptativa em *M. amazonicum*. Isso permitirá a comparação de processos bioecológicos e evolutivos para a espécie e demais representantes do gênero *Macrobrachium*. Assim, a presente tese foi dividida em diferentes capítulos buscando sanar lacunas referentes aos aspectos bioecológicos, fisiológicos, morfo-reprodutivos e parasitológicos. No **Capítulo 2** são apresentadas as diferenças alométricas e o início da maturidade sexual na espécie por meio de critérios morfométricos, fisiológicos e funcionais em quatro populações hololimnéticas com dois fenótipos distintos em reservatórios do sudeste brasileiro. O **Capítulo 3** aborda a dinâmica populacional e aspectos reprodutivos dessas populações durante eventos de estresse hídrico nesses reservatórios. Os padrões reprodutivos (estágios de desenvolvimento embrionário, taxas de aborto e fecundidade) durante o fenômeno de “El niño” no período 2014-2016 nessas populações foram investigados e comparados no **Capítulo 4**.

O **Capítulo 5** trata de uma análise comparativa dos índices gonadossomáticos e hepatossomáticos com amostras úmidas e secas de fêmeas de *M. amazonicum*, obtidas em diferentes populações, buscando sanar problemas metodológicos devido à ampla variação informacional da literatura. No **Capítulo 6** são analisados os aspectos morfológicos, histoquímicos e ultraestruturais do desenvolvimento ovariano utilizando como modelo populações dos três tipos de fenótipos de *M. amazonicum*. Além disso, verifica-se a interação entre o ovário e o hepatopâncreas ao longo do desenvolvimento do sistema reprodutor feminino.

Um novo método de determinação da contagem espermática desenvolvido para a espécie e que pode ser empregado em outros camarões carídeos é descrito no **Capítulo 7**. Os padrões de produção e concentração espermática entre os morfótipos de machos e populações dos três tipos de fenótipos foram analisados e comparados no **Capítulo 8**. Além disso, neste capítulo é descrito a espermatogênese e a histoquímica dos vasos deferentes para *M. amazonicum*. Adicionalmente, correlacionamos o investimento gonadal e a aquisição de armas sexuais em machos dessas populações. No **Capítulo 9**, os padrões histoquímicos, ultraestruturais e morfométricos da glândula androgênica foram descritos para a espécie, além da comparação desta glândula entre os diferentes morfótipos.

O primeiro registro confirmado de intersexualidade em palemonídeos gonocóricos é apresentado no **Capítulo 10**, em uma população hololimnética de *M. amazonicum*. O **Capítulo 11** apresenta o primeiro registro de infecção por microsporídios no camarão amazônico, além da descrição do mesmo ao microscópio de luz e eletrônico de transmissão. Além disso, os aspectos ecológicos e comportamentais de animais infectados são descritos, para a caracterização da “doença do camarão colorido”. Desta maneira, a presente tese sumariza as principais conclusões no **Capítulo 12**, com as Considerações finais.

Adicionalmente, na seção **Material complementar** apresentamos duas patentes, as quais são produtos relacionados à tese: um equipamento para testes de ecotoxicidade *in situ* e uma armadilha para captura e contenção de crustáceos decápodes.

2. Referências

- ANGER, K. et al. Patterns of larval growth and chemical composition in the Amazon river prawn, *Macrobrachium amazonicum*. **Aquaculture**, vol. 287, p. 341-348. 2009.
- ANGER, K. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. **Journal of Crustacean Biology**, vol. 33, n. 2, p. 151-183. 2013.
- ASHELBY, C.W. et al. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). **Zoologica Scripta**, vol. 41, n. 3, p. 293-306. 2012.
- AUGUSTO, A.; VALENTI, W.C. Are there any physiological differences between the male morphotypes of the freshwater shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae)? **Journal of Crustacean Biology**, vol. 36, n. 5, p. 716-723. 2016.
- CALADO et al. Marine ornamental decapods - popular, pricey, and poorly studied. **Journal of Crustacean Biology**, vol. 23, n. 4, p. 963-973. 2003.
- CORREA, C.; THIEL, M. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. **Revista Chilena de Historia Natural**, vol. 76, 187-203. 2003.
- DE GRAVE et al. Dead shrimp blues: a global assessment of extinction risk in freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea). **PloS one**, vol. 10, p. 1-14. 2015a.
- DE GRAVE et al. Let's be pals again: major systematic changes in Palaemonidae (Crustacea: Decapoda). **PeerJ**, vol. 3, n e1167. 2015b. Disponível em: <10.7717/peerj.1167>. Acesso em: 22 abr. 2017.
- DE GRAVE, S.; FRANSEN, C.H.J.M. Carideorum Catalogus: the recent species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). **Zoologische Mededelingen**, vol. 85: 195-589. 2011.
- DOS SANTOS, A.; HAYD, L.; ANGER, K. A new species of *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 (Decapoda: Palaemonidae), *M. pantanalense*, from the Pantanal, Brazil. **Zootaxa**, vol. 3700, p. 534-546. 2013.
- FERREIRA, R.S.; VIEIRA, R.R.R.; D'INCAO, F. The marine and estuarine shrimps of the Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Caridea) from Brazil. **Zootaxa**, vol. 2606, p. 1-24. 2010.
- GARRONE-NETO et al. Cleaning interactions between shrimps (Palaemonidae) and freshwater stingrays (Potamotrygonidae) in the Paraná River, Southeastern Brazil **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, vol. 24, n. 4. 2014.

GUERRA, A.L. et al. Genetic variability and phylogenetic aspects in species of the genus *Macrobrachium*. **Genetics and Molecular Research**, vol. 13, n. 2, p. 3646-3655. 2014.

HOLTHUIS, L.B. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. I. The Subfamily Euryrhynchinae and Pontoniinae. **Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation**, vol. 12, p. 1-332. 1952a.

HOLTHUIS, L.B. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II. The Subfamily Palaemonidae. **Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation**, vol. 12, p. 1-396. 1952b.

IBRAHIM, A.N.A.F. **Controle social do crescimento do camarão-da-amazônia *Macrobrachium amazonicum***. 39 f. Dissertação de mestrado (Mestrado em Aquicultura). Universidade Estadual Paulista – UNESP, Jaboticabal. 2011.

JIMOH, A.A. et al. Mismatch between molecular (mtDNA) and morphological classification of *Macrobrachium* prawns from Southern Nigeria: Cryptic freshwater species and brackish water morphotypes. **Aquaculture**, vol. 410, p. 25-31. 2013.

MACIEL, C.R.; VALENTI, W.C. Biology, fisheries, and aquaculture of the amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum*: a review. **Nauplius**, vol.17, p. 61-79. 2009.

MAGALHÃES, C. Diversity and abundance of decapod crustaceans in the Rio Negro Basin, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. In: CHERNOFF, B. et al. (Eds.). **A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil**. Washington: Conservation International, 2000. p. 56-62.

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

MELO, D.C.D. et al. Reservoir storage and hydrologic responses to droughts in the Paraná River basin, south-eastern Brazil. **Hydrology and Earth System Sciences**, vol. 20, n. 11, p. 4673. 2016.

MELO, G.A.S. Famílias Atyidae, Palaemonidae e Sergestidae. In: Melo, G.A.S. (Ed.). **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. 1 ed. São Paulo: Edições Loyola, 2003, p. 289-415.

MORAES-RIODADES, P.M.C.; VALENTI, W.C. Morphotypes in male amazon river prawns, *Macrobrachium amazonicum*. **Aquaculture**, vol. 236, p. 297–307. 2004.

NEW, M.B. Freshwater prawn farming: global status, recent research and a glance at the future. **Aquaculture Research**, vol. 36, p. 210-230. 2005.

NEW, M.B. et al. **Freshwater prawns: biology and farming**, 1st ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010, 544 p.

ODINETZ-COLLART, O. Aspectos ecológicos do camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) no baixo Tocantins (PA-Brasil). **Memorias da Sociedad de Ciencias Naturales La Salle**, vol. 48, supl. 1988.1988.

ODINETZ-COLLART, O. Strategie de reproduction de *Macrobrachium amazonicum* en Amazonie Centrale (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). **Crustaceana**, vol. 61, n. 3, p. 253-270. 1991a.

ODINETZ-COLLART, O. Tucuruí dam and the population of the prawn *Macrobrachium amazonicum* in the Lower Tocantins (PA-Brazil): a four year study. **Archiv für Hydrobiologie**, vol. 122, n. 2, p. 213-227. 1991b.

ODINETZ-COLLART, O.; MOREIRA, L.C. Potencial pesqueiro de *Macrobrachium amazonicum* na Amazônia Central (Ilha do Careiro): variação da abundância e do comprimento. **Amazoniana**, vol. 122, n. 2, p. 213-227. 1993.

PANTALEÃO, J.A.F.; HIROSE, G.L.; COSTA, R.C. Relative growth, morphological sexual maturity, and size of *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. **Invertebrate Reproduction & Development**, vol. 56, p. 80-190. 2012.

PANTALEÃO, J.A.F.; HIROSE, G.L.; COSTA, R.C. Occurrence of male morphotypes of *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. **Brazilian Journal of Biology**, vol. 74, n. 3 sup., p. 223-232. 2014.

PASCHOAL, L.R.P.; RIGOLIN-SÁ, O.; FERREIRA, M.N.L. Análise da qualidade da água utilizando o Índice do Estado Trófico (IET) e o Índice da Qualidade da Água (IQA). In: RIGOLIN-SÁ, O (Ed.) **Bacia Hidrográfica: Estudos do Rio Grande no Sudoeste de Minas Gerais – Brasil**. 1 ed. Passos: Edifesp., 2012. p. 95-108.

PASCHOAL, L.R.P.; ZARA, F.J. First record of intersexuality in the Amazon River shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae). **Journal of Crustacean Biology**, vol. 74, n. 4, p. 1-5. 2017.

PILEGGI, L.G. **Sistemática filogenética dos camarões do gênero *Macrobrachium* Bate, 1868 do Brasil: análises morfológicas e moleculares**. 236 f. Tese de doutorado (Doutorado em Biologia Comparada). Universidade de São Paulo – USP, São Paulo. 2009.

PILEGGI, L.G. et al. New records and extension of the known distribution of some freshwater shrimps in Brazil. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, vol. 84, p. 563-574. 2013.

PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. **Invertebrate Systematics**, vol. 24, p. 194-208. 2010.

ROCHA, S.S. et al. Length-weight relationship and condition factor of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) from a reservoir in Bahia, Brazil. **Nauplius**, vol. 23, n. 2, p. 149-161. 2015

VERA-SILVA, A.L.; CARVALHO, F.L.; MANTELATTO, F.L. Distribution and genetic differentiation of *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Natantia: Palaemonidae) in

Brazil reveal evidence of non-natural introduction and cryptic allopatric speciation. **Journal of Crustacean Biology**, vol. 36, p. 373-383. 2016.

VERA-SILVA, A.L.; CARVALHO, F.L.; MANTELATTO, F.L. Redescription of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Caridea, Palaemonidae). **Zootaxa**, vol. 4269, n.1, p. 44-60. 2017.

VERGAMINI, F.G.; PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). **Contributions to Zoology**, vol. 80, p. 67-83. 2011.

WANG, Y. ZIQIANG, X.; WANG, D. A transitional region concept for assessing the effects of reservoirs on river habitats: a case of Yangtze River, China. **Ecohydrology**, vol. 5, p. 28–35. 2012.

WEISS et al. Interpreting genetic distances for species recognition: the case of *Macrobrachium amazonicum* Heller, 1862 and the recently described *M. pantanalense* Dos Santos, Hayd & Anger, 2013 (Decapoda, Palaemonidae) from Brazilian fresh waters. **Crustaceana**, vol. 88, n. 10-11, p. 1111-1126. 2016.

Capítulo 12

Considerações finais

1. Biologia e ecologia de *M. amazonicum* em reservatórios neotropicais

Populações hololimnéticas dos reservatórios analisados apresentaram dois fenótipos, definidos pela proporção corporal e aquisição de armas sexuais: (a) animais de grande e (b) pequeno porte. Animais de grande porte mostraram quatro morfótipos bem definidos para machos: quela translúcida (TC), canela (CC), verde 1 (GC1) e 2 (GC2). Machos deste fenótipo destinam energia para o crescimento somático e desenvolvimento de quelípodos robustos. Enquanto que machos de pequeno porte não investem tanta energia neste processo e não possuem morfótipos. Assim como machos, fêmeas de grande porte investem energia para o desenvolvimento dos quelípodos, enquanto que fêmeas de pequeno porte otimizam energia para a produção de uma câmara incubadora maior. A maturidade sexual mostrou padrões similares entre fêmeas de diferentes fenótipos e foi distinta em machos, seguindo o esquema: ♀: fisiológica → funcional ≅ morfológica, ♂ grande porte: fisiológica → morfológica → funcional e ♂ pequeno porte: fisiológica = funcional → morfológica. Isso reflete o tipo de sistema de acasalamento adotado por cada fenótipo, a dominância de territórios em animais de grande porte e a busca ativa em animais de pequeno porte.

Populações de *M. amazonicum* em reservatórios neotropicais não apresentaram grandes diferenças em sua estrutura durante eventos de estresse hídrico ao longo do tempo. Isso mostra à grande resiliência e a capacidade de adaptação da espécie em novos ambientes. Em todas as populações, as fêmeas foram maiores que machos, sendo mais frequentes na população de CAS. Na população de SJB, os machos predominaram e nas demais populações não houve predominância de um dos sexos. A seca não alterou significativamente a dinâmica populacional e o recrutamento de juvenis em *M. amazonicum* nos reservatórios analisados. Fêmeas apresentaram padrão reprodutivo contínuo, com uma maior proporção de animais com ovários em estágios iniciais de desenvolvimento (I e II) ao longo do tempo. Estas mostraram posturas múltiplas e rápido ciclo de desenvolvimento ovariano. Em populações de pequeno porte, o aumento na proporção destas fêmeas foi correlacionado ao aumento da pluviosidade, enquanto que nas populações de grande porte foi associado ao aumento dos níveis da coluna de água. A presença de morfótipos em machos *M. amazonicum* está mais bem

correlacionada à abundância de fêmeas na população, e não está associada a aspectos ambientais e a predação por peixes.

Fêmeas de diferentes fenótipos de *M. amazonicum* apresentaram grande variabilidade nos quesitos reprodutivos. Fêmeas ovígeras de pequeno porte carregavam poucos ovos com grande volume, enquanto que fêmeas de grande porte tinham muitos ovos com volume menor. Em ambos os fenótipos, o fenômeno “El niño” não afetou de forma significativa os aspectos reprodutivos da espécie. Este atuou como um fator estressante para as populações da UHE’s analisadas, modificando os padrões reprodutivos em uma escala espaço-temporal. A flexibilidade reprodutiva apresentada pela espécie é uma resposta a este evento climático. Fêmeas ovígeras da população de pequeno porte foram mais abundantes em ambientes mais profundos com a presença de macrófitas, os quais são utilizados como refúgios. Por outro lado, as ovígeras das populações de maior porte foram mais encontradas em áreas rasas com sedimento arenoso que são utilizadas como abrigo e berçário.

2. Sistemas reprodutores, intersexualidade e padronização de métodos

Independentemente da história de vida e estratégia sexual adotada, todos os fenótipos de *M. amazonicum* mostraram padrão histoanatômico similar para seus sistemas reprodutores. O desenvolvimento ovariano é marcado por transformações colorimétricas e volumétricas, com cinco estágios definidos para fêmeas. O acúmulo progressivo de grânulos de vitelo promove estas transformações. Nesta espécie, a vitelogênese tem duas fases distintas, a endógena (estágios I e II) e exógena (estágios III a V). Na vitelogênese endógena, o retículo endoplasmático rugoso e o complexo de Golgi são responsáveis pela síntese de vitelo, enquanto que na vitelogênese exógena, as células foliculares passam a nutrir os ovócitos e o material extracelular é absorvido por vesículas endocíticas que serão liberadas no citoplasma. A partir do estágio III, com o começo da vitelogênese exógena, grandes inclusões de vitelo, ricas em lipídeos, polissacarídeos neutros e proteínas são incorporadas no citoplasma dos ovócitos e posteriormente irão preencher totalmente os ovócitos no estágio V (final), até estar prontos para a desova. Fêmeas de pequeno porte deslocam mais energia para formação de ovócitos/ovos maiores e para a produção de reservas lipídicas para larvas, enquanto que fêmeas de grande

porte anfídromas e hololimnéticas possuem um padrão mais próximo, com a produção de ovócitos/ovos menores.

Em machos com a presença de morfótipos, a produção e a concentração espermática foram similares entre estes, com exceção do morfótipo canela (CC). Neste morfótipo, os indivíduos possuem os túbulos seminíferos preenchidos por espermatócitos e mostram baixos valores de contagem espermática. O que indica um estado de diapausa reprodutiva no desenvolvimento sequencial de morfótipos em *M. amazonicum*. Nesta espécie, os vasos deferentes são divididos em três regiões: proximal, média e distal. Estas regiões não apresentam diferenças histológicas e histoquímicas entre si, havendo apenas o aumento da espessura do vaso em sentido distal. O fluido seminal de *M. amazonicum* é composto por três secreções de caráter glicolipoprotéico, com cada uma mostrando função específica na maturação, transporte e proteção dos espermatozoides. Machos de grande porte anfídromos e hololimnéticos investem energia na produção e desenvolvimento de armas sexuais robustas em detrimento de suas gônadas, diferentemente de machos de pequeno porte que adotam um padrão inverso. Em *M. amazonicum* foi possível observar um nítido “trade-off” entre o investimento gonadal e o armamento sexual em machos. Fêmeas e machos das populações de pequeno porte tendem a investir mais energia em quesitos reprodutivos, quando comparados a animais de grande porte anfídromos e hololimnéticos. Isso indica diferentes tipos de estratégia de reprodução, que irão refletir nos padrões populacionais.

A glândula androgênica em *M. amazonicum* mostrou padrão histoanatômico distinto entre morfótipos, sem diferenças entre os fenótipos anfídromos e hololimnéticos. Em morfótipos submissos (TC e CC) estas glândulas estão concentradas na ampola do ducto ejaculatório (ED) na região distal dos vasos deferentes (VD). Enquanto que em morfótipos dominantes (GC1 e GC2), estas são bem distribuídas na porção distal dos VD. As células destas glândulas são responsáveis por secretar um hormônio de origem protéica e apresentam dois estágios, que estão relacionadas ao seu padrão de secreção: (I) inicial e (II) final. Nos morfótipos submissos, as células do tipo I foram mais predominantes nas glândulas, enquanto que nos morfótipos dominantes, as células do tipo II foram mais recorrentes. Células em estágio I mostram o retículo endoplasmático rugoso (RER) com cisternas amplas e paralelas entre si, enquanto que no estágio II a dilatação do RER promove o deslocamento dos componentes celulares. As mesmas não

produzem grânulos de secreção. A secreção do hormônio provavelmente tem origem a partir da degeneração das células, com a emissão do conteúdo celular a hemolinfa. Somente no morfótipo intermediário CC ocorreu o decréscimo das áreas das glândulas androgênicas à medida que o animal crescia. Este padrão foi associado ao maior investimento reprodutivo observado neste morfótipo intermediário. Machos deste morfótipo tendem a acumular energia e espermátocitos para se tornar machos dominantes com uma grande quantidade de espermatozoides, o que justifica o decréscimo das glândulas.

Macrobrachium amazonicum é uma espécie gonocórica, apesar de ser registrada a intersexualidade na população de CAS. Este raro fenômeno foi associado à disrupção hormonal e/ou mutação genética, o que levou a baixa incidência de ocorrência na espécie (0,06%).

A padronização de métodos para a contagem espermática em machos e de avaliação dos índices gonadossomáticos e hepatossomáticos em fêmeas proporcionou melhores resultados ao presente trabalho, uma vez que evitaram vieses amostrais que existiam em outros métodos anteriormente empregados.

3. Microsporidiose em *M. amazonicum*

Alterações no comportamento natatório e na coloração de *M. amazonicum* foram registradas nos camarões da população de pequeno porte de SJB durante as coletas mensais. Posteriormente, foi verificado que essas alterações se deviam a uma infecção com origem nos músculos abdominais destes animais, a qual era promovida por microsporídios e bactérias. Este é o primeiro registro de infecção por microsporídios em palemonídeos na América e foi constatado nesta população selvagem. A “doença do camarão colorido” promoveu alterações nos padrões colorimétricos, na natação e no mecanismo de escape dos animais infectados, e tornaram os camarões mais susceptíveis à predação por predadores visuais. Foi verificado que esporos de microsporídios do gênero *Inodosporus*, se desenvolvem dentro das fibras musculares e induzem a desorganização do sarcoplasma. Em *M. amazonicum*, a transmissão destes esporos é por meio de via horizontal, enquanto que a transmissão vertical é ausente. Esporos de *Inodosporus* apresentaram características divergentes de outras espécies do gênero, o que indica que o microsporídio que infecta *M. amazonicum* é uma nova espécie.