



**JOSÉ EDUARDO
COSTA DE FREITAS**

**EFEITO DE DIFERENTES CENÁRIOS TRÓFICOS E
AMBIENTAIS NO CICLO DE VIDA DE CAMARÕES
PALAEMONÍDEOS (*Macrobrachium* E *Palaemon*)**



Universidade de
Aveiro

Ano 2018

Departamento de Biologia

**JOSÉ EDUARDO
COSTA DE FREITAS**

**EFEITO DE DIFERENTES CENÁRIOS TRÓFICOS E
AMBIENTAIS NO CICLO DE VIDA DE CAMARÕES
PALAEMONÍDEOS (*Macrobrachium E Palaemon*)**

Tese apresentada à Universidade de Aveiro para cumprimento dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutor em Biologia e Ecologia das Alterações Globais, realizada sob a orientação científica do Doutor Ricardo Jorge Guerra Calado, Investigador principal do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro e sob a coorientação da Doutora Liliam de Arruda Hayd, Professora adjunta da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul e do Doutor Fernando António Francisco Ricardo, Investigador Pós – Doc da Universidade de Aveiro.



Apoio financeiro da UEMS e FUNDECT – Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul e da Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul, respectivamente, por meio da atribuição da bolsa de Doutorado e auxílio a pesquisa, com processo: 23/200.755/2014

Dedico este trabalho aos meus pais Ivonete e Políbio e à minha irmã Amanda com afeto vos dedico.

o júri

presidente

Prof. Doutor

Prof^a. Doutora Lúcia Maria das Candeias Guilhermino
Professora Catedrática do Instituto de Ciências Biomédicas de Abel Salazar,
Universidade do Porto

Prof. Doutor Tiago Filipe Baptista da Rosa Repolho
Investigador em Pós-Doutoramento, Faculdade de Ciências, Universidade de
Lisboa

Prof. Doutor Sérgio Miguel Franco Martins Leandro
Professor Adjunto, Escola Superior de Turismo e Tecnologia do Mar, Instituto
Politécnico de Leiria

Prof. Doutor António José Arsénia Nogueira
Professor Catedrático, Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

Prof. Doutor Ricardo Jorge Guerra Calado
Investigador Principal, Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

agradecimentos

Este trabalho só foi possível graças a união de muitas pessoas que estiveram comigo nesta caminhada e sempre se envolveram, cada um à sua maneira, para que eu chegasse a este momento.

Agradeço a Deus, pois a fé foi algo que me manteve forte todo o tempo, sempre iluminando o caminho que eu trilhei.

Agradeço imensamente ao meu orientador, Doutor Ricardo Jorge Guerra Calado, pela oportunidade, pela transmissão de conhecimentos, pela paciência e pelo forte auxílio na formação do profissional que desejo me tornar.

Agradeço imensamente à Doutora Liliam de Arruda Hayd, minha co-orientadora no Brasil, que abriu-me as portas do futuro e deu-me todo o apoio profissional, pessoal e até fraternal, durante esta jornada que iniciou-se em 2013, ainda no mestrado.

Agradeço também o Doutor Fernando Ricardo, meu co-orientador em Portugal, pelo auxílio na pesquisa e companheirismo.

Agradeço à todos os envolvidos no convênio de doutorado bipartido: UEMS (Univesidade Estadual de Mato Grosso do Sul) pela bolsa concedida, estrutura e apoio na realização dos experimentos no Brasil, FUNDECT (Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul) pelo auxílio a pesquisa, UA (Universidade de Aveiro) e ao DBio (Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro), pela oportunidade em realizar o doutoramento em Portugal e também pela estrutura fornecida para realização dos experimentos.

Agradeço aos meus amigos de verdade por estarem comigo nesta caminhada: Thalles Carvalho, Karla Vercesi, Itala Souza, Éverton Constantino e Luis Sancho em especial.

Agradeço aos amigos do laboratório CARCIPANTA, Mayara Soares, Thainara Batista e Jeferson Mussato pelos bons momentos e parcerias de trabalho, aos colegas de laboratório no DBio: Violeta Ferreira, Thiago Piassa, Marcela Vaz, Bruna Marques, Maria Pavlaki, Ana Costa, Fernando Cozinheiro e Rui Rocha, foi um grande prazer trabalhar com vocês.

Agradeço a uma lista infindável de amigos que foram fundamentais nesta caminhada, em especial: Diego Galego, George Vitalino, Bruno Costa, Carolina Caretti, Dona Milu e seu esposo Jorge, Felipe Neves, Hevelise Dias e outros, vocês são especiais à sua maneira.

Agradeço ao Professor Dr. Thiago Pasqueti (UEMS), pelo auxílio na formulação das dietas experimentais. Aos colaboradores do CARCIPANTA e aos alunos da vivência. Agradeço em especial a minha tia Fatima Luceny e seu esposo Tony, pelo acolhimento familiar e amigável todas as vezes que estive com eles no Porto.

E finalmente, gostaria de agradecer minha família em especial minha Mãe Ivonete Cutrim, meu pai Polibio Freitas, meu padastro, Isidório Batista e minha irmã Amanda Ferreira. Vocês foram a luz que eu segui quando tudo escurecia, e graças ao apoio de vocês este sonho começa a se realizar, um sonho que não é só meu, mas de todos nós.

Meu eterno agradecimento.

Palavras-chave bioensaios, efeitos tróficos, *Macrobrachium pantanalense*, *Macrobrachium amazonicum*, organismos modelo, *Palaemon varians*

resumo

Os impactos causados pelas alterações globais promovidas por ação antrópica são cada vez mais notórios e intensos. Uma forma de investigar as consequências deste impacto na natureza é por meio de testes experimentais utilizando animais como organismos modelo de estudo, avaliando a sua tolerância a condições menos favoráveis ao seu desenvolvimento nos ecossistemas que ocupam. Os camarões carídeos são um ótimo exemplo de organismos que podem ser utilizados no estudo destes impactos, pois algumas espécies possuem características particularmente interessantes do ponto de vista experimental, tais como um curto ciclo de vida, uma elevada plasticidade fenotípica e os seus protocolos de cultivo *ex situ* estarem já estabelecidos. Contudo, o grau de domínio das técnicas de cultivo *ex situ* não é homogêneo interespecificamente, sendo necessário uma maior contribuição científica para avançar o estado da arte nesta temática. A presente tese teve por objetivo avaliar a influência dos efeitos tróficos e ambientais no desenvolvimento de três espécies de camarões palaemonídeos: *Macrobrachium pantanalense*, *M. amazonicum* e *Palaemon varians*. Para *M. pantanalense* foi avaliado o efeito de níveis variáveis de proteína e energia bruta na dieta de reprodutores, tendo-se observado que um nível de 30% de proteína e 4200 Kcal/Kg de energia promoviam uma fertilidade e produção larval mais elevada. Adicionalmente, as larvas oriundas de reprodutores alimentados com esta dieta apresentaram uma sobrevivência média de 8 dias, alcançando o estágio larval de zoea 3, quando submetidas a inanição. Quando cultivadas até a metamorfose, as larvas que apresentaram uma maior sobrevivência e um mais elevado sincronismo de metamorfose foram aquelas obtidas a partir de reprodutores alimentados com uma dieta com 40% de proteína e 3600 Kcal/Kg de energia bruta (PB:EB), os maiores valores de crescimento foram registrados no grupo de larvas obtidas de reprodutores alimentados com uma dieta apresentando um valor de 30% de proteína e 4200 Kcal/Kg. Avaliou-se também o desenvolvimento larval de *M. amazonicum* submetidos a reduções graduais de salinidade até a metamorfose, tendo sido possível observar que uma redução gradual de salinidade 10 para 8, no 10º dia, e posteriormente para salinidade 5 no 15º dia de de cultivo promoveram uma maior sobrevivência, maior percentual e precocidade de metamorfose, e um crescimento médio semelhante ao obtido a uma salinidade de 10, comumente utilizada no cultivo comercial desta espécie. Relativamente a *Palaemon varians*, foi avaliado o efeito de variações tróficas qualitativas e quantitativas no regime alimentar de reprodutores através do acompanhamento do desempenho larvar e pós larvar de organismos expostos ao mesmo cenário trófico dos seus reprodutores e a um cenário trófico alternativo excelente do ponto de vista qualitativo e quantitativo. Do ponto de vista do desempenho dos reprodutores, observou-se que embora a qualidade alimentar não tenha sido determinante, a variação quantitativa (privação alimentar em dias alternados) promoveu uma produção de larvas com menor peso, metamorfose retardada e menor percentual de metamorfose no fim do cultivo. No caso dos organismos juvenis, os resultados foram similares, não tendo havido uma recuperação evidente nos grupos expostos a cenários tróficos caracterizados por uma escassez alimentar. Importa salientar que mesmo quando submetidos a cenários tróficos ótimos, os juvenis obtidos a partir de larvas que experienciaram cenários tróficos quantitativamente sub-ótimos não foram capazes de superar este déficit na fase seguinte do seu ciclo de vida (pós-metamorfose). Em síntese, a presente tese contribui para a otimização dos protocolos de cultivo de camarões carídeos como organismos modelo, em especial os palaemonídeos, permitindo que estes possam vir a ser utilizados de forma crescente em estudos científicos que visem uma melhor compreensão dos efeitos das alterações globais nos ecossistemas aquáticos.

keywords

Bioassays, trophic effects, *Macrobrachium pantanalense*, *Macrobrachium amazonicum*, model organisms, *Palaemon varians*.

abstract

The impacts of global changes caused by anthropic action are increasingly noticeable and more intense. A way to investigate these impacts is by using controlled experiments where target animals act as study models to evaluate their tolerance to less favourable conditions to their overall development in their home ecosystems. Carideans shrimp are a good example of such model organisms, as some species have peculiarly interesting features, from an experimental point of view, such as a short life-cycles, high phenotypical plasticity and the fact of their breeding protocols *ex situ* being well-established. However, *ex situ* breeding protocols are not homogenous inter-species and a greater scientific contribution is needed to advance the state of the art. The present thesis aimed to evaluate the influence of trophic and environmental effects on the development of three palaemonid shrimp species: *Macrobrachium pantanalense*, *M. amazonicum* and *Palaemon varians*. For *M. pantanalense*, variable protein and energy crude levels were evaluated in breeders' diet, being found that 30% protein level and 4200 Kcal/Kg of energy promoted a higher fertility and larval production. Moreover, larvae resulting from breeders fed on this diet exhibited a mean survival of 8 days when starved, even being able to reach the third zoeal stage under this condition. When cultured to metamorphosis, larvae that exhibited higher survival and a higher metamorphosis synchronism were the ones obtained from breeders fed with a 40% protein level and 3600 Kcal/Kg energy crude level (PB:EB); the highest growth values were obtained from whose parental broodstock was fed with a 30% protein level and 4200 Kcal/Kg diet. The larval development of *M. amazonicum* submitted to progressively lower salinity levels, up to metamorphosis was evaluated, with a higher survival being obtained through a gradual reduction of salinity from 10 to 8 on the 10th day of larviculture and, afterwards, to a salinity of 5 by the 15th day of larviculture; similar growth performances and a higher percentage of precocious metamorphosis was recorded for this larviculture approach, when compared to that commonly employed cultured in commercial hatcheries (the use of a salinity of 10 throughout larviculture. The effect of trophic qualitative and quantitative shifts in the dietary regime of *P. varians* broodstock was also evaluated in the present thesis, with the larval and post-larval performance of these species being investigated when these life stages were exposed to the same trophic scenario of their breeders and to an alternative optimal trophic scenario (both qualitatively and quantitatively). The quantitative variation in the trophic regime of breeders (food deprivation on alternate days) resulted in the production of larvae with a lower weight, a delayed metamorphosis and a smaller percentage of metamorphosed decapodites by the end of larviculture. The most significant finding recorded was that even when exposed to optimal trophic scenarios, juveniles obtained from larvae that experienced quantitative sub-optimal trophic scenarios were unable to overcome that previous trophic deficit in the next phase of their lifecycle (post-metamorphosis). In summary, the present thesis contributes to the optimization of breeding protocols of palaemonid shrimp that can be successfully employed as model organisms, allowing for their increased use in scientific studies to better understand the effects of global climate changes on aquatic ecosystems.

Índice

Lista de Figuras	iii
Lista de Tabelas	vi
Lista de Abreviaturas	vii
CAPÍTULO 1 – Introdução.....	1
1.1 Ecosistemas aquáticos.....	2
1.1.1. Ecosistemas marinhos e estuarinos	3
1.1.2. Ecosistemas dulcícolas e Pantanal.....	5
1.2. Ciclo de vida de crustáceos decápodas e suas interações tróficas.....	8
1.3. Aquicultura de organismos aquáticos não alimentares	11
1.4. Camaões Palaemonídeos	15
1.4.1. Gênero <i>Macrobrachium</i>	16
1.4.1.1. <i>Macrobrachium amazonicum</i>	19
1.4.1.2. <i>Macrobrachium pantanalense</i>	22
1.4.2 Gênero <i>Palaemon</i>	26
1.4.2. <i>Palaemon varians</i>	27
1.5. Aspectos nutricionais	29
1.5.1. Proteína	31
1.5.2. Energia	32
1.6. Otimização de protocolos de cultivo	33
1.7. Objetivos	34
CAPÍTULO 2 – Efeito de diferentes cenários tróficos e ambientais em <i>Macrobrachium spp.</i> ...	35
2.1 – Efeito de diferentes níveis de proteína e energia bruta no sucesso reprodutor de <i>Macrobrachium pantanalense</i>	36
2.1.1 Introdução	36
2.1.2 Material e métodos	37
2.1.3 Resultados.....	42
2.1.4 Discussão	46
2.2 – Efeito de dietas parentais com diferentes níveis de proteína e energia bruta no desenvolvimento larval de <i>Macrobrachium pantanalense</i>	49
2.2.1 Introdução	49
2.2.2 Material e Métodos	51
2.2.3 Resultados.....	53
2.2.4 Discussão	57

2.3 – Efeito da redução gradual de salinidade no desenvolvimento larval de <i>Macrobrachium amazonicum</i>	61
2.3.1 Introdução	61
2.3.2 Material e métodos	62
2.3.3 Resultados.....	64
2.3.4 Discussão	67
CAPÍTULO 3 – Efeito de diferentes cenários tróficos em <i>Palaemon varians</i>	71
3.1 – Crescimento compensatório de larvas de <i>Palaemon varians</i> produzidos a partir de reprodutores expostos a diferentes cenários tróficos.....	72
3.1.1 Introdução	72
3.1.2 Material e métodos	74
3.1.3 Resultados.....	78
3.1.4 Discussão	82
3.2 - Crescimento compensatório de juvenis de <i>Palaemon varians</i> produzidos a partir de reprodutores expostos a diferentes cenários tróficos.....	85
3.2.1 Introdução	85
3.2.2 Material e métodos	87
3.2.3 Resultados.....	91
3.2.4 Discussão	95
CAPÍTULO 4 – Considerações Finais e Perspectivas Futuras	99
CAPÍTULO 5 - Referências Bibliográficas	104

Lista de Figuras

Figura 1 - Distribuição da água no planeta Terra.....	2
Figura 2- Distribuição do Pantanal no território Brasileiro	7
Figura 3 - Esquemática do ciclo de vida do caranguejo <i>Carcinus maenas</i>	8
Figura 4 - Representação esquemática do ciclo de vida bifásico de invertebrados marinhos ou dulcícolas bentônicos com suas principais formas de vida.....	10
Figura 5 - Relação entre peixes pescados e produção da aquicultura a nível mundial.	12
Figura 6 - Reprodutor de <i>Macrobrachium rosenbergii</i>	18
Figura 7 – Fêmea ovígera (A) e macho (B) de <i>Macrobrachium amazonicum</i>	20
Figura 8 - Decapodito recém metamorfoseado de <i>Macrobrachium amazonicum</i>	22
Figura 9 - Fêmea ovígera (A) e fêmea em maturação (B) de <i>Macrobrachium pantanalense</i>	23
Figura 10 - Fêmea ovígera de <i>Palaemon varians</i>	27
Figura 11 - Processo de homogeneização e confecção de dieta prática com diferentes níveis de proteína e energia bruta para uso na dieta de reprodutores de <i>Macrobrachium pantanalense</i> ...	38
Figura 12 - Lagoa Baiazinha, Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil (A); coleta de reprodutores selvagens de <i>Macrobrachium pantanalense</i> (B).....	39
Figura 13 - Sistema de recirculação de água fechado dinâmico experimental para reprodutores de <i>Macrobrachium pantanalense</i> . Visão geral do sistema (A); Vista de aquários individuais (B); Nível experimental de aquários (vista esquerda e direita) (C, D).	39
Figura 14 - Cultivo individual em placas de larvas submetidas à inanição oriundas de reprodutores de <i>Macrobrachium pantanalense</i> alimentados com dietas contendo diferentes níveis proteicos e energéticos.	41
Figura 15 - Sobrevivência em dias de larvas de <i>Macrobrachium pantanalense</i> submetidas a inanição oriundas de reprodutores alimentados com diferentes dietas proteico (30 e 40 %) / energéticas (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg). Siglas: Z – Zoea; PB – Proteína Bruta; EB – Energia Bruta.....	44
Figura 16 - Cultivo individual de larvas de <i>Macrobrachium pantanalense</i> em recipientes de 100 mL (A); Náuplios de <i>Artemia</i> sp. recém eclodidos (B).	51
Figura 17 - Mensurações de comprimento total e de cefalotórax (mm) (A) e peso (g) (B) de decapodito recém metamorfoseado de <i>Macrobrachium pantanalense</i>	52
Figura 18 - Sincronismo de metamorfose de larvas para de <i>Macrobrachium pantanalense</i> decapoditos em dias após a eclosão a partir da primeira metamorfose. Larvas oriundas de reprodutores alimentados com diferentes níveis proteicos (30 e 40 %) e energéticos (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg) na dieta. Siglas: PB – Proteína Bruta (%); EB – Energia Bruta (Kcal/Kg).....	54
Figura 19 -Sobrevivência e desenvolvimento larval de <i>Macrobrachium pantanalense</i> em dias, oriundos de reprodutores alimentados com dieta contendo diferentes níveis proteicos (30 e 40%) e energéticos (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg). Siglas: I a IX – estágios de desenvolvimento larval; PL – decapoditos recém metamorfoseados.; PB – Proteína Bruta; EB – Energia Bruta.	56

- Figura 20– Sincronismo de metamorfose de larvas de *Macrobrachium amazonicum* para decapoditos a partir da primeira metamorfose. Cultivo em diferentes gradientes de salinidade. T1 (10) - cultivados em salinidade 10 (ciclo completo); T2 (10-5) - cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 5 no 10º dia de cultivo; T3 (10-8-5) - cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia e redução para salinidade 5 no 15º dia de cultivo e; T4 (10-8-5-3) - cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia, redução para salinidade 5 no 15º dia e redução para salinidade 3 no 17º dia de cultivo.....66
- Figura 21 - Sobrevivência e desenvolvimento larval em dias de *Macrobrachium amazonicum* cultivados em: A - salinidade 10 (ciclo completo); B - salinidade 10 com redução para salinidade 5 no 10º dia de cultivo; C - salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia e redução para salinidade 5 no 15º dia de cultivo; D - salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia, redução para salinidade 5 no 15º dia e redução para salinidade 3 no 17º dia de cultivo; I a IX – estágios de desenvolvimento larval; PL – decapoditos recém metamorfoseados.....67
- Figura 22 - Salinas da Troncalhada (Aveiro, Portugal) onde foram coletados os reprodutores de *Palaemon varians*.74
- Figura 23 - Sistema de recirculação de água fechado dinâmico utilizando na reprodução de *Palaemon varians*. Visão geral do sistema (A), vista dos tanques de cultivo individuais (B). ..75
- Figura 24 - Desenho experimental de diferentes cenários tróficos alimentares aplicados na larvicultura de *Palaemon varians* em função da dieta inicial dada aos reprodutores. ME – metanúplios de *Artemia* sp. enriquecidos com HUFA; M – metanúplios de *Artemia* sp; D - alimentação oferecida diariamente e; ND – alimentação oferecida em dias alternados.76
- Figura 25 - Cultivo individual em placas de *Palaemon varians*.....77
- Figura 26 - Sobrevivência e desenvolvimento de juvenis de *Palaemon varians* em dias após a metamorfose com diferentes regimes tróficos. Cada regime trófico é composto de por (*.**), onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e Dietas: 1 – Metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e 4 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados. Siglas: Siglas: I a V – estágios de desenvolvimento larval; PL – decapoditos recém metamorfoseados.....79
- Figura 27 - Valores médios, máximos e mínimos extremos e desvio-padrão de comprimento total e peso em decapoditos recém metamorfoseado de *Palaemon varians* mantidos em diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto (*.***) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval. Dietas: 1 – Metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e; 4 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados. Letras diferentes assinalam a existência de diferenças estatísticas ($P < 0,05$).....80
- Figura 28 - Sincronismo de metamorfose de larvas de *Palaemon varians* até decapodito em dias após a eclosão com diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto por: (*.***) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores e (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval. Dietas: 1 – Metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados;

3 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos diariamente e 4 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos em dias alternados.	81
Figura 29 - Desenho experimental de diferentes regimes tróficos alimentares aplicados na em juvenis de <i>Palaemon varians</i> em função da dieta inicial dada aos reprodutores e na larvicultura. ME – metanúplios de <i>Artemia</i> sp. enriquecidos com HUFA; M – metanúplios de <i>Artemia</i> sp. simples; D - alimentação oferecida diariamente e; ND – alimentação oferecida em dias alternados.	88
Figura 30 - Cultivo individual de juvenis de <i>Palaemon varians</i>	90
Figura 31 - Sobrevivência e desenvolvimento de juvenis de <i>Palaemon varians</i> em dias após a metamorfose com diferentes regimes tróficos. Cada regime trófico é composto por (*.**.**) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e (***) representa a dieta oferecida aos juvenis. Dietas: 1 – Metanúplio de <i>Artemia</i> sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de <i>Artemia</i> sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos diariamente e 4 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos em dias alternados. Siglas: J1 – decapodito recém metamorfoseado; J2 – Juvenil após uma ecdise; J3 – Juvenil após duas ecdises; J4 – Juvenil após três ecdises; J5 – Juvenil após quatro ecdises e. J6 – Juvenil após cinco ecdises.	92
Figura 32 - Valores médios, máximos e mínimos extremos e desvio-padrão de comprimento total e peso em juvenis de <i>Palaemon varians</i> mantidos em diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto por (*.**.**) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e (***) representa a dieta oferecida aos juvenis. Dietas: 1 – Metanúplio de <i>Artemia</i> sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de <i>Artemia</i> sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos diariamente e; 4 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos em dias alternados. Letras acentuam diferenças estatísticas ($P < 0,05$)	93
Figura 33 - Sincronismo de ecdises de decapoditos de <i>Palaemon varians</i> até a 5º ecdise (juvenil 6) em dias após a metamorfose com diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto de 3 números (*.**.**) no qual (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e (***) representa a dieta oferecida aos juvenis. Dietas: 1 – Metanúplio de <i>Artemia</i> sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de <i>Artemia</i> sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos diariamente e; 4 – Metanúplios de <i>Artemia</i> sp. oferecidos em dias alternados.	94

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Composição percentual e química das dietas experimentais, contendo diferentes níveis de proteína bruta (PB) e energia bruta (EB), utilizadas na alimentação de reprodutores do camarão-do-Pantanal (<i>Macrobrachium pantanalense</i>).....	40
Tabela 2 - Valores médios e desvio padrão dos parâmetros de qualidade de água obtidos no cultivo de reprodutores de <i>Macrobrachium pantanalense</i> alimentados com dietas contendo diferentes níveis proteicos e energéticos.....	42
Tabela 3 -Valores médios e desvio padrão de Produção larval, Fertilidade, Esforço dedicado à reprodução – EDR (%) e Peso da Zoea I na reprodução de <i>Macrobrachium pantanalense</i> arraçoados com dietas contendo diferentes níveis de Proteína Bruta (30 e 40 %) e Energia Bruta (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg).....	45
Tabela 4 - Valores médios com desvio-padrão e valores máximo e mínimo de comprimento total (CT) e peso de larvas de <i>Macrobrachium pantanalense</i> arraçadas com dietas contendo diferentes níveis de Proteína Bruta (30 e 40 %) e Energia Bruta (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg).....	55
Tabela 5 - Caracterização dos gradientes de redução de salinidades em dias no cultivo de larvas de <i>Macrobrachium amazonicum</i>	63
Tabela 6 -Valores médios com desvio-padrão, valores máximos e mínimos de comprimento total (CT), peso úmido (mg) e peso seco (μg) de pós-larvas de <i>Macrobrachium amazonicum</i> submetidas a diferentes graduações de salinidade durante o período de cultivo.....	65

Lista de Abreviaturas

AA	Aminoácido
AG	Ácido graxo
CC	Comprimento de Cefalotórax
CO ₂	Gás Carbônico
COOH	Ácido carboxílico
CT	Comprimento Total
D	Alimentação diária
DP	Desvio-padrão
EB	Energia Bruta
HUFA	Highly unsaturated fatty acid - Ácidos graxos altamente insaturados
M	Metanúplio de <i>Artemia</i> sp.
ME	Metanúplio de <i>Artemia</i> sp. enriquecido com HUFA
ms/cm	Micro Siemens por centímetro
<i>n</i> -3	Ácido linolênico
<i>n</i> -6	Ácido linoleico
ND	Alimentação em dias alternados
NH ₄	Grupo Amino
NH ₄ ⁺	Amônia tóxica
NO ₂ ⁻	Nitrito tóxico
OAO	Organismo Aquático Ornamental
P	Valor de <i>p</i>
PB	Proteína Bruta
X	Média
Z	Zoea

CAPÍTULO 1 – Introdução

1.1 Ecossistemas aquáticos

A água no planeta terra é essencial. Um recurso de grande preciosidade, responsável pelo transporte dos sistemas biológicos, gases, minerais e compostos orgânicos dissolvidos que movimentam a vida. Presente em diversos processos, tanto naturais quando antrópicos, pode ser encontrada nos mais diversos ecossistemas naturais. Cerca de 97% da água encontra-se nos oceanos e mares e apenas 3% está disponível como água doce. Deste total, 68,7% está retida nas calotas polares e geleiras, 30,1% compõem os lençóis freáticos subterrâneos e apenas 0,3% encontra-se disponível na superfície continental (Gleick 1996).

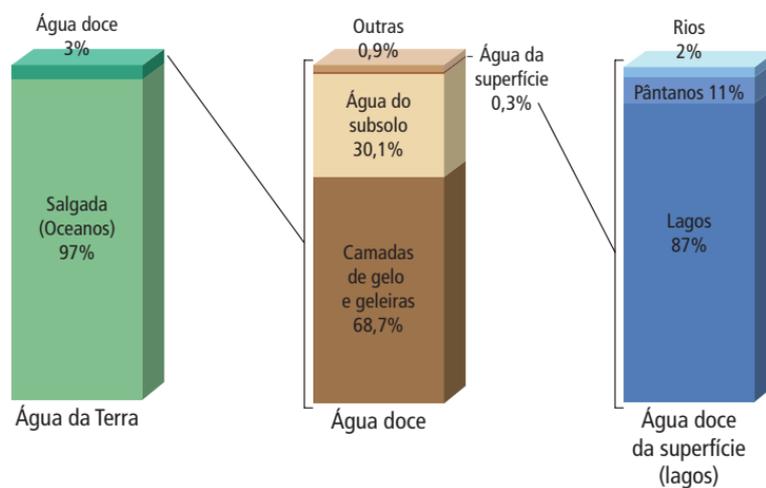


Figura 1 - Distribuição da água no planeta Terra

Fonte: Gleick (1996)

O uso dos ambientes aquáticos no mundo possui uma grande variedade de finalidades, entre elas destaca-se o abastecimento de água para consumo humano, geração de energia (em especial hidroelétricas), irrigação, navegação, aquicultura e paisagismo; contudo, este recurso vem sendo fortemente afetado pela ação antrópica, resultando em prejuízo direto para a humanidade (Sperling 1993; Moraes e Jordão 2001). O meio aquático possui uma grande riqueza de organismos que estruturam uma diversificada comunidade biológica, nos mais diversos ecossistemas. Estes ecossistemas podem apresentar diferentes composições químicas, físicas e biológicas em suas estruturas. Existe um amplo conhecimento sobre a estrutura e funcionalidade das comunidades biológicas nos diversos ambientes aquáticos (rios, estuários, lagos, mares e oceanos) que são intensamente controlados por meio das interações entre os mecanismos biológicos e os parâmetros físico-químicos ambientais que moldam estes ecossistemas em

diversas escalas (Nikora 2010). Entre os ambientes aquáticos destacados nesta tese, daremos ênfase aos ecossistemas marinhos, estuarinos e dulcícolas de planícies alagadas (pântanos).

1.1.1. Ecossistemas marinhos e estuarinos

Durante muitos anos, o homem vem se beneficiando dos mares, desde a exploração e descobrimento de novas terras, até a utilização de seus recursos para usufruto, principalmente, como complementação de sua alimentação por meio da pesca. O oceano, enquanto sistema físico e químico, vem sendo melhor compreendido com o passar do tempo e com o avanço das pesquisas verificou-se que a maior concentração de nutrientes e biodiversidade encontra-se em suas margens em função da deposição de minerais nas regiões costeiras (rochas, manguezais e outros) (Odum 2004). A crescente evidência ecológica adverte o ser humano para a importância de considerar os oceanos como uma parte essencial do seu suporte de vida e não apenas como uma fonte de extração de recursos.

A água do mar apresenta uma elevada concentração de sais dissolvidos. A sua composição química é complexa, sendo rica em sódio, magnésio, cálcio, potássio e outros minerais que formam uma composição iônica abstrusa. Esta composição possui propriedades físico-químicas como clorinidade (quantidade de cloro) condutividade elétrica (capacidade de troca elétrica por meio de íons), densidade (um representante para todas as propriedades termodinâmicas, como capacidade de calor, velocidade do som, etc.) e a composição de minerais que agem de forma conjunta. Este conjunto de fatores atuam de forma conjunta e podem variar em diversas regiões do planeta, todavia, o teor de salinidade costuma ser frequente, aproximando-se de 35, baseado em estatísticas obtidas de diversas regiões (Millero et al. 2008).

Além da salinidade, outra característica físico-química de grande importância é a temperatura. Esta pode variar por meio da localidade, sendo inferior em ambientes de clima temperado e polares e superior na região intertropical. Organismos marinhos possuem menor tolerância a variação bruscas de temperatura e salinidade do que organismos que se encontram em regiões de estuário, uma vez que as oscilações destes fatores ocorrem com menor frequência e em menor intensidade. Estes organismos costumam ser estenoalinos, apresentam assim pequenas margens de tolerância a variações de salinidade. Adicionalmente, a maioria destes organismos possui nos seus fluidos corporais um teor de salinidade similar ao do ambiente que habitam, logo, não apresentam demasiados problemas de regulação osmótica, exceto em condições anormais (Odum 2004).

As regiões marinhas, geralmente, apresentam uma comunidade composta por organismos com ciclo de vida pelágica e/ou bentônica. Entre elas pode-se observar fito e zooplâncton, crustáceos, peixes e mamíferos marinhos. A concentração de animais varia em função da profundidade e outras condições ambientais envolventes. O ambiente planctônico caracteriza-se por apresentar mais fontes de alimento e onde pode ser encontrada uma maior diversidade de espécies. Já em ambientes bentônicos e profundos, há uma redução na quantidade de espécies e na disponibilidade alimentar, sendo que, os animais precisam adequar-se as condições, muitas das vezes, por meio de adaptações morfofisiológicas que os favorece ao viver em tais habitats (Okuda et al. 2014).

Não obstante as características do ambiente marinho, temos também o ecossistema de estuário. Este caracteriza-se por uma massa de água costeira que apresenta uma ligação livre com o mar, semi costeira, fortemente influenciada pela ação das marés com a principal característica da mescla entre a água doce dos rios com a água salgada do mar. Como exemplo, temos a foz dos rios, as lagunas costeiras e outros. São consideradas zonas de transição ou ecótonos entre o mar e a água doce, embora suas características físico-químicas e biológicas sejam mais específicas do que transicionais. A água do estuário pode ser considerada salobra e este ecossistema pode ser classificada como oligo, meso ou polialino, pois a salinidade pode variar num determinado local durante o dia, mês e ano, com exceção de alguns estuários, geralmente, situados em regiões tropicais onde as variações de salinidade e temperatura são constantes e os organismos ali presentes necessitam adequar sua fisiologia as flutuações ambientais. Embora as condições físicas nos estuários sejam extremas, as condições alimentares são tão favoráveis que caracterizam este ecossistema como um ambiente cheio de vida (Odum 2004).

Os estuários são regiões de produtividade e biodiversidade elevadas, sendo reconhecidos como áreas de proteção, reprodução e alimentação para diversas espécies de organismos aquáticos, entre eles, peixes e invertebrados (Barletta et al. 2005). Apresentam uma alta concentração de nutrientes, sendo estes responsáveis pelo estímulo à produção primária, fatores estes que influenciam diretamente no desenvolvimento de organismos planctônicos (Mangas et al. 2013) como larvas de peixes e crustáceos decápodos. Apesar de sua grande riqueza e importância biológica, os estuários são um dos ecossistemas mais ameaçados em todo o mundo (Halpern et al. 2008; Barbier et al. 2011). Sua degradação em função das atividades antrópicas é intensa e crescente; 50% das marismas, 35% dos mangues e 39% das pradarias de ervas do mar estão deteriorados ou perdidos (Spalding et al. 2010)

As regiões de estuários, por serem consideradas áreas de abrigo, são zonas estratégicas para o desenvolvimento da economia e, por este motivo, têm suportado grande impacto do homem. Estes conflitos decorrem da atuação de diversos fatores, implicações de um sistema econômico não convencional de ocupação da área litorânea, no qual a urbanização, aterros, implantação de indústrias, construção e manutenção de portos e suas vias de acesso por meio de aterros de aluvião e dragagem dos canais estuarinos tem deteriorado a qualidade deste ecossistema, nos mais diversos territórios geográficos (Couto 2006).

As comunidades que vivem nestes dois ecossistemas são fortemente influenciadas por espécies exóticas invasoras. Contudo, as mudanças de temperatura e salinidade podem alterar de forma drástica a dinâmica entre as espécies nativas e exóticas por meio das interações dos organismos no ambiente (Lord 2017). A temperatura é o fator crucial das alterações na composição da comunidade que compõe o ecossistema em escalas abismais, sendo que a elevação da temperatura na superfície do mar pode subir até 4.8 °C até 2100 em todos os oceanos (Riedel et al. 2014). Este fator também pode ser afetado por meio da alteração do ciclo das águas, uma vez que a maior precipitação de chuva ocorre nas regiões marinhas, o que pode ser acrescentado como agravante da elevação do nível do mar e diminuição dos estoques de água doce das regiões continentais (Liu et al. 2017). Assim como o mar, o estuário apresenta características atrativas para intensificação de pesquisas. O fluxo dinâmico de nutrientes, poderão mudar de formas desconhecidas sobre a influência da elevação do nível do mar. As previsões gerais desta elevação variam em torno de 4 mm/ano com agravante de um possível aumento 5 vezes maior em regiões consideradas “pontos quentes” como por exemplo a costa Atlântica do Norte (IPCC 2014). Expandir as pesquisas para estas regiões é fundamental, uma vez que, este ecossistema (assim como outros de regiões úmidas em todo o mundo) são menos estudados e existem diversas questões não respondidas sobre a ação do CO₂ e sua contra resposta, o enriquecimento de nutrientes e as mudanças na temperatura nestas zonas (Testa et al. 2017).

1.1.2. Ecossistemas dulcícolas e Pantanal

Os habitats de água doce ocupam uma pequena porção da superfície de terra, quando comparados aos marinhos, porém, possuem maior importância para o ser humano que os demais meios aquáticos por diversos fatores, nomeadamente como fonte de água para consumo doméstico, industrial, agrícola e outros, além de ser um dos sistemas de tratamento de resíduos mais baratos e eficientes. Ambientes de água doce possuem propriedades únicas como

temperatura, transparência, curso e concentração de gases respiratórios que possibilitam a existência de uma biodiversidade elevada adaptada àquele habitat. A maioria das águas continentais surgem de mananciais que brotam de lençóis freáticos e estes formam corpos de água lânticos (lago, lagoa, pântano) ou lóticos (nascente, ribeira, rio) (Odum 2004).

Um dos ecossistemas de água doce que merece especial atenção no contexto do presente trabalho é o de pântano, em particular o Pantanal Sul Matogrossense. O Pantanal de Mato Grosso do Sul está localizado no centro da América do Sul, situado na bacia hidrográfica do rio Paraguai e possui uma extensão de 361.666 Km² com 64,64% deste total pertencente ao estado de Mato Grosso do Sul e os demais distribuídos entre a Bolívia, Paraguai e o estado de Mato Grosso, Brasil (Figura 2). O Pantanal é subdividido em 11 macro regiões de acordo com a drenagem dos grandes rios que o formam, principalmente por tratar-se de uma imensa área de planície deprimida que drena os planaltos vizinhos (Da Silva e Abdon 1998).

No Pantanal ocorre um fenômeno natural anualmente conhecido como “pulso de inundação”. Este é responsável por inundações frequentes entre os meses de novembro a março nas planícies do pantanal e entre os meses de maio a outubro um grande período de estiagem. Este ciclo pode variar em função da região do Pantanal e com as alterações ambientais de cada ano. As inundações são responsáveis pela decomposição de matéria orgânica, sendo que posteriormente todo esse volume de água é translocado para o leito dos rios e lagoas marginais (Resende 2008; Bergier et al. 2010). Este tipo de fenômeno proporciona numerosos benefícios, tais como a retenção de água e sedimentos, purificação, estabilização do clima na região, manutenção e conservação da biodiversidade e qualidade de vida para as populações locais (Junk et al. 2006, 2013).

O fenômeno acima descrito é de imensa importância pois a sua perda pode ocasionar um decréscimo da biodiversidade nos ecossistemas aquáticos por indisponibilidade nutricional (Galdino e Vieira 2006). Este processo ecológico é assim essencial e contribui para a formação de uma vasta vegetação de alta produtividade que, por sua vez, suporta uma rica e exuberante fauna silvestre composta por 263 espécies de peixes, 41 de anfíbios, 113 de répteis, 463 de aves e 132 de mamíferos, além de uma diversidade representativa de crustáceos decápodos (Alho 2008; Bergier et al. 2008).

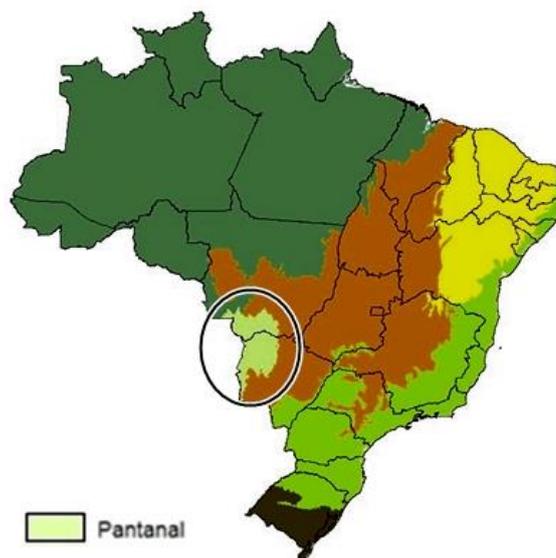


Figura 2- Distribuição do Pantanal no território Brasileiro

Fonte: Adaptado de Serviço Florestal Brasileiro

Existe também uma preocupação crescente com relação aos efeitos das atividades antrópicas sobre o funcionamento e manutenção deste ecossistema (Gomes 2014). O Pantanal vem sofrendo fortemente com a ação do homem que utiliza de seus recursos para atender à crescente demanda por produção alimentar mundial (Verhoeven e Tim 2009). Muitas destas influências no uso da terra acarretam em um grande impacto sobre os processos hidrológicos, agindo diretamente no equilíbrio de energia e água do pulso de inundação do Pantanal (Harris et al. 2006; Silva et al. 2011), sendo que parte desta alteração pode ser consequência da pecuária não conservadora realizada na região que vem sendo promovida em sistema intensivo com desmatamento e alteração de áreas naturais (Verhoeven e Tim 2009).

O avanço dos agrossistemas, cada vez mais exploratórios, nos mananciais de rios nas terras mais elevadas tem resultado em maiores lixiviações de sedimentos e nutrientes para as terras baixas do Pantanal, reduzindo assim a sua capacidade de resiliência e provisão dos ecossistemas. Alterações climáticas e a crescente tendência de ocupação dos ecossistemas por investimentos agrícolas nas terras mais elevadas devem ser interpretados como uma ameaça eminente ao Pantanal (Bergier 2013). Os atuais modelos preditivos de clima vêm apresentando um aumento progressivo na frequência de eventos ambientais irregulares (chuvas em excesso, seca prolongada, etc) (Marengo et al. 2016). Esse cenário, associado a regulação dos rios e as alterações no uso e ocupação da terra, poderia ter desencadeado consequências para os ecossistemas fluviais e também aos serviços associados a estes (Bergier 2013). Há uma urgência

eminente em compreender como o ecossistema do Pantanal funciona, interage e responde as mudanças para garantir a conservação de sua biodiversidade, funcionamento e manutenção (Junk et al. 2014, 2016). Nesse ínterim, dados de longo prazo sobre a variação estacional ou sazonal e até entre anos dos padrões de inundação servem para entender um pouco da variabilidade hidrológica deste ecossistema (Marengo et al. 2016).

1.2.Ciclo de vida de crustáceos decápodos e suas interações tróficas

Todos os ecossistemas descritos anteriormente aparentam exibir grandes distinções entre si; contudo, os mesmos possuem mais conexões do que se pode inicialmente imaginar. A grande maioria dos organismos aquáticos presentes nestes ecossistemas apresentam ciclos de vida complexos que, muitas das vezes, necessitam ir além de uma condição físico-química ambiental para realizar seu ciclo de desenvolvimento completo. Um exemplo desta situação são algumas espécies de crustáceos decápodos, tais como caranguejos, camarões e outros, que apresentam um ciclo de vida bifásico (Figura 3) (Rey e Calado 2016).

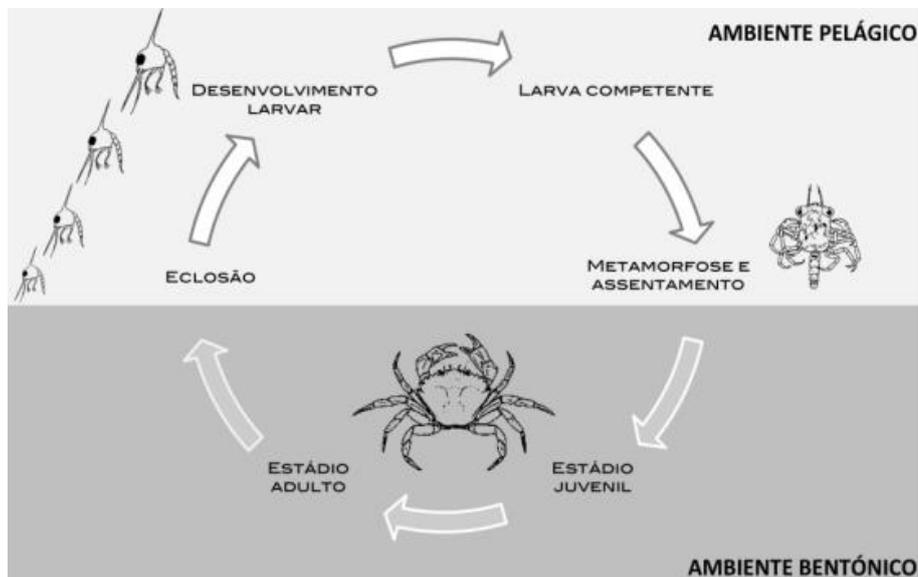


Figura 3 - Esquemática do ciclo de vida do caranguejo *Carcinus maenas*.

Fonte: Rey et al. (2016)

Jovens e adultos de invertebrados marinhos vivem em ambientes bentônicos, nomeadamente, relacionado à parte sedimentar do ambiente, caracterizada por possuir organismos que rastejam, se prendem ou vivem enterrados nas camadas mais profundas dos corpos de água. De um modo geral, os crustáceos decápodos são encontrados predominantemente

nestas zonas. Estes estados do seu ciclo de vida são diferentes das suas fases larvares, uma vez que estas se desenvolvem desde a eclosão até à metamorfose em ambientes planctônicos ou pelágicos, apresentando vida livre e alimentando-se de microplankton suspenso em grandes quantidades (Falcão e Ferreira Junior 2014). Crustáceos decápodos de água doce, tais como camarões dulcícolas, em sua maioria, apresentam ciclo de vida bifásico similar aos organismos marinhos com a exceção que o seu ambiente bentônico está por norma localizado em corpos de água lóticos como rios e riachos (Pinheiro e Hebling 1998; Moraes-Riodades e Valenti 2001; Moraes-Valenti e Valenti 2010; Kutty e Valenti 2010). Outros crustáceos decápodos dulcícolas também possuem ciclo de vida similar, com a exceção de que conseguem completar todo seu desenvolvimento em água doce, em especial os que se encontram em ambientes isolados ou lóticos como lagoas e baías, sem conexão com corpos de água correntes (Magalhães 2000; Pereira e Chacur 2009; Hayd e Anger 2013; Soares 2015).

Muitos pesquisadores reconhecem que um longo período de desenvolvimento planctônico é um aspecto mais comum em invertebrados aquáticos do que um desenvolvimento planctotrófico curto, nomeadamente, de dias ou até mesmo horas. Esta característica trófica também é comumente observada em espécies que apresentam desenvolvimento lecitotrófico, ou seja, larvas que não se alimentam de fontes exógenas e que dependem de reservas vitelínicas durante seus estágios de desenvolvimento iniciais ou que apresentam lecitotrofia facultativa, em que pode ou não existir consumo de alimentos exógenos (Anger e Hayd 2009; Calado e Leal 2015). Essa etapa do ciclo de vida é, portanto, um traço essencial na ontogenia do animal que determina, notoriamente, o sucesso das demais fases da vida do organismo. Durante muitos anos, estes ciclos de vida complexos foram limitantes na pesquisa de organismos aquáticos. Diversos estudos abordavam unicamente a biologia larval, cessando na metamorfose, não dando continuidade com as fases seguintes; outros estudos focavam apenas as fases bentônicas agindo individualmente, ignorando a fase embrionária e larval dos animais (Pechenik 2006). Essas observações nos levam a buscar por uma abordagem mais ampla sobre os ciclos de vida bifásicos dos invertebrados aquáticos considerando uma visão expandida em toda a sua história de vida (Calado e Leal 2015).

A interconexão entre os processos acima descritos é um desafio para os organismos que habitam ecossistemas aquáticos, uma vez que há uma necessidade frequente de adaptação a novas condições ambientais (Burgess e Marshall 2011). A interpelação clássica na biologia e ecologia de espécies com ciclo de vida bifásicos estabelece uma relação entre a performance dos indivíduos e as condições do meio em que estes estão presentes. Larvas de crustáceos decápodos

apresentam grande vulnerabilidade a alterações das condições ambientais que podem causar danos transferíveis para os estágios posteriores do seu ciclo de vida, conhecidos como efeitos latentes (Anger 2006; Blust et al. 2013), que podem afetar a morfologia, fisiologia e comportamento dos animais (Pechenik 2006). Estes aspectos que se manifestam na fase bentônica pós-metamorfose podem ser fortemente influenciados por fatores da biologia do animal durante a sua fase pelágica (Calado e Leal 2015).

Os fatores bióticos e abióticos são determinantes no desenvolvimento dos crustáceos durante todo o seu ciclo de vida. Calado e Leal (2015) esquematizaram graficamente como os fatores abióticos (temperatura, salinidade e outros) e fatores bióticos (quantidade e qualidade alimentar, presença de predadores e outros) podem ser determinantes na importância das interações entre as fases do ciclo de vida do animal (Figura 4). Os indivíduos que demonstram as melhores condições ao final dos processos de metamorfose, mesmo em situações adversas, produzem juvenis com maiores capacidades competitivas e consecutivamente, maior sucesso no recrutamento dentro da população, concretizando-se na formação de uma nova geração (Giménez 2010).

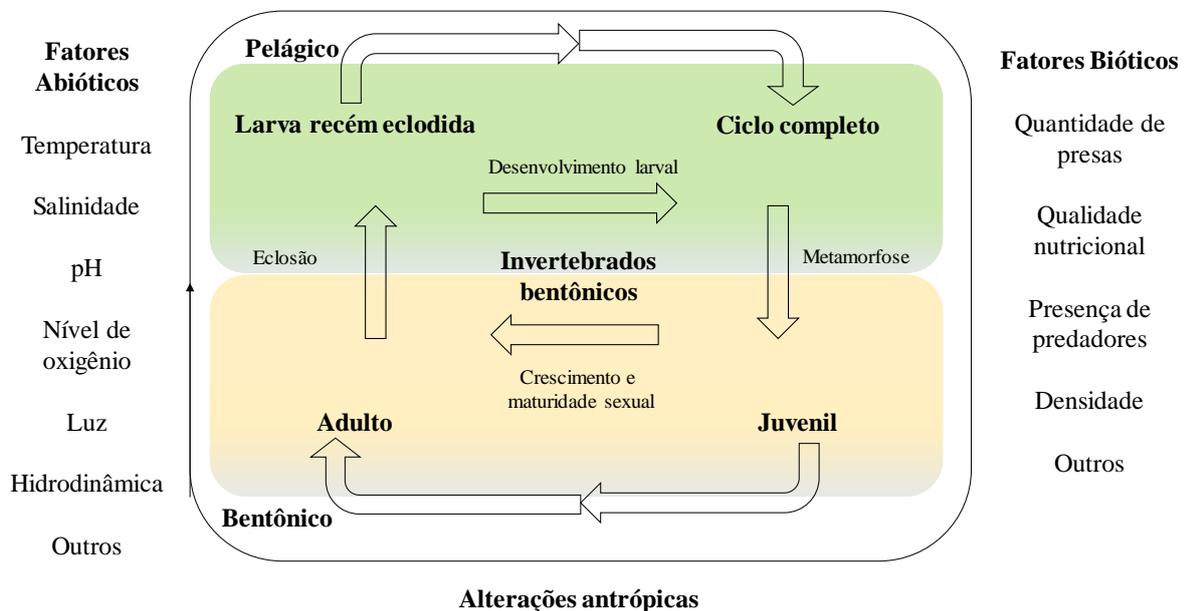


Figura 4 - Representação esquemática do ciclo de vida bifásico de invertebrados marinhos ou dulcícolas bentônicos com suas principais formas de vida.

Fonte: Adaptado de Calado e Leal (2015).

A ecologia trófica de organismos com ciclo de vida bifásicos é crucial ao longo da sua história pois determina o quanto capaz é um animal em crescer, desenvolver, metamorfosear, estabelecer-se, competir e reproduzir. As interações tróficas possuem um importante papel na expressão fenotípica da história de vida do animal, tendo o estudo destas interações permitido compreender que fatores como a nutrição parental podem afetar diretamente o sucesso da fase inicial da vida destes organismos (Marshall 2008) e que nem sempre a metamorfose para a fase bentônica pode ser considerada como um recomeço onde os aspectos negativos que caracterizaram a vida embrionária e larvar são apagados (Pechenik 2006).

Em função da imensa diversidade de invertebrados aquáticos com as mais distintas histórias de vida, pouco se conhece sobre a ecologia destes animais, e a evolução dos mecanismos que impulsionam a sua complexidade (Marshall e Morgan 2011). Este déficit de conhecimento está associado à dificuldade de investigar estes animais em ambientes naturais e compreender as conexões entre os traços ecológicos de evolução durante sua história de vida, ponto crítico que assola a maioria dos invertebrados com ciclo de vida bifásicos (Calado e Leal 2015).

1.3. Aquicultura de organismos aquáticos não alimentares

A aquicultura vem crescendo anualmente e hoje, a produção de organismos aquáticos para consumo alimentar superou os valores obtidos da captura de pesca nas águas continentais e marinhas (Figura 5) (FAO 2016). Contudo, diversas espécies ainda são muito exploradas economicamente por meio da captura. Em 2014, a pesca comercial totalizou 94,3 milhões de toneladas, deste total, 81,5 milhões de toneladas são oriundas de ambiente marinho, sendo que China, Indonésia, Rússia e Estados Unidos representam juntos, 59% deste total. A aquicultura apresentou um crescimento impressionante na oferta de alimentos. No Ano de 1974 sua produção correspondia a 7% do total comercializado, já em 2004 este valor subiu para 39% com uma forte tendência de crescimento com o passar dos anos. No ano de 2014 a aquicultura gerou um montante de 73,8 milhões de toneladas, aproximadamente, 160,2 bilhões de dólares (FAO 2016).

Quando falamos em aquicultura pensa-se inicialmente na produção racional de organismos aquáticos para o consumo alimentar, no entanto, este ramo zootécnico vai muito além da produção de alimentos. Organismos aquáticos podem ser explorados de forma racional para diversas outras finalidades, tais como a produção de biocombustíveis, repovoamento de colônias naturais, fins ornamentais, apoio à indústria farmacêutica, cosmética e nutracêutica, entre outras (Leal et al. 2016).

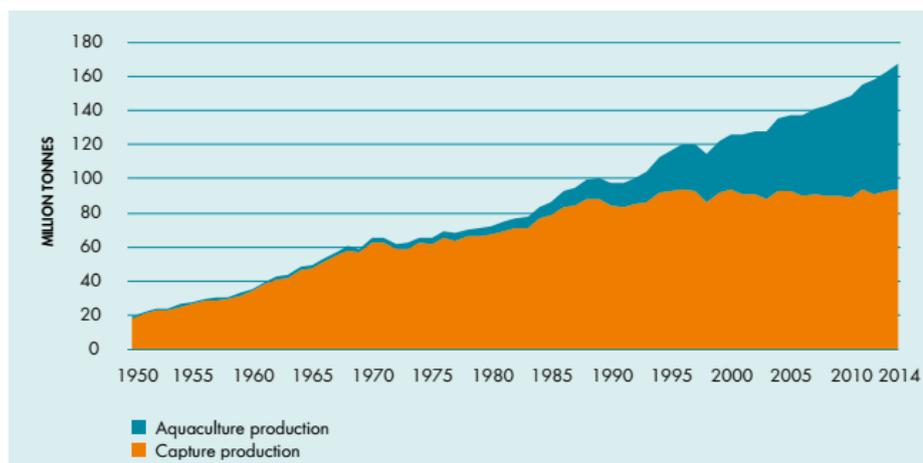


Figura 5 - Relação entre peixes pescados e produção da aquicultura a nível mundial.

Fonte: FAO (2016)

No que diz respeito à aquicultura de espécies ornamentais, esta vem apresentando um amplo crescimento desde os anos 90 com um acréscimo anual de 10% (Fishstat 2009). Segundo a FAO (2014), os Estados Unidos da América importaram um total de 178 milhões de dólares em Organismos Aquáticos Ornamentais - OAO (peixes, crustáceos, corais e outros) no ano de 1998, e em 2012, este total elevou-se para 15 bilhões de dólares, sendo que, os países de primeiro mundo representaram dois terços de toda a importação mundial de OAO. A aquicultura ornamental comparada com a pesca de OAO, apresenta diversas vantagens, pois produz um animal com maior valor agregado e oferece, teoricamente, uma quantidade de indivíduos necessária para abastecer o mercado sem impactar negativamente o ambiente. Além disso, a criação de OAO permite explorar simultaneamente espécies exóticas e nativas (Ribeiro et al. 2010).

Além das possibilidades aqui já apresentadas, organismos aquáticos podem também ser utilizados como bioindicadores de alterações ambientais, tanto de origem natural quanto de origem antrópica, de modo a aferir os efeitos de agentes estressores em situações hipotéticas simuladas em laboratório (Cottin et al. 2010a; González-Ortegón et al. 2012; Chiarelli e Roccheri 2015; Abdallah 2017; Dirrigl et al. 2017; Fossi et al. 2018). O uso de crustáceos decápodos como organismos modelo, agrega valor comercial a um elevado número de espécies sem interesse para o mercado alimentar, mas que podem impulsionar a economia em torno destas espécies (Pomponi 1999; Leal et al. 2016).

As alterações globais podem afetar a distribuição, abundância e interações tróficas de organismos nas comunidades, gerando consequências diretas nos ecossistemas (Thomas et al. 2004, Thornton et al. 2014, Beca-Carretero et al. 2017). Partindo deste preceito, é crucial identificar as respostas dos organismos em função de situações potencialmente impactantes do seu habitat, sendo a utilização de crustáceos decápodos como potenciais bioindicadores uma das abordagens que possibilita fazer uma análise mais profunda e entender como os processos biológicos destes animais são afetados em situações de estresse condicionados por mudanças globais.

Organismos modelo, são organismos utilizados para identificar impactos de fenômenos biológicos que não são exclusivos do objeto de pesquisa foco, mas que acontecem também em outros organismos (Segner e Baumann 2016). Animais usados como organismo modelo possuem um papel fundamental na ciência experimental. Muitas das alterações que ocorrem nos ecossistemas podem ser identificadas por meio de organismos modelo usados como bioindicadores. O uso destas espécies em testes laboratoriais, em menor escala, onde são simulados potenciais cenários nocivos ao ambiente, serve para fomentar medidas preventivas futuras a partir dos dados obtidos. É de fundamental importância atender os critérios técnicos para utilizar organismos aquáticos como espécies modelo, nomeadamente: manutenção prática, viabilidade econômica de cultivo, ciclo de vida curto e de reprodução eficiente. Depois destas condições serem atendidas, a facilidade e o controle nas condições de cultivo se tornam uma vantagem, proporcionando aos pesquisadores a possibilidade de obter uma resposta precisa e direta referente ao efeito estressor ao qual o organismo alvo for submetido (Bonaventura et al. 2011).

Crustáceos decápodos são organismos de grande interesse neste quesito, pois apresentam características biológicas e fisiológicas que se adaptam bem às condições exigidas para a realização de ensaios de biomonitoramento de qualidade ambiental. Estes animais apresentam uma grande plasticidade a alterações ambientais marcantes, tais como variações bruscas de temperatura (Cottin, et al. 2012; Raveux et al. 2012; Gonzalez-Ortegon et al. 2013; New et al. 2014; Magozzi e Calosi 2015), de salinidade (González-Ortegón et al. 2006; Wang 2013; Gonzalez-Ortegon et al. 2013; Oliphant e Thatje 2014), tolerância a pressão (Oliphant et al. 2011; New et al. 2014; Domingues 2015; Pallareti et al. 2018), compostos nitrogenados oriundos da excreção (Mallasen e Valenti 2006; Li et al. 2007; Hayd et al. 2014), e a condições ambientais alteradas pelo ser humano, nomeadamente o uso de contaminantes potencialmente tóxicos

(Rainbow e Luoma 2011; Domingues 2015; Pavlaki et al. 2016; Brown et al. 2017; Soares et al. 2017; Pavlaki et al. 2018).

Deste modo, é fundamental expandir os conhecimentos sobre os impactos ambientais e antrópicos nos mais diversos ecossistemas. Uma grande fração deste conhecimento é obtido a partir do uso de espécies modelo utilizadas com excesso de repetições e que muitas das vezes, podem não emitir uma resposta aplicável a um determinado tipo de ecossistema. É essencial expandir o número de espécies que podem ser utilizadas como organismos modelos em laboratório e principalmente assegurar que estas espécies são representativas do ambiente de estudo, adequando-as a condições laboratoriais e explorando o seu potencial biológico para o avanço dos estudos de impactos globais.

Espécies estuarinas vêm sendo utilizadas em estudos de impacto ecológico em função de sua plasticidade e tolerância a alterações bruscas de condições bióticas e abióticas (Oliphant et al. 2011; Cottin et al. 2012; Oliphant et al. 2013; New et al. 2014; Oliphant e Thatje 2014) principalmente pelo fato dos estuários serem ecossistemas fundamentais nos processos biológicos e serem extremamente impactados por ações antrópicas. Este cenário contrasta com a região do Pantanal onde quase não há pesquisas que envolvam o efeito de contaminantes agrícolas (ou outros) nos corpos de água desta região (Dores 2015). O uso de espécies endêmicas é fundamental para uma acurácia na avaliação de risco. Diversos estudos indicam que espécies endêmicas apresentam maior sensibilidade do que espécies modelo mais generalizadas e que o uso de espécies não nativas pode mascarar o real risco ambiental (Zagatto e Bertolotti 2006). Nas regiões tropicais, os ensaios realizados com bioindicadores recorrem geralmente a espécies não nativas, em função da ausência de uma padronização de cultivo de espécies nativas ou mesmo endêmicas destas regiões (Soares et al. 2017).

Os crustáceos decápodos vêm sendo foco de diversos estudos nas mais variadas áreas da aquicultura, principalmente em pesquisas sobre ecologia, impactos ambientais assim como mudanças climáticas (Pavlaki et al. 2016; Soares et al. 2017; Pavlaki et al. 2018). Partindo desta prerrogativa, apresentam-se três espécies de palaemonídeos que, para além do seu uso para aquicultura alimentar, ornamental e produtora de insumos dentro da cadeia produtiva, também podem ser explorados como organismos modelo em testes de condições ambientais e tróficas, sendo estas 3 espécies de camarões membros da família Palaemonidae e o objeto de estudo central da presente tese.

1.4. Camaões Palaemonídeos

No grupo taxonômico constituído pelos crustáceos decápodos, os camarões carídeos (Decapoda: Caridea) representam um conjunto rico e muito diversificado de espécies. São reconhecidos 389 gêneros e 3438 espécies de camarões carídeos (De Grave e Fransen 2011), sendo que deste total entre 770-800 espécies vivem em águas doces continentais, representando assim cerca de um quinto da diversidade específica de camarões carídeos no mundo (De Grave et al. 2015).

Os camarões carídeos representam um grupo taxonômico muitas vezes negligenciado quanto à sua conservação (De Grave et al. 2015). De Grave et al (2015) elencam cinco pontos que enfatizam esta situação, noemadamente: 1 – são um componente dominante em ecossistemas, especialmente nos trópicos; 2 – apresentam diversos ciclos de vida com várias espécies que migram para o mar para realizar a eclosão das larvas, enquanto outras, realizam todo seu ciclo de desenvolvimento em águas continentais sem conexão com o oceano (Vega Perez 1984; Magalhães 2000; García-Dávila et al. 2000; Hayd e Anger 2013; Soares 2015); 3 – ocorrem em diversos habitats; 4 – apresentam forte ligação cultural, principalmente, relacionado à pesca artesanal e; 5 – são estudados em todo o mundo, principalmente na taxonomia.

Dentre os camarões carídeos merece destaque a família Palaemonidae, uma vez que esta apresenta 981 espécies (De Grave e Fransen 2011) divididas em duas subfamílias: os Pontoniinae Kingsley, 1879, morfologicamente diversa e estritamente marinha, e Palaemoninae Refinesque 1815 (Ashelby et al. 2012). Diversas espécies da subfamília Palaemoninae têm como ancestrais espécies marinhas com grande plasticidade na sua fisiologia, tendo estes invadido ambientes de água doce, colonizando-os e promovendo assim um efeito notável de especiação (Ashelby et al. 2012). Os Palaemoníneos são encontrados no mar, águas salobras e doces, estando presentes em regiões temperadas e tropicais, inclusive havendo registro de pelo menos duas espécies que foram relatadas para estes três ambientes aquáticos (Ashelby et al. 2012). Quanto à riqueza em números de espécies, o gênero *Macrobrachium* Bate, 1868 vem sendo estudado intensivamente devido à sua diversidade e facilidade de localização em ambiente natural (Ashelby et al. 2012). O segundo gênero com maior número de espécies na subfamília Palaemoninae é o gênero *Palaemon* Weber, 1795, com 83 espécies (De Grave e Ashelby 2013), estando presente em ecossistemas aquáticos distintos.

De um modo geral, os Palaemonídeos presentes no território brasileiro, apresentam aspectos de similaridade populacional e reprodutivo, com variações entre gêneros. Contudo, a

maior quantidade de informação biológica disponível está concentrada nos representantes dos gêneros *Macrobrachium* e *Palaemon*, em função da sua diversidade, abundância e atratividade comercial. Esse interesse econômico fez com que o estudo de algumas espécies destes gêneros fossem mais estudadas que outras e o objetivo da pesquisa mais focado na fisiologia, reprodução, morfologia, desenvolvimento larval, comportamento, biologia e ecologia populacional (Mantelatto et al. 2016).

1.4.1. Gênero *Macrobrachium*

O gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 apresenta o maior número de espécies de palaemonídeos, com 246 espécies reconhecidas mundialmente, das quais, 19 são encontradas no Brasil, acrescentando ao grupo duas espécies introduzidas (Moraes-Valenti e Valenti 2010; Dos Santos et al. 2013; Pileggi et al. 2013; Mantelatto et al. 2016; De Grave e Fransen 2011). Este gênero apresenta uma distribuição mundial em águas doces (América, Caribe, África, Europa, Ásia e Oceania) (Mantelatto et al. 2016), sendo que diversas espécies requerem acesso a água salobra durante seu desenvolvimento larval para concluírem os seu ciclo de vida (Short 2004; Vergamini et al. 2011).

O gênero se divide em três estratégias reprodutivas distintas: a primeira apresenta desenvolvimento larval prolongado e dependem do acesso ao mar, ambientes pelágicos (New et al. 2010; Kutty e Valenti 2010); a segunda apresenta uma redução no desenvolvimento larval e habita águas interiores e costeiras (Moraes-Riodades e Valenti 2001; Moraes-Valenti e Valenti 2010); finalmente, o terceiro grupo apresenta espécies com desenvolvimento larval abreviado, são independentes de água salobra para realizar seu desenvolvimento completo e habitam águas interioranas (Vega Perez 1984; García-Dávila et al. 2000; Hayd e Anger 2013; Soares et al. 2015) ambientes de água doce lóticos de baixa energia e muita das vezes, associados a macrófitas aquáticas (De Grave et al. 2008), sua principal fonte alimentar (Moraes-Valenti e Valenti 2010).

A variabilidade da morfologia populacional é um ponto chave no gênero *Macrobrachium*, sendo considerada uma das principais responsáveis pela inconsistência na taxonomia do gênero (Pileggi e Mantelatto 2010; Pileggi et al. 2013). Boa parte dessa variabilidade pode estar associada a presença de espécies não descritas, ao desenvolvimento ontogenético ou a diversidade de morfotipos relacionados com a dominação social, tal como descrito para *Macrobrachium amazonicum* Heller, 1862, (Moraes-Riodades e Valenti 2004; Moraes-Valenti e Valenti 2010) e *Macrobrachium rosenbergii* De Man, 1879 (New et al. 2010). Em relação ao

tamanho corporal, o gênero *Macrobrachium* apresentam os maiores exemplares dentro da família dos Palaemonídeos, podendo o tamanho variar em função da espécie. A título de exemplo, *Macrobrachium carcinus* Linnaeus, 1758 pode alcançar até 250 mm de comprimento total, enquanto outras espécies simpátricas, tais como *Macrobrachium jelskii* Miers, 1778 e *Macrobrachium pantanalense* Dos Santos, Hayd, Anger, 2013, alcançam apenas 70 mm de comprimento total (Magalhães 2000; Hayd e Anger 2013; Dos Santos et al. 2013; Soares et al. 2015).

Tal como nas demais espécies de carídeos, a distinção entre sexos no gênero *Macrobrachium* é possível através da ausência ou presença do apêndice masculino no segundo par de pleópodos. O abdome desses crustáceos possui formato similar a outros carídeos, com a pleura do segundo segmento abdominal sobreposta à pleura do primeiro e terceiro somito, sendo mais larga na fêmea e demonstrando uma característica sexual secundária adaptada para a incubação de embriões, ficam estes aderidos aos pleópodos no abdome até à eclosão larvar (Mantelatto et al. 2016). No gênero *Macrobrachium*, tal como nos demais Palaemonídeos neotropicais, a reprodução é contínua-sazonal, com maior atividade durante o verão (Mattos e Oshiro 2009; Barros-Alves et al. 2012; Freire et al. 2012; Magalhães et al. 2012; Nóbrega et al. 2014; Soares et al. 2015).

A fecundidade neste gênero está relacionada com o tamanho da fêmea e o ambiente de ocorrência, apresentando uma enorme variação inter e intraespecífica (de 7 a 242.437 ovos / fêmea) (García-Dávila et al. 2000; Magalhães 2000; Gomes et al. 2012; Vercesi e Hayd 2015; Soares et al. 2015). O tamanho do ovo e o investimento materno acompanham esse padrão, com variações relacionadas ao estágio de desenvolvimento embrionário, o habitat e a localização geográfica (Magalhães 2000; García-Dávila et al. 2000; Barros-Alves et al. 2012; Freire et al. 2012; Soares et al. 2015). Observa-se que algumas espécies carregam ovos grandes em pequenas quantidades, sendo este um indicativo de desenvolvimento larval abreviado (poucos estágios larvais), tal como *Macrobrachium brasiliense* Heller, 1862, *Macrobrachium potiuna* Muller, 1880 e *M. jelskii* (García-Dávila et al. 2000; Magalhães 2000; Mattos e Oshiro 2009). Outras espécies de tamanho pequeno apresentam produção de ovos pequenos com um elevado número de estágios de desenvolvimento larval, tal como *M. pantanalense* (~ 676 ovos) (Hayd e Anger 2013), *Macrobrachium olfersii* Wiegmann, 1836 (~ 1557 ovos) (Ammar et al. 2001). As espécies de porte superior apresentam uma produção mais elevada de ovos de pequeno tamanho que apresentam grande número de estágios de desenvolvimento larval, tal como *Macrobrachium acanthurus*, Wiegmann, 1836, (Valenti et al. 1989; Gomes et al. 2012) *M. amazonicum* (Da Silva

et al. 2004; Moraes-Valenti e Valenti 2010; Meireles et al. 2013), *Macrobrachium birai* Lobão, Melo & Fernandes, 1986, (Melo e Brossi-garcia 2005), *M. rosenbergii* (New et al. 2010) e *Macrobrachium surinamicum* Holthuis, 1948 (Lima et al. 2015).

Em todas as espécies do gênero *Macrobrachium*, a espécie mais estudada à escala mundial é o camarão-da-Malásia, *M. rosenbergii* (Figura 6), sendo atualmente a espécie mais valorizada comercialmente (Alam et al. 2017). As estatísticas de produção do *M. rosenbergii* demonstraram uma produção global em 2015 de 2.115 toneladas, totalizando quase 12 bilhões de dólares em vendas (FAO 2017). A produção aquícola de *M. rosenbergii* teve a sua expansão mundial na década de 1960, onde a mesma foi introduzida em outros continentes com o objetivo de expansão geográfica e, devido à sua importância comercial, tanto na pesca quanto na aquicultura, o mesmo foi introduzido em mais de 40 países (Iketani et al. 2011). No Brasil, a espécie foi introduzida no ano de 1977 por meio do Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco com a importação de pós-larvas; no entanto, a maior expansão no país ocorreu em 1990 com a implantação de 32 larviculturas além da construção 700 hectares de tanques de cultivo (Valenti 1993). Em números, os registros nos dados estatísticos de produção de camarão de água doce, até 2007, mostraram que o Brasil produziu 229,5 toneladas com valor de produção agregado em 1,06 milhões de dólares, com o estado do Espírito Santo, dominando com 54% da produção, seguido dos estados do Pernambuco, Rio de Janeiro, Sergipe e São Paulo (Ibama 2009).

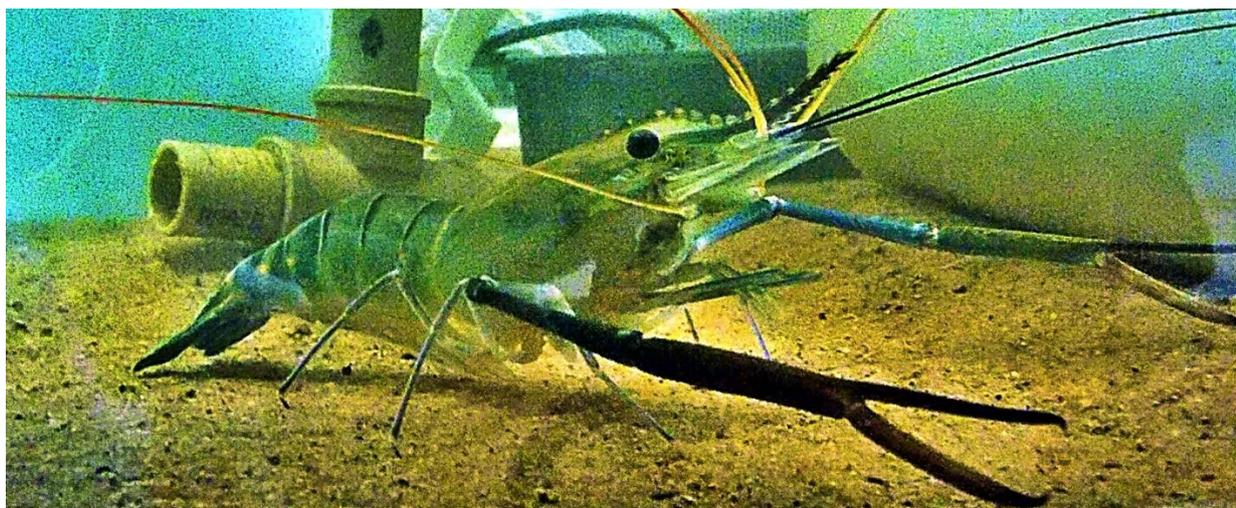


Figura 6 - Reprodutor de *Macrobrachium rosenbergii*.

Os dados acima referidos mostram a importância comercial de *M. rosenbergii*, sendo deste modo compreensível o maior conhecimento existente sobre a biologia desta espécie quando comparado com outras espécies pertencentes ao mesmo gênero. Esta espécie apresenta uma biologia similar a maioria dos animais do gênero *Macrobrachium* com um ciclo de desenvolvimento larval em água salobra e os demais estados do seu ciclo de vida em água doce (Brown et al. 2010); os machos são maiores que as fêmeas e entre os machos pode-se observar diferenças morfológicas no segundo par de pereiópodos, caracterizando uma estruturação social de dominância onde temos a quela azul (blue claw), animais dominantes sobre os demais, seguidos da quela laranja (orange claw) animais que assumem a dominância caso os blue claw desapareçam e os animais de quela pequena (small claw), sendo estes submissos as demais classes, não territorialistas e apresentam taxa de crescimento reduzido (Pinheiro e Hebling 1998). A diferença sexual também dar-se pela presença do apêndice masculino presente no segundo par de pleópodos (Pinheiro e Hebling 1998; Brown et al. 2010). A espécie *M. rosenbergii* possui desenvolvimento larval tardio com grande número de estágios (XI) em um ciclo de aproximadamente 28 dias, com reprodução, larvicultura e desenvolvimento até o crescimento final controlados para produção em larga escala (New et al. 2010).

Tal como já foi referido, *M. rosenbergii* é uma espécie exótica que foi introduzida no cenário da aquicultura do Brasil, tendo sido posteriormente observado que seria interessante explorar o potencial produtivo de espécies nativas na aquicultura. Perante este novo paradigma, o cenário nacional aquícola ganhou novos rumos com a geração de tecnologia de produção para o camarão-da-Amazônia, *M. amazonicum* (Moraes-Riodades e Valenti 2001); o camarão-pitú, *M. carcinus*; e o camarão-canela, *M. acanthurus* (Valenti 1993). Essas espécies apresentam crescimento total e peso similares ao de *M. rosenbergii*, apresentando inclusive características biológicas mais atrativas à produção, como por exemplo a larvicultura de *M. amazonicum* ser de apenas 21 dias com estágios de desenvolvimento larval reduzidos (Moraes-Valenti e Valenti 2010). Embora várias espécies de *Macrobrachium* cresçam o suficiente para serem usadas no consumo alimentar humano (Short 2004), existem outras espécies que podem ser explorados em outras atividades, tais como o uso como isca viva na pesca esportiva (Valenti et al. 2008; Valenti et al. 2011), no mercado da aquicultura ornamental e aquarofilia (Karim et al. 2015) e no uso como espécie modelo para estudos de impacto ambiental (Soares et al. 2017).

1.4.1.1. Macrobrachium amazonicum

As principais descrições para identificação de *Macrobrachium amazonicum* (Figura 7) foram feitas baseadas em machos adultos (Holthuis 1952; Melo 2003). Estes apresentam telson em formato cônico, afunilado em direção da ponta, rostró longo e sinuoso, sobreposição do segundo somito abdominal ao primeiro e terceiro segmentos. Muitas das vezes essas características não são tão visíveis em juvenis e a identificação de animais em maturação reprodutiva é difícil (Moraes-Valenti e Valenti 2010). Sua descrição taxonômica atual é a seguinte (WoRMS 2018a)

Reino: Animalia

Filo: Arthropoda

Classe: Crustacea

Subclasse: Malacostraca

Superordem: Eucarida

Ordem: Decapoda (Latreille, 1802)

Subordem: Caridea (Dana, 1852)

Superfamília: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Família: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Subfamília: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Gênero: *Macrobrachium* (Bate, 1868)

Espécie: *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)



Figura 7 – Fêmea ovígera (A) e macho (B) de *Macrobrachium amazonicum*.

Fonte: Soares (2016)

Entre as espécies nativas do Brasil que apresentam interesse comercial para a alimentação humana, o camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum*, oferece grande potencial para a aquicultura (Moraes-Riodades e Valenti 2001). No entanto, apresenta um menor tamanho total

comparado a *M. rosenbergii*, mas a sua carne apresenta uma textura firme e um sabor mais intenso, garantindo assim um maior interesse pelo mercado consumidor (Moraes-Riodades e Valenti 2001). Esta espécie possui uma ampla distribuição geográfica, ocorrendo em quase toda a América do Sul, sendo encontrado com maior frequência nas bacias do norte e nordeste do Brasil (Holthuis 1952; Coelho e Ramos-Porto 1984). O seu cultivo não oferece risco aos ecossistemas naturais caso ocorra uma fuga acidental dos tanques de produção (Moraes-Valenti e Valenti 2010).

Durante a década de 1990, iniciou-se a tentativa de cultivar *M. amazonicum* usando como tecnologia de cultivo as metodologias desenvolvidas para *M. rosenbergii* (Moraes-Riodades e Valenti 2001). Embora estas espécies sejam do mesmo gênero, apresentam diferenças biológicas provavelmente resultantes de suas distribuições geográficas distintas, e que conseqüentemente resultam em requisitos diferenciados para o seu uso na aquicultura (Moraes-Valenti e Valenti 2010). De um modo geral, as diferenças mais significativas entre *M. amazonicum* e *M. rosenbergii* relevantes para o seu cultivo são as seguintes: comprimento e peso, dimorfismo sexual, fecundidade, desenvolvimento larval, tempo de crescimento e outros (Moraes-Valenti e Valenti 2010). As populações de camarões litorâneas apresentam comprimento total em torno de 100-160 mm com elevada fecundidade de ovos (milhares) e necessitam de água salobra para realizar seu desenvolvimento larval (Maciel e Valenti 2009; Moraes-Valenti e Valenti 2010). Assim como *M. rosenbergii*, o camarão-da-Amazônia apresenta diferenciação entre os machos, podendo observar-se diferenças morfológicas no segundo par de pereópodos, caracterizando uma estruturação social de dominância onde temos os animais de quela verde número 2 (green claw 2, GC2) como dominantes e mais ativos sexualmente, seguidos dos animais de quela verde número 1 (green claw 1, GC1) que assumem a dominância na ausência do morfotipo anteriormente descrito e possui pereiópodo de quela menor, seguidos dos animais de quela cor de canela (cinnamon claw, CC) podendo estes apresentar gametas férteis, porém, com uma espermiogênese menor, e por fim, os animais de quela translúcida (translucent claw, TL) (Moraes-Riodades e Valenti 2004).

Com relação ao seu ciclo de desenvolvimento, *M. amazonicum* é considerado um animal eurialino, ou seja, tolera grandes variações de salinidade. Geralmente, habita corpos de água ligados ao litoral norte e nordeste da América do Sul e é dependente de água salobra para realizar seu ciclo de desenvolvimento larval (Araujo 2005). Larvas de *M. amazonicum* apresentam 9 estágios de desenvolvimento até a metamorfose em decapodito (Figura 8) (Anger et al. 2009) com uma duração do ciclo larval média de 20 - 23 dias em laboratório (Anger et al. 2009).

Importa salientar que em 18 - 19 dias pode obter-se até 80% de decapoditos com temperatura e salinidade ótimas, 28 °C e salinidade 10 - 12, respectivamente (Vetorelli 2008).



Figura 8 - Decapodito recém metamorfoseado de *Macrobrachium amazonicum*.

A espécie *M. amazonicum* vem sendo estudado em diversas áreas, com a finalidade de formar um pacote tecnológico que otimize seu cultivo, tais como definir os melhores níveis de salinidade (Vetorelli 2008; Araujo e Valenti 2010), densidade de estocagem (Vetorelli 2004; Moraes-Valenti e Valenti 2007; Preto et al. 2010; Kimpara et al. 2013), ciclo de muda (Hayd et al. 2008), concentração de tóxicos no ambiente de cultivo (Hayd et al. 2014), alimentação larval e hábitos alimentares (Araujo e Valenti 2007; Maciel et al. 2012; Maciel e Valenti 2014; Araujo et al. 2017), nutrição (Pezzato et al. 2003; Hisano et al. 2008; Cagol et al. 2018), intensidade luminosa (Araujo e Valenti 2011), viabilidade econômica (Valenti et al. 2008) entre outras áreas. No entanto é ainda necessário para aperfeiçoar o pacote tecnológico desta espécie a realização de estudos na área de mapeamento e melhoramento genético, pesquisas na área de nutrição buscando identificar os níveis ótimos de absorção de nutrientes e digestibilidade de diferentes alimentos; aspectos reprodutivos com ênfase na qualidade e quantidade larval produzida pelas fêmeas e qualidade dos espermatozoides produzidos por machos e sua possível aplicabilidade como um bioindicador de impactos ambientais na região amazônica, principalmente dos corpos de água estuarinos, onde a espécie realiza o seu desenvolvimento inicial (Maciel e Valenti 2009; Soeiro et al. 2016).

1.4.1.2. Macrobrachium pantanalense

Macrobrachium pantanalense (Figura 9) apresenta rostro bem desenvolvido e dentado. Carapaça com espinhos antenais e sulco branquio-espinhal presente. Os três últimos pares de pereiópodos possuem dactilus simples e telson com 2 pares de urópodos nadadeiras e dois pares de espinhas posteriores (Dos Santos et al. 2013). Sua descrição taxonômica atual é a seguinte (WoRMS 2018b):

Reino: Animalia

Filo: Arthropoda

Classe: Crustacea

Subclasse: Malacostraca

Superordem: Eucarida

Ordem: Decapoda (Latreille, 1802)

Subordem: Caridea (Dana, 1852)

Superfamília: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Família: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Subfamília: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Gênero: *Macrobrachium* (Bate, 1868)

Espécie: *Macrobrachium pantanalense* Dos Santos, Hayd & Anger, 2013

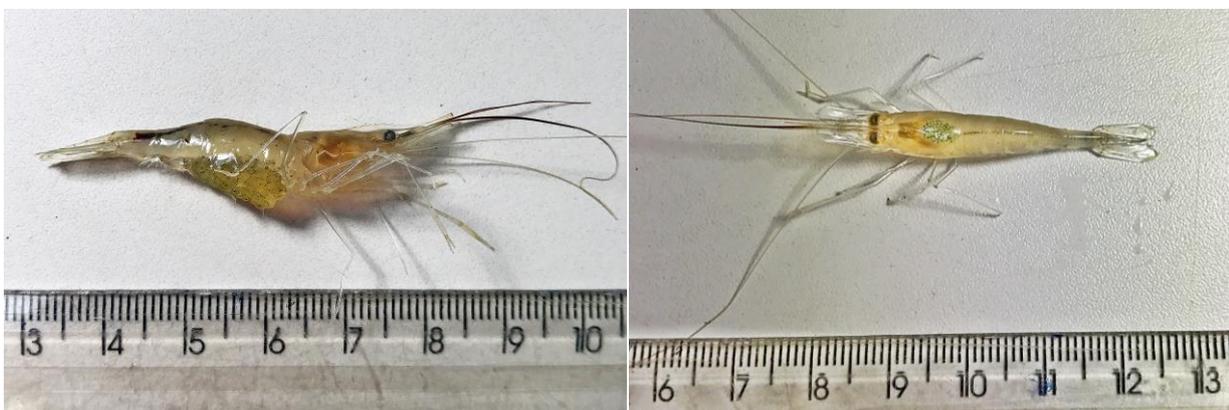


Figura 9 - Fêmea ovígera (A) e fêmea em maturação (B) de *Macrobrachium pantanalense*

O camarão-do-Pantanal, *Macrobrachium pantanalense*, anteriormente citado na literatura como *M. amazonicum*, foi recentemente reconhecido como uma nova espécie, apresentando diferenças morfológicas, anatômicas, fisiológicas e comportamentais em relação ao camarão-da-Amazônia, *M. amazonicum* (Dos Santos et al. 2013). A espécie *M. amazonicum* é encontrada em populações costeiras, que vivem em rios e águas estuarinas, e populações continentais, que vivem em rios de abastecimento, lagos, lagoas e outras vias de corpo de água. As duas espécies diferem entre si na morfologia externa e características fisiológicas (Maciel e Valenti 2009; Anger e Hayd

2009; Anger e Hayd 2010; Hayd e Anger 2013). As informações disponíveis sobre *M. amazonicum* revelaram uma grande variabilidade intraespecífica de características, o que pode estar relacionado ao isolamento genético de distintas populações e, possivelmente, a um processo rudimentar de especiação (Anger et al. 2009; Anger 2013) originando espécies como *M. pantanalense* que são morfologicamente (Dos Santos et al. 2013) e geneticamente (Weiss et al. 2015) distintas.

Como modelo dessa diversidade, podemos mencionar diferenças quanto à composição bioquímica, peso e padrão de desenvolvimento das espécies (Anger et al. 2009; Anger e Hayd 2009; Anger e Hayd 2010). Estudos recentes associados à morfologia, bioquímica, fisiologia e taxonomia evidenciaram distinções entre as populações de camarões de água doce originários do Estado do Pará e os encontrados no Pantanal de Mato Grosso do Sul (Anger et al. 2009; Anger e Hayd 2009; 2010; Charmantier e Anger 2011; Hayd e Anger 2013). Desta forma, os crustáceos encontrados no Pantanal, anteriormente descritos como *M. amazonicum*, hoje recebem a denominação de *M. pantanalense* (Dos Santos et al. 2013). Esta nova espécie possui baixa fertilidade, produzindo no máximo 676 larvas/fêmea (Hayd e Anger 2013), fato que pode dificultar a sua produção em larga escala para atender ao mercado consumidor de alimentos. Por outro lado, estes animais apresentam características propícias ao mercado da aquariofilia (Karim et al. 2015), com baixo custo de investimento inicial na produção e indicadores de viabilidade econômica como: Taxa interna de retorno - TIR (78%), Relação custo/benefício - RBC e Período de retorno de capital - PRC (1,27 anos) mais atrativos que outras espécies de interesse à aquicultura (Karim et al. 2015).

Quando adulto, *M. pantanalense* apresenta um tamanho médio para machos entre 30 - 50 mm e para fêmeas de 50 - 70 mm, não apresentando diferenciações de classe dominante entre os machos, como acontece com o *M. amazonicum* e *M. rosenbergii*, uma vez que as quelas dos machos apresentam a mesma coloração que o resto do corpo e medida similar as fêmeas. Seu corpo apresenta coloração semitransparente com pequenas manchas castanhas tanto no cefalotórax, abdome, pleópodos, pereiópodos e urópodos. Está presente em toda a região do Pantanal sul mato-grossense, região de planície alagada com períodos de cheia, onde os lagos e lagoas isolados podem conectar-se a braços de rios que abastecem a planície e períodos de seca (Dos Santos et al. 2013). Realizam todo o ciclo de desenvolvimento em água doce com grande produção de ovos de tamanhos pequenos e apresentando larvas que desenvolvem ao longo de numerosos estágios de desenvolvimento (Hayd e Anger 2013). Esta espécie pode ser encontrada

nas margens dos corpos de água abaixo de macrófitas aquáticas como *Eichhornia azurea*, *Eichhornia crassipes* e *Alchornea castaneifolia* (Hayd e Nakagaki 2002).

Esta espécie vem sendo amplamente estudado no Pantanal Sul Mato-Grossense em relação aos aspectos reprodutivos (Hayd e Anger 2013; Vercesi e Hayd 2015), salinidade (De Freitas 2015), densidade de estocagem, (De Freitas 2015), desenvolvimento larval (Vercesi 2014), aspectos relacionais à sua nutrição básica (De Freitas et al. 2016) e estudos ecotoxológicos (Soares et al. 2017). Vercesi e Hayd (2015) observaram que a fecundidade de *M. pantanalense* se eleva em função do tamanho da fêmea, ocorrendo uma redução no número de ovos durante o período de incubação, assim como um aumento do volume dos embriões durante o seu desenvolvimento. De Freitas et al. (2016) observaram que um nível de proteína bruta de 30% na dieta de juvenis de *M. pantanalense* resulta na produção de animais de tamanho similar quando comparado com níveis de incorporação de proteína bruta superiores, sendo assim possível otimizar o uso da proteína na dieta da espécie durante a engorda de juvenis.

Os camarões da espécie *M. pantanalense* apresentam uma baixa agressividade, evidenciando assim o seu potencial para manutenção em aquário com outras espécies mais delicadas, e auxiliam na limpeza do fundo dos aquários, uma vez que estes camarões se alimentam de resíduos alimentares dos peixes; esta espécie pode igualmente ser cultivada para uso como alimento vivo para peixes carnívoros, uma vez que possui baixo custo de produção e alta viabilidade econômica de cultivo (Karim et al. 2015). Em relação a sua sensibilidade a tóxicos utilizados na agricultura, *M. pantanalense* apresenta uma resistência superior a outras espécies como o *M. amazonicum* a compostos como cipermetrina e cobre, destacando assim, a importância da utilização do *M. pantanalense*, espécie endêmica na região do pantanal, para avaliação de risco em bioma sensível (Soares et al. 2017), entretanto, não se conhece sua resistência à outros compostos químicos utilizados pela agropecuária.

Muito ainda há para se descobrir sobre esta espécie em diversas áreas do conhecimento, tais como a biologia de desenvolvimento larval, níveis ótimos de salinidade, densidade de cultivo e outros. Também é importante conhecer mais sobre os aspectos reprodutivos, relação ótica macho/fêmeas, investimento materno, aumento da fecundidade e fertilidade, melhoria da qualidade da produção larval; características nutricionais como exigência de nutrientes básicos, adaptabilidade e degradabilidade de diferentes ingredientes incorporados na dieta que podem ser utilizados na aquicultura mundial, tais como farinha de peixe, farelo de soja, óleos de origem animal e vegetal, assim como ingredientes presentes na própria região, com a utilidade de reduzir

os custos agregados as rações. Importará igualmente proceder à otimização do uso de alimentos vivos durante o cultivo larval (*Artemia* sp. zooplankton), assim como avaliar o potencial de incorporação de alimentos inertes na dieta de larvas (De Freitas 2015). Partindo deste ponto, o avanço nas pesquisas é assim fundamental para formar um pacote tecnológico base para realizar o cultivo desta espécie, a partir disso, surge uma nova alternativa de mercado tanto para a região do Pantanal, bem como, para todo território brasileiro. Adicionalmente, poderá surgir uma possibilidade de exportação visando o uso desta espécie para o mercado da aquariorfilia, assim como organismo modelo para ensaios experimentais, expandindo as oportunidades de investimento no cultivo de *M. pantanalense*.

1.4.2 Gênero *Palaemon*

Palaemon Weber, 1795, é um dos gêneros com maior número de espécies da subfamília Palaemoninae, estando presente no ambiente marinho, estuarino e dulcícola (De Grave e Fransen 2011; De Grave e Ashelby 2013). Atualmente, o gênero *Palaemon* possui 86 espécies catalogadas, considerando também a recente sinonimização do gênero *Palaemonetes* Heller, 1869, *Coutierella* Sollaud, 1914 e *Exopalaemon* Holthuis, 1950 (De Grave e Ashelby 2013). O grande número de espécies é reflexo direto da diversidade de ambientes em que estes camarões habitam, variadas estratégias reprodutivas, características morfológicas e distribuição geográfica extensa (Carvalho et al. 2017).

Os camarões do gênero *Palaemon* ocorrem desde o hemisfério norte e águas mais frias, até o hemisfério sul em águas mais quentes (Ashelby et al. 2012). Em geral, apresentam tamanho inferior comparado ao gênero *Macrobrachium*, exibindo um comprimento total de até 50 mm (Mantelatto et al. 2016). Assim como nos demais gêneros de camarões carídeos, os sexos apresentam diferenças baseado, principalmente, na presença do apêndice masculino nos pleópodos e as fêmeas também depositam os ovos fecundados em sua cavidade abdominal até a eclosão larval; apresenta reprodução contínua-sazonal com maior incidência no verão (Gomes et al. 2012; Mantelatto et al. 2016), sendo que a fecundidade varia, geralmente, entre 8 a 2157 embriões (Cartaxana 2003; Kim e Hong 2004; Bilgin e Samsun 2006; Boët et al. 2010; Glamuzina et al. 2014). As espécies que apresentam embriões de maior volume caracterizam-se por apresentarem um menor número de estágios de desenvolvimento larval, tais como *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Sanders et al. 2005) e *Palaemon varians* Leach, 1814 (Fincham 1979).

1.4.2. *Palaemon varians*

A espécie *Palaemon varians* (Figura 10) possui o corpo formado por um abdome comprido e apresenta de forma evidente o segundo segmento abdominal sobreposto ao primeiro e terceiro segmentos. Possui rostro bem desenvolvido e dentado, telson com dois pares de urópodes e dois pares de espinhos posteriores (Holthuis 1952; González-Ortegón e Cuesta 2006). A sua descrição taxonômica atual é a seguinte (WoRMS 2018c):

Reino: Animalia

Filo: Arthropoda

Classe: Crustacea

Subclasse: Malacostraca

Superordem: Eucarida

Ordem: Decapoda (Latreille, 1802)

Subordem: Caridea (Dana, 1852)

Superfamília: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Família: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Subfamília: Palaemonidae (Rafinesque, 1815)

Gênero: *Palaemon* Weber, 1795

Espécie: *Palaemon varians* Leach, 1813 [in Leach, 1813-1814]



Figura 10 - Fêmea ovígera de *Palaemon varians*

Fonte: Oliphant (2013)

Os organismos da espécie *P. varians* são facilmente encontrados em ambientes com temperatura e salinidade flutuantes ao extremo (de baixas a altas temperaturas e variações de salinidade de 0 até hiper salinas). São animais euralinos e eurotermicos, possuindo capacidades

fisiológicas de adequação a alterações bruscas de salinidade e temperatura, respectivamente (Palma et al. 2009; Cottin et al. 2010). Este crustáceo habita os mais diversos ambientes, e possui a capacidade de se desenvolver e reproduzir em ambientes de baixa salinidade, muito próximas a 0, assim como salinidades elevadas características do ambiente marinho (35); no entanto, esta espécie não está presente em habitats de água doce, podendo ser considerada uma espécie estuarina com afinidades mais marinhas (González-Ortegón e Cuesta 2006; Oliphant e Thatje 2014). Amplamente distribuído, *P. varians* pode ser encontrado em diversos estuários que se expandem desde o noroeste europeu, mar Mediterrâneo e costa atlântica do Marrocos (Dolmen et al. 2004).

Assim como as demais espécies do gênero *Palaemon*, *P. varians* também é um animal de pequeno porte, corpo de coloração translúcida (Palma et al. 2008), que apresenta dimorfismo sexual (Calado 2008) e cuja distinção entre os sexos é similar à dos demais palaemonídeos (podendo ser realizada através do diagnóstico da presença do apêndice masculino no segundo par de pleópodes) (Ruppert e Barnes 1993; Rodríguez et al. 1993). Possui ciclo de vida curto (Palma et al. 2008) atingindo a maturidade sexual com 16 mm em machos e 22 mm em fêmeas (Antonopoulou e Emson 1992; Gelin e Souty-Grosset 2006). Durante a incubação dos embriões pelas fêmeas, estes são depositados na sua cavidade abdominal e protegidos pelos pleópodos com uma fecundidade variando entre 85 a 412 embriões por fêmea com um período de incubação de aproximadamente 15 dias com temperatura em torno de 25 °C (Antonopoulou e Emson 1992; Rodríguez et al. 1993).

As larvas de *P. varians* eclodem na forma de zoea, possuem fototaxia positiva, nomeadamente, ao nascer, nadam em direção a luminosidade, sempre de ponta cabeça com movimentos dos apêndices torácicos (Anger 2001). Esta espécie apresenta 5 estágios de desenvolvimento larval, caracterizados pelo desenvolvimento de estruturas morfológicas distintas em cada fase até a metamorfose em decapodito, quando o mesmo passa a apresentar estruturas morfológicas desenvolvidas semelhantes às de um juvenil (Fincham 1979). Os camarões da espécie *P. varians* apresentam estágios de desenvolvimento larval bem distintos, facilmente identificáveis e pertencentes ao grupo dos crustáceos com desenvolvimento larval abreviado, ou seja, apresenta poucos estágios de desenvolvimento e realiza a metamorfose em poucos dias de cultivo (12 dias em média) com temperatura entre 20 a 26 °C (Fincham 1979; Oliphant et al. 2011; Oliphant et al. 2013; Oliphant e Thatje 2014).

A camarinha, nome comum pelo qual *P. varians* é conhecido em Portugal continental, é um exemplo de espécie nativa bem aproveitada pela aquicultura das regiões na qual está inserida. A maior parte das espécies de camarão produzidas no mundo são consideradas exóticas em Portugal, impossibilitando a sua produção em sistemas abertos ao exterior. Grande parte das explorações aquícolas em Portugal possuem estes sistemas, impossibilitando o aproveitamento das instalações para a produção de espécies exóticas de camarão (Encarnação 2013). Segundo os registos da FAO (2012), *P. varians* é a única espécie de camarão produzida em Portugal até 2010. Esta produção iniciou-se em 2005, e mantém-se constante ao longo dos anos, com valores anuais de produção de cerca de 1 tonelada. Atualmente a principal produção de *P. varians* está localizada na zona estuarina de Setúbal. Este organismo é utilizado como isca viva na pesca desportiva e para consumo humano, sendo exportada em grandes quantidades para Espanha, onde é utilizada como ingrediente em vários pratos regionais e petiscos. A sua procura crescente e captura nos ecossistemas naturais, salinas e reservatórios de água tem afetado os estoques naturais desta espécie e alterado a comunidade biótica no ambiente natural (Encarnação 2013).

Este camarão apresenta diversas características biológicas que o colocam numa posição propícia para ser utilizado como uma espécie modelo, nomeadamente: ciclo de vida curto, facilidade de cultivo em cativeiro, desenvolvimento larval abreviado e plasticidade à variações ambientais desfavoráveis (Calado et al. 2010). Em função destas características e à sua importância ecológica e económica, *P. varians* pode ser utilizado como espécie modelo em estudos de mudanças climáticas com alteração das condições bióticas, tais como temperatura e salinidade e tolerância a pressão (Cottin et al. 2010; 2012; Oliphant et al. 2011; 2013; Raveux et al. 2012; New et al. 2014). Adicionalmente, esta espécie pode ser usada em estudos de interações tróficas (Calado et al. 2010; Oliphant et al. 2014) e em estudos com poluentes de ambientes naturais (Domingues 2015; Pavlaki et al. 2016, 2018). Partindo destes preceitos e da importância de *P. varians* no cenário da ecologia, produção e alterações globais, esta espécie foi selecionada para desenvolver um estudo de interações tróficas alimentares na presente tese.

1.5. Aspectos nutricionais

A alimentação corresponde a um dos custos mais elevados em todos os sistemas produtivos, não sendo diferente na aquicultura. Efetivamente, a alimentação pode representar até 70% dos custos de uma produção aquícola (Pastore et al. 2012), sendo que um dos maiores gargalos da produção de organismos aquáticos, em especial camarões, é a adequação dos

ingredientes em dietas que atendam as exigências nutricionais dos organismos. A maioria dos conhecimentos gerados em nutrição de organismos aquáticos é voltado para espécies de interesse alimentar, havendo uma desproporcionalidade de pesquisas quando comparado com a produção de organismos não alimentares (Craig et al. 2017). No entanto, a nutrição de espécies não destinadas ao consumo humano deverá merecer tanta importância como as demais, principalmente quando considerado o seu valor de mercado e o avanço do estado da arte da nutrição aquícola de um modo geral (Leal et al. 2016)

Apesar dos avanços significativos da nutrição na aquicultura, o foco empregado no exercício de cada modalidade produtiva é diferenciado. Na nutrição de espécies não alimentares, a demanda de atender o crescimento acelerado e otimizado para atender o mercado alimentar não é a prioridade. Desta forma, pode haver um maior foco na sanidade do animal, nos aspectos reprodutivos e atender com maior precisão os requisitos nutricionais dos animais (Craig et al. 2017). Partindo deste princípio, é fundamental identificar os reais níveis nutricionais exigidos por cada animal, em cada fase de cultivo, pois essas exigências variam de acordo com o objetivo em cada fase de vida (D'Abramo 1998; Racotta et al. 2003; Dhont 2010; D'Abramo e New 2010).

Conhecer as exigências nutricionais básicas das espécies em cultivo serve igualmente para desenvolver pesquisas mais elaboradas no âmbito nutricional, sendo este conhecimento de base essencial para a formação de um pacote tecnológico de produção. Proteína e energia são componentes básicos da alimentação animal. A proteína tem grande função na formação de tecidos musculares, enquanto a energia é a principal fonte para o desempenho de funções fisiológicas. Identificar os níveis ótimos destas duas componentes abre espaço para pesquisas para o perfeioamento de níveis e perfis lipídicos, carboidratos, minerais e vitaminas na dieta dos animais, assim como a identificação dos alimentos/ingredientes que melhor se adequam a palatabilidade do animal, disponibilidade de aquisição no mercado e redução dos preços com aquisição dos ingredientes (Das et al. 1996; Calado 2008; De Freitas et al. 2016).

Identificar as exigências nutricionais e fisiológicas de crustáceos decapodas utilizados como organismos modelo é assim crucial, pois a maioria do conhecimento registrado na literatura não contempla este grupo específico de espécies (Calado et al. 2010). Compreender os aspectos associados a essas exigências, assim como as consequências dos organismos em cenários tróficos distintos como a escassez alimentar, alterações climáticas e antrópicas é essencial para desenvolver protocolos de cultivo compatíveis com estas espécies.

1.5.1. Proteína

Proteínas são biomoléculas abundantes que possuem diversas funções, dentre elas a função catalisadora exercida pelas enzimas. São formadas por aminoácidos (AA) ligados por ligações químicas fortes entre os seus grupamentos funcionais: amino (NH₂) e ácido carboxílico (COOH). As proteínas são a principal fonte de abastecimento das necessidades corpóreas de AA e do nitrogênio neles presentes. A proteína presente na dieta dos animais é digerida e entra na circulação na forma de AA individualizados ou mesmo como dipeptídeos (compostos por 2 AA), direcionando-se ao fígado onde ocorre o processo de metabolização. Os animais possuem a capacidade de sintetizar metade dos 20 AA necessários para a síntese proteica (não essenciais: glicina, alanina, serina, prolina, cisteína, ácido aspártico e glutâmico, asparagina, glutamina e tirosina) sendo que os outros 10 deverão estar presentes na dieta dos animais (essenciais: treonina, lisina, metionina, arginina, valina, fenilalanina, leucina, triptofano, isoleucina e histidina) face à sua incapacidade de os bio-sintetizar (Vieira 2003).

A alimentação representa a maior despesa associada a um sistema de cultivo (Akiyama et al. 1991; Lim et al. 1997; Shiau 1998; Martinez-Cordova et al. 2003). A proteína bruta (PB) é o elemento de maior valor agregado no processo de fabricação de rações (Martinez-Cordova et al. 2003; D'Abramo e New 2010), sendo um dos constituintes fundamentais na dieta de crustáceos (Cortes-Jacinto et al. 2003; Kabir-Chowdhury et al. 2008; Espinosa-Chaurand et al. 2012), pois são essenciais para a sua manutenção, mecanismos fisiológicos, reprodução e crescimento (Guillaume 1997). A utilização de proteína em alimentos formulados está diretamente relacionada aos custos produtivos (Lemos et al. 2009) tornando-se um aspecto essencial na viabilidade econômica de qualquer operação aquícola (Hari e kurup 2003; Kabir-Chowdhury et al. 2008).

O nível excelente de proteína para juvenis e adultos de *M. rosenbergii* está identificado entre os 30 a 35% (Zimmermann 1998; D'Abramo e New 2010). No entanto, as condições de cultivo, espécie e fatores abióticos, tais como temperatura e salinidade, podem fazer variar essa exigência nutricional. Atualmente, o maior gargalo na nutrição de camarões de água doce é a formulação de dietas que atendam, com precisão, suas demandas nutricionais. Goda (2008) avaliou o uso de diferentes níveis de PB na dieta de juvenis de *M. rosenbergii* e identificou um aumento no crescimento quando os organismos são alimentados com 30% de PB. Nesta mesma espécie a variação pode ir de 30 a 40% de PB em juvenis (Ashmore et al. 1985; Hari e Kurup 2003; Al-Hafedh 2007; Teshima et al. 2006; Luna et al. 2007; Arshad et al. 2007; Goda 2008; Kabir-Chowdhury et al. 2008; Amaraweera et al. 2014).

Pezzato et al. (2003) ponderaram o desenvolvimento de juvenis de *M. amazonicum* sobre diferentes níveis de PB e observaram que os maiores valores de crescimento foram atingidos quando utilizadas dietas contendo 35% de PB. Para *M. pantanalense*, o único conhecimento registrado sobre exigência nutricional é o relatado por De Freitas et al (2016) demonstrando que juvenis apresentam maiores valores de crescimento com 30% de PB na dieta, sem informações adicionais sobre as outras exigências nutricionais nesta fase, nem nas demais, do ciclo de vida deste animal. À data, não há qualquer informação referente ao efeito de diferentes níveis de PB na reprodução desta espécie ao nível da embriogênese e, consecutivamente, na qualidade e quantidade dos embriões e larvas produzidos.

1.5.2. Energia

A energia bruta é um produto da metabolização de compostos orgânicos, tais como a proteína, os carboidratos e os lipídeos. A energia oriunda da proteína pode ser economizada quando os animais conseguem utilizar energia a partir de outras fontes, tais como carboidratos e lipídeos, que por sua vez, são menos onerosas e fontes mais eficientes de energia (D'Abramo 1998). Os lipídeos fornecem uma quantidade significativamente superior de energia (mais do dobro que os carboidratos na maioria das vezes), contudo, esta não é sua função primária na nutrição. Os ácidos graxos (AG) oriundos dos lipídeos não apresentam um aproveitamento para o metabolismo energético tão eficiente como a glicose que, mesmo possuindo menor valor calórico, é bem mais eficiente e degradável pelas células até que haja a necessidade energética. Quando as fontes rápidas de glicose se esgotam, os AG saturados (encontram-se nas moléculas de triglicerídeos) fornecem a energia necessária, sendo estes bem mais calóricos que os insaturados (Vieira 2003).

Na literatura, o número de estudos focados na nutrição e quantidade de energia na dieta de reprodutores é relativamente baixo, sendo a sua maioria sobre *M. rosenbergii*, e indicando um nível de 3500 a 4000 Kcal/Kg de energia bruta na dieta de reprodutores (Das et al. 1996; D'Abramo 1998; Sorgeloos 1999; Cavalli et al. 2000; Racotta et al. 2003; D'Abramo e New 2010). Contudo, não há um consenso sobre um valor real referente à quantidade de energia e, na maioria dos casos, estes valores podem variar em função de diversos fatores (ex. interação entre animais dentro do ambiente de cultivo, densidade de estocagem, escolha e conhecimento dos ingredientes, sua digestibilidade e palatabilidade) (D'Abramo 1998; Lemos et al. 2009; Kangpanich et al. 2016).

Com relação a espécies de camarões de água doce nativas do Brasil, o número de estudos realizados é ainda mais reduzidos, sendo quase todos direcionados para a nutrição de juvenis (Pezzato et al. 2003; Hisano et al. 2008) onde os mesmos indicam uma teor de energia bruta para alimentos formulados em torno de 3600 Kcal/Kg. Estes estudos serviram de base para iniciar as pesquisas nutricionais no camarão do pantanal, *M. pantanalense*, onde De Freitas et al. (2016) identificaram os melhores níveis de proteína bruta para o crescimento de juvenis. Contudo, estes pesquisadores trabalharam apenas com um valor isoenergético de 3200 Kcal/Kg, sem verificar um possível efeito da relação energia: proteína no desenvolvimento dos animais. Identificar os níveis de energia na dieta é um desafio para iniciar o desenvolvimento da criação desta espécie, uma vez que, a adequação nutricional de espécies aquícolas ainda é um gargalo da sua produção, sejam estes organismos destinados à alimentação quanto no uso laboratorial como organismos modelo, pois todos eles possuem exigências nutricionais únicas que devem ser atendidas, sem desperdício de nutrientes e otimização de protocolos.

1.6.Otimização de protocolos de cultivo

Os crustáceos decápodos são animais de ciclo de vida complexo. Porém, se bem compreendidos quanto à sua biologia e comportamento, podem ser produzidos de forma eficiente e rentável em aquicultura, tanto para fins alimentares quanto para outros fins de valor agregado (Calado e Leal 2015; Leal et al. 2016). Camarões de diferentes ecossistemas podem apresentar diversas dinâmicas de desenvolvimento e reprodução, influenciados por sua genética, aspectos fenotípicos e condições ambientais bióticas e abióticas. Cada espécie possui adequações fisiológicas, morfológicas e comportamentais as condições ambientais do meio que estão inseridos, características estas que precisam ser estudadas e otimizadas em cada um dos sistemas de cultivo.

Conhecer a biologia basal da espécie alvo permite fomentar um pacote tecnológico para o cultivo dessa mesma espécie, sendo estas destinadas ou não à alimentação humana. É fundamental investigar como esses animais se reproduzem, seus ciclos de desenvolvimento, a maneira que as condições abióticas como temperatura e salinidade podem afetar ou aperfeiçoar sua performance. A nutrição também pode influenciar no crescimento e reprodução do animal, assim como, ela pode agir de diferentes formas em cada fase de vida, podendo ser determinante em seu desenvolvimento. A otimização dos protocolos de cultivo nos permite determinar um padrão de cultivo que pode ser aplicado nos mais diversos ambientes à escala global, favorecendo

e ampliando o uso das espécies alvo e deste modo ser capaz de desenvolver pesquisas mais aprofundadas sobre as interações ambientais e tróficas, em cenários adversos de alterações globais naturais ou resultantes de ações antrópicas.

1.7. Objetivos

O presente estudo teve como objetivo geral identificar como fatores tróficos e ambientais afetam o desenvolvimento de diversas espécies de Palaemonídeos com potencial para a aquicultura alimentar e não alimentar.

Os objetivos específicos do presente trabalho foram os seguintes:

1 – Avaliar os efeitos de uma dieta composta por diferentes níveis proteicos e energéticos na reprodução de *Macrobrachium pantanalense*.

2 – Avaliar o efeito do investimento materno de reprodutores alimentados com diferentes níveis de proteína e energia em sua dieta no desenvolvimento larval de *Macrobrachium pantanalense*.

3 – Avaliar como diferentes reduções graduais de salinidade podem influenciar o desenvolvimento larval de *Macrobrachium amazonicum*.

4 – Avaliar o efeito do investimento maternal de reprodutores em larvas e juvenis de *Palaemon varians* expostos a diferentes cenários tróficos.

**CAPÍTULO 2 – *Efeito de diferentes cenários tróficos e ambientais em
Macrobrachium spp.***

2.1 – Efeito de diferentes níveis de proteína e energia bruta no sucesso reprodutor de *Macrobrachium pantanalense*

2.1.1 Introdução

A produção da aquicultura mundial vem crescendo ano após ano. Apenas em 2014 registrou-se uma produção de 73.8 milhões de toneladas com um montante de 160,2 bilhões de dólares. (FAO 2016). Deste total, 6.915 mil toneladas corresponde a produção de crustáceos (FAO 2016), sendo que a espécie *Macrobrachium rosenbergii* demonstrou uma produção global em 2015 de 2.115 mil toneladas (FAO 2017). No Brasil, além da espécie *M. rosenbergii*, vem-se buscando trabalhar com a aquicultura de espécies nativas que também apresentam grande potencial para a aquicultura como o *Macrobrachium amazonicum* (Moraes-Riodades e Valenti 2001; Moraes-Valenti e Valenti 2010), *Macrobrachium carcinus* e *Macrobrachium acanthurus* (Valenti 1993; Kutty e Valenti 2010).

Essas espécies apresentam maior interesse comercial e, portanto, são as mais estudadas. Existem, no entanto, outras espécies que possuem aspectos atrativos à aquicultura, tal como *Macrobrachium pantanalense*. Esta espécie foi recentemente descrita como uma nova espécie (Dos Santos et al. 2013) que até então, era reconhecida como *M. amazonicum*. Todavia, as espécies apresentam diferenças morfológicas, fisiológicas, comportamentais (Anger et al. 2009; Anger e Hayd 2009, 2010; Charmantier e Anger 2011; Hayd e Anger 2013; Anger 2013) e genéticas (Weiss et al. 2015). A espécie *M. pantanalense* apresenta um grande potencial de cultivo para o mercado da aquicultura ornamental (Karim et al. 2015) e vem sendo amplamente estudada na área dos aspectos biológicos reprodutivos (Hayd e Anger 2013; Vercesi e Hayd 2015), nutricionais (De Freitas et al. 2016) e como espécie modelo para estudos de efeitos tóxicos ambientais (Soares et al. 2017) e estudos de mudanças climáticas globais em ecossistemas.

A proteína possui um importante papel no desenvolvimento de crustáceos, em especial a manutenção corporal e crescimento, podendo também desenvolver funções extras do ponto de vista fisiológico na reprodução, maturação gonadal e formação de gametas (Romagosa et al. 2012). No entanto, o seu custo é elevado para ser utilizado como fonte primária de energia (Silvia et al. 2012). Deste modo, torna-se essencial oferecer fontes de energia na dieta buscando desonerar o valor agregado da proteína. Juvenis de *M. pantanalense* conseguem se desenvolver com 30% de proteína bruta na sua dieta (De Freitas et al. 2016). No entanto, importa salientar que este estudo se limita a juvenis, os quais possuem diferentes exigências no que diz respeito à proteína e energia necessária por meio da dieta, quando comparados com reprodutores

(D'Abramo 1998; D'Abramo e New 2010). A energia bruta possui uma grande importância na reprodução dos camarões, sendo o manancial básico utilizado na embriogênese e desempenhando um papel direto na qualidade larval (Benítez-mandujano et al. 2014). De um modo geral, a energia é incrementada na dieta por meio de óleos de origem animal e/ou vegetal que são as principais e mais eficientes fontes de energia na formulação de rações. Estes óleos são convertidos em energia onde uma parte é destinada a nutrição da fêmea e a outra é destinada a fecundação, incremento maternal e por fim, convertido em reserva vitelínica para as larvas recém eclodidas (Cavalli et al. 1999; Cavalli et al. 2000).

Os estudos presentes na literatura, direcionados à nutrição de reprodutores são escassos e a maioria é destinada à espécie *M. rosenbergii*. A informação disponível pode servir de base para a construção de um plano de desenvolvimento nutricional para *M. pantanalense*, mas necessitará sempre de uma validação experimental posterior. Em *M. rosenbergii*, Cavalli et al. (1999) utilizaram 45% de proteína bruta e 3900 Kcal/Kg de energia, obtendo maior fecundidade e Das et al. (1996) obteve maiores resultados de fecundidade e produção larval com uma dieta contendo 40% de proteína bruta e 4000 Kg/Kcal de energia bruta. Em *M. amazonicum*, Ribeiro et al. (2012) obtiveram melhores resultados de fecundidade com 32% de proteína bruta e 3660 Kcal/Kg de energia bruta. A partir do observado nestes estudos percebe-se uma extensa variedade de níveis nutricionais, estes podem ser influenciados por fatores como temperatura, densidade de estocagem e até mesmo a própria fisiologia dos reprodutores.

Todas as informações presentes na literatura são, em sua maioria, trabalhos iniciais de aperfeiçoamento de dietas para camarões do gênero *Macrobrachium*, não havendo um enfoque especial para os reprodutores. Nesse ínterim, este trabalho objetivou identificar o melhor nível de proteína e energia bruta para ser utilizado na dieta de reprodutores de *Macrobrachium pantanalense*.

2.1.2 Material e métodos

O experimento foi realizado no Laboratório de Carcinologia, Carcinicultura e Ornamentais do Cerrado e Pantanal (CARCIPANTA) da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil, (20° 28' S, 55° 48' W), no período de março a julho de 2017.

Utilizou-se um delineamento inteiramente ao acaso com tratamentos compostos a partir

de 6 dietas experimentais (Tabela 1) formuladas com o auxílio do software Super Crac 5.7 Master, TD Softwares, Viçosa, MG, Brasil. com diferentes níveis de Proteína (30 e 40%), e Energia Bruta (3000, 3600, 4200 Kcal/Kg) baseado nas composições da matéria seca dos ingredientes apresentados por Rostagno et al. (2011) e as exigências nutricionais para *M. rosenbergii* (D'Abramo e New 2010), *M. amazonicum* (Pezzato et al. 2003) e juvenis de *M. pantanalense* (De Freitas et al. 2016) (Tabela 1). Os ingredientes foram homogeneizados (Figura 11) e, posteriormente, hidratados para peletização, sendo depois processados para a obtenção de grânulos com diâmetro de 0,1 mm e secos em estufa de ventilação forçada, durante 72 h a 55 °C, adaptando assim a metodologia de Pezzato et al. (2003). As análises de composição química das rações foram realizadas no Laboratório de Nutrição Animal da UEMS, conforme metodologia descrita por Detmann et al. (2012).



Figura 11 - Processo de homogeneização e confecção de dieta prática com diferentes níveis de proteína e energia bruta para uso na dieta de reprodutores de *Macrobrachium pantanalense*

Adultos de *M. pantanalense* foram obtidos da lagoa Baiazinha, localizada na cidade de Miranda – Mato Grosso do Sul, Brasil (20°16' S e 56°23' W) (Figura 12). Os animais foram transportados ao laboratório, aclimatados e alimentados com ração comercial (Gold Fish) nos primeiros 30 dias. Após o período de aclimação, 96 fêmeas e 48 machos foram selecionados aleatoriamente e estocados em aquários com volume útil de 25 L em sistema de recirculação fechado dinâmico adaptado do sistema de maturação desenvolvido por Calado et al. (2007) com filtragem biológica (20% do volume total) (Figura 13), distribuídos em 6 tratamentos experimentais com 4 réplicas (n=24), em uma proporção sexual de 1:2. No primeiro dia, a proporção alimentar correspondeu a 10% da biomassa total, a partir do segundo dia, a quantidade de alimento oferecida foi ajustada conforme a quantidade residual, distribuída quatro vezes ao dia (8:00, 11:00, 14:00 e 17:00h).



Figura 12 - Lagoa Baiazinha, Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil (A); coleta de reprodutores selvagens de *Macrobrachium pantanalense* (B).



Figura 13 - Sistema de recirculação de água fechado dinâmico experimental para reprodutores de *Macrobrachium pantanalense*. Visão geral do sistema (A); Vista de aquários individuais (B); Nível experimental de aquários (vista esquerda e direita) (C, D).

Realizou-se também o cultivo de larvas submetidas a inanição oriundas dos tratamentos para avaliar o seu desenvolvimento e o efeito das dietas parentais na sobrevivência e mudanças de estágio larval. Foram utilizadas 20 larvas em cada tratamento (4 réplicas, 5 unidades experimentais cada), as larvas foram cultivadas em placas de 6 poças com volume útil de 10 mL (Figura 14) com troca diária de água na salinidade 4 com temperatura (28 °C) e fotoperíodo (12:12h) controlados em câmara de germinação DBO (Demanda Bioquímica de Oxigênio; TE-401, Tecnal). Os estágios de desenvolvimento larval foram avaliados conforme a ecdise da larva e ao final, os animais foram observados em lupa digital Opticam HD 3.7 para avaliar o estágio final de desenvolvimento, usando o método adaptado de Vega Perez (1984). A partir disto, foi possível observar os estágios de desenvolvimento e sobrevivência, expresso pela proporção da quantidade de larvas e o estágio de desenvolvimento.

Tabela 1 - Composição percentual e química das dietas experimentais, contendo diferentes níveis de proteína bruta (PB) e energia bruta (EB), utilizadas na alimentação de reprodutores do camarão-do-Pantanal (*Macrobrachium pantanalense*)

Alimento	Tratamento					
	30 PB 3000 EB	30 PB 3600 EB	30 PB 4200 EB	40 PB 3000 EB	40 PB 3600 EB	40 PB 4200 EB
Peixe, Farinha (54) (%)	0,3500	0,3500	0,3500	0,3500	0,3500	0,3500
Soja, Conc. Prot. (60) (%)	0,1600	0,1600	0,1600	0,3200	0,3200	0,3200
Milho, Grão (%)	0,0605	0,0785	0,0785	0,0605	0,0605	0,0785
Arroz, Casca (%)	0,0500	0,0500	0,0500	0,0500	0,0500	0,0500
Óleo de Soja (%)	0,0020	0,0240	0,0560	0,0000	0,0125	0,0460
Óleo de Peixe (%)	0,0020	0,0240	0,0560	0,0000	0,0125	0,0460
Inerte (%)	0,1595	0,0745	0,0000	0,1850	0,0800	0,0050
Amido (%)	0,1765	0,2000	0,2105	0,0000	0,0800	0,0700
Calcário (%)	0,0210	0,0210	0,0210	0,0225	0,0225	0,0225
Fosfato Monoc. ¹ (%)	0,0065	0,0060	0,0060	0,0000	0,0000	0,0000
Premix ² (%)	0,0100	0,0100	0,0100	0,0100	0,0100	0,0100
BHT ³ (%)	0,0020	0,0020	0,0020	0,0020	0,0020	0,0020
Total (Kg)	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Nutriente						
Proteína Bruta (%)	29,97	30,12	30,13	39,96	40,01	40,14
Energia Bruta (Kcal/Kg)	3069,10	3609,20	4203,10	3088,60	3604,30	4218,50
Extrato Etéreo (%)	3,33	7,73	14,03	2,97	5,45	12,11
Fibra Bruta (%)	2,57	2,57	2,57	2,99	2,99	3,02
Cálcio (%)	3,02	3,02	3,02	3,01	3,01	3,01
Fósforo (%)	1,50	1,50	1,50	1,72	1,72	1,72

¹ Fosfato Monocálcico, ² Premix vitamínico e mineral-composição (por kg de produto/ Migfish 1%): Ác. Fólico: 299,88 mg, Ác. Ascórbico: 15.000,12 mg, Ác. Pantotênico: 3.000,10 mg, Biotina: 0,06 mg, Niacina (B3): 9.000,32 mg, Colina (B4): 103.500,00 mg, Vit.A: 1.000.000,00 UI, Vit. B1: 1.500,38 mg, Vit. B2: 1.500,0 mg, Vit. B6: 1.500,38 mg, Vit. D3: 240.000,00 UI, Vit. E: 10.000,00 mg, Vit. K3: 400,00 mg, Inositol: 9.999,92 mg, Ferro: 6.416,80 mg, Manganês: 8.000,40 mg, Cobre: 1.000,00 mg, Zinco:

13.999,50 mg, Iodo: 45,36 mg, Cobalto: 60,06 mg, Selênio: 60,30 mg, Magnésio: 5,10 mg, Cloro: 2,30 %, Enxofre: 0,01 %. ³ Butil hidróxitolueno (BHT).



Figura 14 - Cultivo individual em placas de larvas submetidas à inanição oriundas de reprodutores de *Macrobrachium pantanalense* alimentados com dietas contendo diferentes níveis proteicos e energéticos.

Os parâmetros de qualidade de água, oxigênio dissolvido (mg/L), temperatura (°C), pH e condutividade elétrica (mS/cm) dos tanques de cultivo, foram monitorados duas vezes por semana por meio da sonda de multiparâmetro Yellow Springs Instruments (YSI 556) e os níveis de amônia (NH_4^+) e nitrito (NO_2^-), foram determinados semanalmente por meio de kit colorimétricos LabconTest. Os parâmetros reprodutivos avaliados foram: Produção Larval – quantidade de larvas eclodidas por fêmea em uma fecundação; Fertilidade – estimada pela relação entre o número de larvas eclodidas e o peso da fêmea (larvas / peso fêmea); Esforço dedicado à reprodução (EDR) – percentual dado por eclosão (peso das larvas eclodidas / peso da fêmea x 100) e, peso (mg) das larvas recém eclodidas (Zoea I); todos os resultados foram expressos como valores médios com o respectivo desvio-padrão, assim como os valores máximos e mínimos registados (Tabela 3).

Os valores foram processados na análise de normalidade e homogeneidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Com as condições atendidas, as médias dos parâmetros avaliados foram submetidas à análise de variância com duas variáveis, proteína e energia (ANOVA de duas vias) conforme a natureza dos dados (Rohlf e Sokal 1995). Quando encontradas diferenças significativas para as variáveis analisadas ($P < 0,05$), aplicou-se o teste de Tukey-Kramer para comparação das médias. As análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico SigmaPlot 11.0.

2.1.3 Resultados

Os parâmetros de qualidade de água mantiveram-se estáveis durante todo o período experimental: temperatura: $28\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2$; condutividade elétrica: $0,001 \pm 0,01$ (mS/cm); pH: $6,5 \pm 0,5$; oxigênio dissolvido: 8 ± 1 (mg/L); assim como os níveis de amônia e nitrito estiveram sempre próximos a 0 (Tabela 2). Os parâmetros de qualidade de água encontram-se dentro do exigido e utilizado no cultivo de espécies aquáticas como peixes e crustáceos (Boyd e Zimmermann 2010). Houve efeito de interação entre os níveis de Proteína Bruta com os níveis de Energia Bruta ($P < 0,05$) para Produção larval, Fertilidade, onde ambos fatores influenciaram entre si. Já não houve interação no EDR (%) e no peso da Zoea I ($P > 0,05$).

Tabela 2 - Valores médios e desvio padrão dos parâmetros de qualidade de água obtidos no cultivo de reprodutores de *Macrobrachium pantanalense* alimentados com dietas contendo diferentes níveis proteicos e energéticos

	X \pm DP
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	28 ± 2
Condutividade elétrica (mS/cm)	$0,001 \pm 0,01$
pH	$6,5 \pm 0,5$
Oxigênio dissolvido (mg/L)	8 ± 1
Amônia (NH_4^+)	$0,0 \pm 0,02$
Nitrito (NO_2^-)	$0,0 \pm 0,01$

X – valor médio; DP – Desvio padrão

A produção larval foi maior na dieta de 30 PB/4200 EB, 104 ± 6 larvas, sendo similar estatisticamente ao valor da dieta 40 PB/3600 EB, 78 ± 7 larvas ($P > 0,05$). No entanto, a dieta 30 PB/4200 EB diferiu significativamente das demais dietas: 30 PB/3000 EB, 30 PB/3600 EB, 40 PB/3000 EB e 40 PB/4200 EB ($P < 0,05$) (Tabela 3). A fertilidade da dieta 30 PB/4200 EB, 176 ± 11 , foi superior às demais dietas ($P < 0,05$), sendo igual apenas à dieta 40 PB/3600 EB, 135 ± 11 , ($P > 0,05$) (Tabela 3). O Esforço dedicado à reprodução foi menor nos tratamentos 30 PB/3000 EB, $52,59 \pm 5,52\%$; 40 PB/3000 EB, $57,67 \pm 5,40\%$; e 30 PB/4200 EB, $59,54 \pm 6,88\%$, respectivamente, não tendo havido diferenças significativas entre os tratamentos ($P > 0,05$) (Tabela 2). No peso das zoeas obtidas, no qual o tratamento 30 PB/3600 EB apresentou as larvas com o maior peso ($3,04 \pm 0,20$ mg) e o tratamento 30 PB/3000 EB com o menor peso ($2,66 \pm 0,18$ mg), nenhum dos tratamentos diferiu significativamente dos demais ($P > 0,05$) (Tabela 3).

No desenvolvimento das larvas em regime de inanição, todos os tratamentos alcançaram o estágio III de desenvolvimento larval. Em quase todos os tratamentos as larvas sobreviveram

durante 7 dias, com excessão do tratamento 40 PB/4200 EB, que sobreviveu até o 8º dia, porém, não foram além do estágio III de desenvolvimento. Não houve diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos no que diz respeito a duração do intervalo entre mudas ($P > 0,05$) (Figura 15).

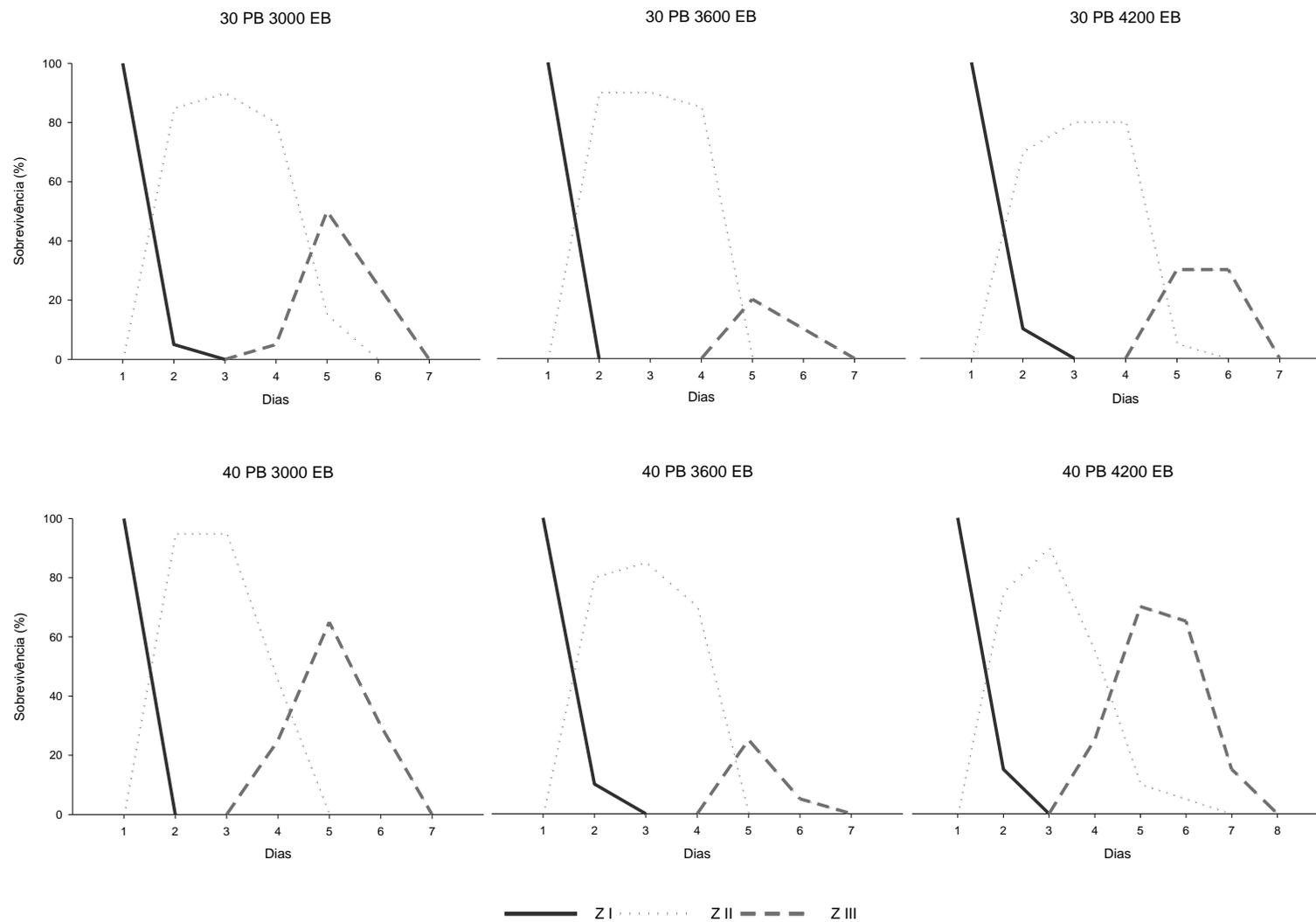


Figura 15 - Sobrevivência em dias de larvas de *Macrobrachium pantanalense* submetidas a inanição oriundas de reprodutores alimentados com diferentes dietas proteico (30 e 40 %) / energéticas (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg). Siglas: Z – Zoea; PB – Proteína Bruta; EB – Energia Bruta.

Tabela 3 -Valores médios e desvio padrão de Produção larval, Fertilidade, Esforço dedicado à reprodução – EDR (%) e Peso da Zoea I na reprodução de *Macrobrachium pantanalense* arraçoados com dietas contendo diferentes níveis de Proteína Bruta (30 e 40 %) e Energia Bruta (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg).

Parâmetros Avaliados	30 PB	30 PB	30 PB	40 PB	40 PB	40 PB
	3000 EB	3600 EB	4200 EB	3000 EB	3600 EB	4200 EB
Prod. Larval (max.)	81	127	162	73	133	71
Prod. Larval (X ± DP)	55 ± 7 ^b	63 ± 7 ^b	104 ± 6 ^a	39 ± 7 ^b	78 ± 7 ^{ab}	42 ± 9 ^b
Prod. Larval (min.)	13	29	40	16	50	26
Fertilidade (max.)	167	169	308	194	229	136
Fertilidade (X ± DP)	104 ± 11 ^b	121 ± 13 ^b	176 ± 11 ^a	93 ± 13 ^b	135 ± 11 ^{ab}	87 ± 15 ^b
Fertilidade (min.)	44	79	69	36	87	60
EDR (%) (max.)	88,74	99,78	95,56	100,59	71,43	79,13
EDR (%) (X ± DP)	52,59 ± 5,52	62,49 ± 6,15	59,54 ± 6,88	57,67 ± 5,40	69,39 ± 5,87	69,40 ± 5,40
EDR (%) (min.)	46,77	32,55	23,95	36,06	30,02	43,38
Peso ZI (mg) (max.)	4,30	3,60	3,40	3,40	3,50	3,50
Peso ZI (mg) (X ± DP)	2,66 ± 0,18	3,04 ± 0,20	2,95 ± 0,23	3,02 ± 0,18	2,99 ± 0,19	2,76 ± 0,17
Peso ZI (mg) (min.)	2,60	2,40	1,60	2,40	2,40	2,70

Valores na linha, seguidos de letras distintas, indicam diferenças estatísticas entre si (Tukey, P < 0,05). Siglas: Prod. – Produção; max – máximo; min – mínimo; X – Valor Médio; DP – Desvio-Padrão; ZI – Zoea I.

2.1.4 Discussão

Os resultados encontrados demonstraram que houve interação entre proteína e energia bruta para fertilidade e produção larval, todavia, o mesmo não foi observado no EDR e no peso das zoeas. A formulação de rações com base na energia dos nutrientes é fundamentada em estimativas, uma vez que, não existem muitos estudos detalhados em relação à espécie estudada e também, relacionado as variações de exigências nutricionais de acordo com os estágios de vida do animal e os seus hábitos alimentares (Portz e Furuya 2012). O incremento de energia na ração por meio de fontes lipídicas como óleos pode servir para poupar energia oriunda da proteína, otimizando assim o aproveitamento dessa mesma proteína a partir do consumo de energia oriundo de outra fonte nutricional e, conseqüentemente, promover um maior crescimento e uma redução de custos (Benítez-mandujano et al. 2014; Méndez-Martínez et al. 2018) e incremento nutricional na embriogênese.

Observou-se que a maior produção larval e fertilidade foi registada na dieta com o menor nível de proteína e maior nível de energia, 30 PB/4200 EB. Este resultado pode estar relacionado com o tipo de ingredientes utilizados na formulação da ração, em especial, os óleos de origem animal e vegetal. Os óleos de soja e de peixe são ingredientes importantes na dieta pois são fonte de energia para o animal durante a embriogênese (Cavalli et al. 2000), apresentando igualmente uma importante função como fonte de ácidos graxos essenciais (Garcia et al. 2012). Espécies dulcícolas possuem maior exigência de ácido linoleico (LA) *n*-6, sendo que este pode ser oferecido na dieta por meio do óleo de soja, que possui uma constituição com mais de 51% deste ácido graxo (Silvia et al. 2012), ou pelo óleo de peixe com origem em espécies de água doce, como o óleo de tilápia (*Oreochromis niloticus*) que também é rico em LA (Silvia et al. 2012). Ribeiro et al. (2012) observou que a relação de *n*-3/*n*-6 (1:2, 0,6/1,2 mg/g) na dieta de reprodutores de *M. amazonicum* promove uma maior produção de ovos quando o LA está em maior quantidade na dieta. A fertilidade registada foi superior no maior nível de energia testado, nível este similar ao encontrado por Das et al. (1996) ao avaliar dietas de reprodutores de *M. rosenbergii*. Além disso, os camarões carídeos são capazes de transformar os ácidos graxos saturados que estão presentes na dieta em formas monoinsaturadas, que são estocadas na glândula digestiva ou transportadas as glândulas reprodutivas e por fim, aos oócitos (Cavalli et al. 2000; Ribeiro et al. 2012). A fecundidade não foi avaliada neste estudo pois os animais apresentam tamanho menor se comparado a *M. rosenbergii* e *M. amazonicum*, e sua cavidade abdominal é menor e mais sensível que as demais espécies (Dos Santos et al. 2013). Este fato impossibilitou a extração dos embriões e posterior contagem para realização de análises mais específicas.

Foi observado um valor médio no esforço dedicado a reprodução entre 52 e 70%, valores estes que podem ser considerados elevados se comparados ao encontrado por Cavalli et al. (1999) que registou uma média de 11 a 13% para reprodutores de *M. rosenbergii* alimentados com diferentes composições e quantidades de ácidos graxos. O peso das larvas no primeiro estágio também não diferiu significativamente, sendo que, todos os pesos são similares ao observado para a Zoea I de *M. amazonicum* (Anger e Hayd 2010) e *M. rosenbergii* (Cavalli et al. 1999). O peso similar das larvas em todos os tratamentos pode estar associado a um aspecto característico da espécie. Foi observado em *M. pantanalense* que fêmeas de tamanho diferentes, pequenas (29 – 40 mm) e grandes (53 – 64 mm), produzem quantidades distintas de embriões entre si, entretanto, o tamanho e volume dos embriões não difere em função do tamanho da fêmea (Vercesi e Hayd 2015). Provavelmente o tamanho dos embriões ou o peso larval não estejam diretamente relacionados ao investimento materno, mas a uma característica da espécie em produzir larvas iguais. A dieta 40 PB/4200 EB apresentou sobrevivência maior nos últimos dias, muito provavelmente, em virtude de as fêmeas terem sido capazes de canalizar a energia e proteína extra na dieta para a sua descendência. No entanto, não existem à data estudos anteriores que demonstrem uma relação direta entre o nível de proteína na dieta e um aumento na fecundação ou qualidade larval (Racotta 2003).

Vale a pena considerar que a proteína não é um fator limitante e condicionante que interfira diretamente na reprodução e qualidade larval, ainda mais quando consideramos a energia utilizada pelos animais como principal fonte nutricional da embriogênese; esta pode tornar-se mais eficiente, biológica e economicamente, ao adotar-se um menor nível de proteína bruta (30%) na dieta em conjugação com um nível mais elevado de energia bruta (4200 Kcal/Kg), minimizando, deste modo, os custos econômicos inerentes à aquisição e uso de alimentos proteicos. Adicionalmente, é ainda possível proceder a uma otimização das dietas práticas, tanto para usufruto em experiências laboratoriais e, principalmente, na aquicultura comercial, uma vez que, a proteína bruta possui elevado valor agregado na formulação de rações (Cortes-Jacinto et al. 2003; Silvia et al. 2012). Verificou-se que juvenis de *M. pantanalense* possuem baixa exigência em proteína bruta, 30% (De Freitas et al. 2016), característica esta que é de fundamental importância principalmente no crescimento destes organismos. Já na fase reprodutiva, estes camarões consomem a proteína fornecida pela dieta e direcionam-a não apenas para o crescimento somático, mas, provavelmente para o investimento reprodutor sob a forma de energia. Na literatura pouco se conhece sobre o nível prático real de proteína bruta na dieta de reprodutores de camarões do gênero *Macrobrachium*, variando esse valor de 30 a 45% para *M.*

amazonicum, *M. rosenbergii* e *M. carcinus* (Das et al. 1996; Cavalli et al. 1999; Cavalli et al. 2000; Ribeiro et al. 2012; Benítez-mandujano et al. 2014).

A proporção sexual de 1:2 (macho / fêmea) pode também ter favorecido positivamente o investimento maternal, uma vez que, os organismos tiveram maior acesso a alimentação, não tendo de investir energia para competir pelo mesmo. Provavelmente, as fêmeas de *M. pantanalense* conseguiram nutrir-se de uma melhor forma e concentrar nutrientes que terão sido posteriormente canalizados para a produção de ovos. A densidade de estocagem e a proporção sexual pode influenciar diretamente na produção larval, tendo estas estado na base da adoção de uma razão inferior à utilizada para *Cherax quadricarinatus* (1:1 e 1:5 com densidade de 0,5 – 2,0 animais/m²) (Ghanawi e Saoud 2012), para *M. amazonicum* (em torno de 1:4) (Moraes-Valenti e Valenti 2010) e *M. rosenbergii* (1:20) (Daniels et al. 2010). Os camarões aceitaram bem todas as dietas testadas e não foi observada nenhuma anomalia, patologia ou alteração comportamental, apresentando estes uma sobrevivência superior a 90%.

Muito ainda há para ser estudado na nutrição de crustáceos decápodos, em especial, na reprodução do gênero *Macrobrachium*, pois pouco se conhece sobre as exigências nutricionais destes camarões para a reprodução. Existe assim a necessidade de identificar e adequar os níveis de energia, proteína e demais nutrientes às exigências específicas das diferentes espécies deste gênero, tanto para machos como para fêmeas, uma vez que ambos têm um papel fundamental na qualidade da descendência que será produzida. Este trabalho verificou assim que reprodutores de *M. pantanalense* podem ser alimentados com uma dieta contendo 30% de proteína bruta e 4200 Kcal/Kg de energia bruta, levando em consideração que a exigência de proteína na reprodução é inferior à comumente usada para camarões deste gênero e que a alta quantidade de energia, que na maioria das vezes, é oferecida pelas fontes lipídicas inseridas na dieta, possui uma importância crucial para a embriogênese, fertilidade e qualidade larval.

2.2 – Efeito de dietas parentais com diferentes níveis de proteína e energia bruta no desenvolvimento larval de *Macrobrachium pantanalense*

2.2.1 Introdução

A maioria das espécies de camarões incluídas no gênero *Macrobrachium* habitam regiões tropicais com fácil acessibilidade a águas salobras, local para onde as fêmeas fecundadas migram e eclodem seus ovos, liberando suas larvas para que estas possam realizar seu desenvolvimento (Brown et al. 2010). De forma geral, os efeitos maternos podem afetar algumas características da produção larval, sendo importante interpretar com cautela as consequências de um potencial efeito materno no desempenho da prole (Marshall e Uller 2007). Ao avaliar a transmissão de aspectos fisiológicos dos reprodutores para a prole é importante observar que a relação de incremento materno pode influenciar a qualidade dos embriões e desenvolvimento larval, mas também, esta qualidade pode ser afetada por características ambientais.

Geralmente, larvas de *Macrobrachium amazonicum* não se alimentam de fontes exógenas no primeiro estágio de desenvolvimento larval, e no segundo estágio, estes animais possuem lecitotrofia primária facultativa, ou seja, podem alimentar-se de fonte exógenas se estas estiverem disponíveis ou catabolizar as suas reservas vitelinas provenientes do investimento maternal na ausência de alimento (Anger e Hayd 2009). Ao analisar a composição química de embriões de *Macrobrachium idella*, Katre e Reddy (1982) observaram que 82% do embrião é composto de proteína e 11% de lipídeos. Contudo, durante o desenvolvimento embrionário, ocorre um aumento no volume do ovo e a prevalência dos lipídeos aumenta enquanto a de proteína se reduz. Esse padrão tem correlação com o consumo de energia pela larva nos primeiros estágios. As larvas apresentam uma redução de composição lipídica corporal duas vezes maior que a de proteína entre os dois primeiros estágios de desenvolvimento, tal como referido por Roustaian et al. (2001) para larvas de *Macrobrachium rosenbergii*.

Observando esta relação reprodução/prole, torna-se fundamental obter um conhecimento aprofundado da nutrição dos reprodutores, uma vez que, animais bem alimentados, com suas exigências nutricionais atendidas, conseguem desempenhar funções básicas de manutenção do organismo e, ao mesmo tempo, direcioná-los para a reprodução. Estes nutrientes são transferidos da glândula digestiva para a maturação dos ovários (vitelogênese), contudo, eles necessitam de ser ministrados, invariavelmente, por meio da dieta (Wickins e Lee 2002). A maioria das pesquisas na nutrição de camarões de água doce é voltada para o desenvolvimento de juvenis, não contemplando tanto a reprodução, menos ainda o efeito dos nutrientes na qualidade e

desenvolvimento larval. A proteína é um constituinte químico fundamental, principalmente no crescimento e desempenha importante papel na maturação gonadal e embriogênese junto da energia (Romagosa et al. 2012). No entanto, a utilização de proteína em rações implica em elevado investimento que pode onerar o custo final das rações (Martinez-Cordova et al. 2003; Silvia et al. 2012). Outro nutriente essencial para os crustáceos é a energia, sendo que esta é fornecida nas dietas principalmente por meio dos óleos de origem animal e vegetal, ricos em ácidos graxos (Garcia et al. 2012), no qual os mesmos são convertidos em energia, utilizados na formação dos embriões e tornando-se assim o principal manancial de incremento energético vitelínico das larvas (Cavalli et al. 1999; Cavalli et al. 2000).

Os estudos voltados à nutrição reprodutiva são concentrados, em sua maioria, para *Macrobrachium rosenbergii*, espécie de maior comercialização mundial (FAO, 2016). Contudo, as pesquisas nutricionais para reprodutores de espécies nativas brasileiras começam a surgir, nomeadamente para o camarão-do-Pantanal, *Macrobrachium pantanalense*. Esta espécie tem vindo a ganhar destaque no cenário da aquicultura brasileira, sendo que o mesmo era anteriormente reconhecido como *Macrobrachium amazonicum*. No entanto, estudos na área de biologia reprodutiva (Hayd e Anger 2013), desenvolvimento larval (Anger e Hayd 2009; Anger et al. 2009; Anger e Hayd 2010) e genéticos (Weiss et al. 2015) serviram de base para descrever este organismo como uma nova espécie (Dos Santos et al. 2013). Este camarão é uma espécie próspera para a aquicultura, tanto vocacionada para o comércio de organismos aquáticos ornamentais, face à viabilidade econômica do seu cultivo em larga escala (Karim et al. 2015), assim como para aplicações como organismo modelo em ensaios experimentais de impacto antrópicos e ambientais na região do Pantanal Sul-Matogrossense, onde é autóctone (Soares et al. 2017).

Juvenis de *M. pantanalense* apresentam ótimo crescimento com 30% de proteína bruta na dieta (De Freitas et al. 2016). No entanto, não existem há data estudos nutricionais que identifiquem um nível excelente de proteína e energia bruta na dieta dos reprodutores e, consecutivamente, a eficiência desta dieta na qualidade dos embriões e no desenvolvimento das larvas. Este estudo objetivou avaliar se dietas contendo diferentes concentrações de proteína e energia bruta ministradas aos reprodutores teriam ação direta na qualidade e desenvolvimento larval de *M. pantanalense*.

2.2.2 Material e Métodos

O experimento foi realizado no Laboratório de Carcinologia, Carcinicultura e Ornamentais do Cerrado e Pantanal (CARCIPANTA) da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil, (20° 28' S, 55° 48' W), no período de março a julho de 2017.

Larvas recém eclodidas de *M. pantanalense* foram obtidas da reprodução de machos e fêmeas alimentados com dietas contendo diferentes níveis de proteína bruta (30 e 40%) e energia bruta (3000, 3600 e 4200 kcal/kg). A composição química e percentual dessa alimentação é expressa em 6 dietas com os dois componentes nutricionais entrelaçados em fatorial: T1 – 30% / 3000 kcal/kg; T2 - 30% / 3600 kcal/kg; T3 - 30% / 4200 kcal/kg; T4 - 40% / 3000 kcal/kg; T5 - 40% / 3600 kcal/kg e T6 - 40% / 4200 kcal/kg (Tabela 1, item 2.1.2). Os tratamentos foram montados a partir do regime alimentar correspondente as seis dietas dadas aos reprodutores, distribuídos em 5 réplicas com 6 unidades experimentais cada.

Larvas recém eclodidas de cada tratamento foram cultivadas individualmente, durante 30 dias, em recipientes de vidro com volume útil de 100 mL (Figura 16), com troca parcial diária de água, em salinidade 4 (De Freitas 2015) a 28 °C, durante 30 dias. A água salobra foi obtida a partir da dissolução do sal marinho NUTRATEC em água destilada na concentração desejada. Os animais foram alimentadas com náuplios de *Artemia* sp. recém eclodidos na proporção de 8 náuplios / mL adaptado da metodologia de Maciel et al. (2012). As larvas foram estocadas nos recipientes de cultivo uma hora após a eclosão.

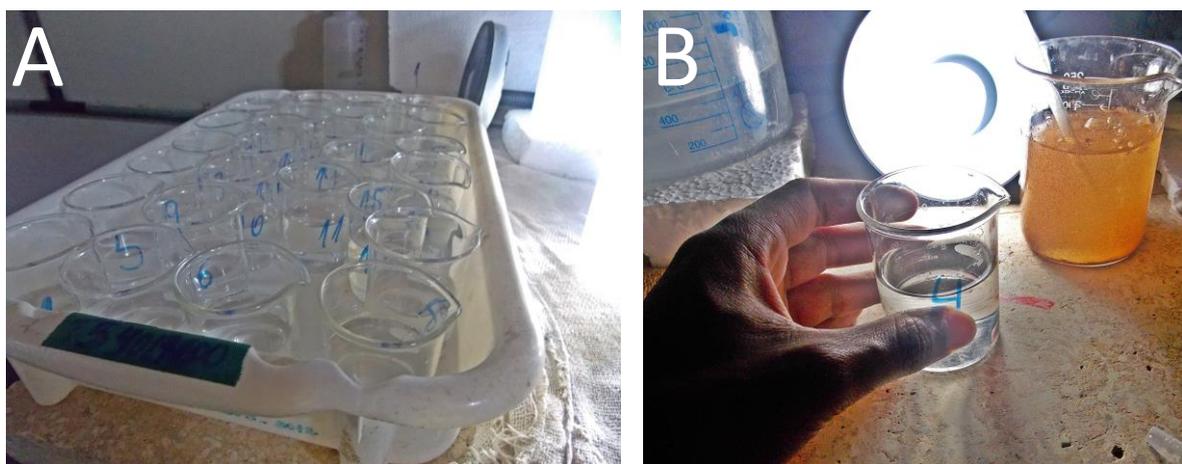


Figura 16 - Cultivo individual de larvas de *Macrobrachium pantanalense* em recipientes de 100 mL (A); Náuplios de *Artemia* sp. recém eclodidos (B).

A cada ecdise, as larvas foram analisadas em lupa digital Opticam HD 3.7 para avaliação dos estágios de desenvolvimento larval, adaptado da prancha de descrição da morfologia de *Macrobrachium amazonicum* (Vega Perez 1984) e, a partir disso, foi possível observar o desenvolvimento, a sobrevivência e o percentual de decapoditos de cada tratamento; este percentual foi expresso pela proporção da quantidade de larvas e o estágio de desenvolvimento no dia de avaliação. Foi igualmente avaliado o perfil de sincronização da metamorfose para decapodito nos diferentes dias após a eclosão. Observou-se a quantidade de larvas que realizaram metamorfose desde a detecção do primeiro decapodito até ao último, num intervalo de 21 - 35 dias após a eclosão. Os valores obtidos foram convertidos e exibidos em percentual para avaliar a tendência de metamorfose.

Ao final da larvicultura, os animais restantes foram pesados e mensurados para obtenção de parâmetros como peso (mg), comprimento total (mm), comprimento de cefalotórax (mm) (Figura 17). Para determinação do peso os animais foram liofilizados no Liofilizador Enterprise I - Terroni, durante 24 horas e pesadas na balança analítica OHAUS Adventure. As mensurações foram realizadas em lupa digital caracterizando comprimento total (CT): medida da ponta do rostro até o final do telson, (mm) e comprimento de cefalotórax (CC): medida do extremo distal do rostro ao extremo posterior do cefalotórax (mm) no qual, a partir destas medidas estimou-se uma regressão linear expressa pela equação $CT = 3,4215 CC + 2,0269$ $R^2 = 0,99$. Todos os resultados foram expressos como valores médios com o respetivo desvio-padrão, assim como os valores máximos e mínimos registados.



Figura 17 - Mensurações de comprimento total e de cefalotórax (mm) (A) e peso (mg) (B) de decapodito recém metamorfoseado de *Macrobrachium pantanalense*.

Os valores foram processados na análise de normalidade e homogeneidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Com as condições atendidas, as médias dos parâmetros avaliados foram submetidas à análise de variância com duas variáveis, proteína e

energia (ANOVA de duas vias) conforme a natureza dos dados (Rohlf e Sokal 1995). As análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico SigmaPlot 11.0.

2.2.3 Resultados

Não houve interação entre os fatores proteína e energia bruta no comprimento total (CT) e no peso dos decapoditos ($P > 0,05$). Não houve diferença significativa entre as dietas para nenhum dos parâmetros avaliados ($P > 0,05$). O tratamento 30 PB/3000 EB apresentou os decapoditos com o maior comprimento total, $6,87 \pm 0,09$ mm, tendo e a dieta 40 PB/3000 EB apresentado o menor CT, $6,58 \pm 0,10$ mm. O maior peso foi observado na dieta 30 PB/4200 EB, $3,07 \pm 0,17$ mg, enquanto o menor peso foi registrado na dieta 40 PB/4200 EB, $2,60 \pm 0,17$ mg (Tabela 4).

No desenvolvimento larval, os tratamentos 30 PB/3000 EB, 40 PB/3000 EB e 40 PB/3600 EB apresentaram sobrevivência superior a 80% ao final dos 30 dias, sendo que neste mesmo período as dietas com o percentual de larvas que metamorfosearam para decapodito foram 40 PB/3600 EB, 86%; 30 PB/3000 EB, 50% e; 40 PB/4200 EB, 50% (Figura 19). Em alguns tratamentos obtiveram-se larvas metamorfoseando no dia 21, entretanto, a partir do dia 28 foi possível verificar metamorfose em mais de 50% da população em todos os tratamentos. Apenas a dieta 40 PB/3600 EB apresentou 100% das larvas sobreviventes metamorfoseadas ao final de 30 dias, com pico de metamorfose entre os 25 e 27 dias (Figura 18).

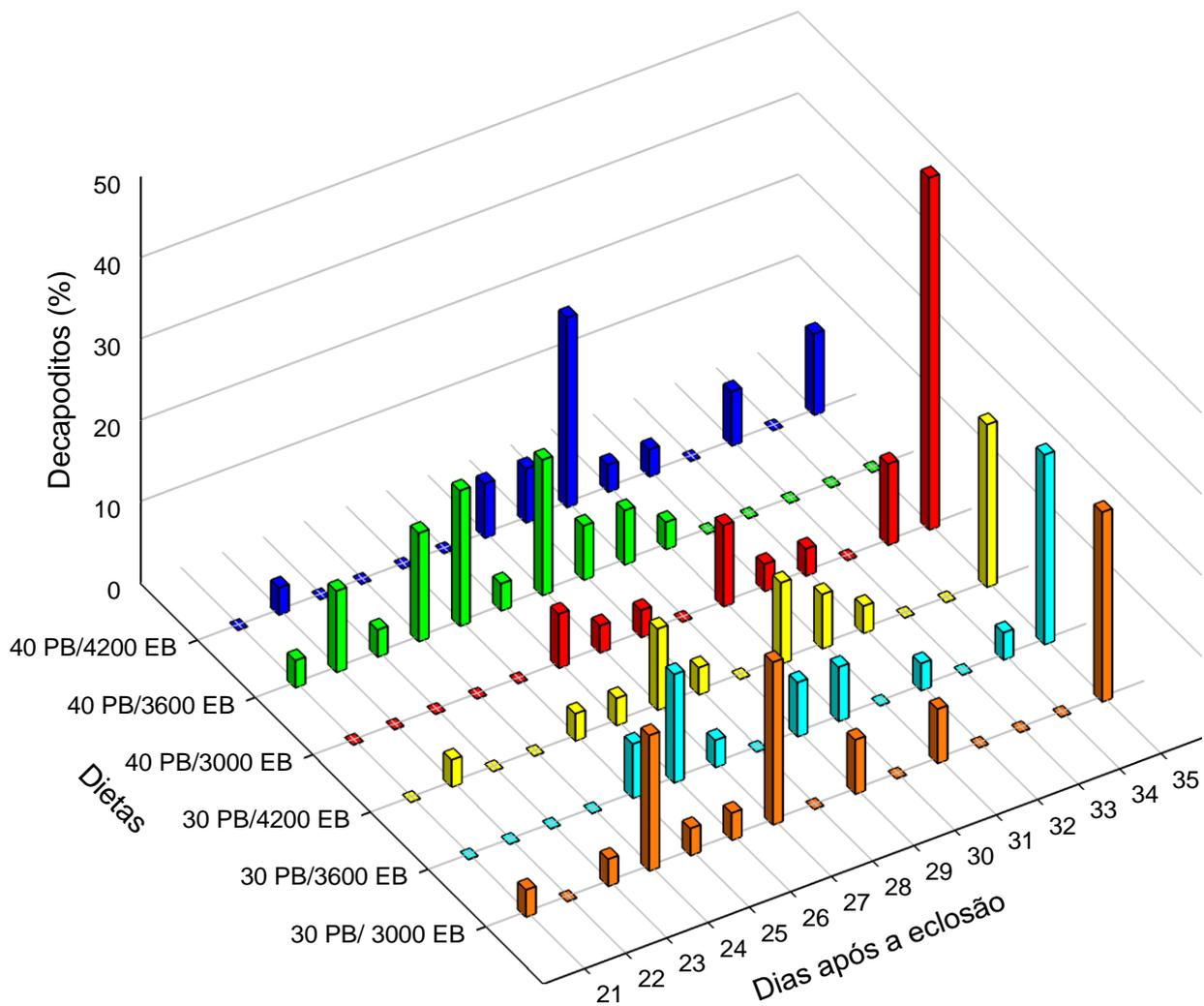


Figura 18 - Sincronismo de metamorfose de larvas para de *Macrobrachium pantanalense* decapoditos em dias após a eclosão a partir da primeira metamorfose. Larvas oriundas de reprodutores alimentados com diferentes níveis proteicos (30 e 40 %) e energéticos (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg) na dieta. Siglas: PB – Proteína Bruta (%); EB – Energia Bruta (Kcal/Kg).

Tabela 4 - Valores médios com desvio-padrão e valores máximo e mínimo de comprimento total (CT) e peso de larvas de *Macrobrachium pantanalense* arraçadas com dietas contendo diferentes níveis de Proteína Bruta (30 e 40 %) e Energia Bruta (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg)

Parâmetros Avaliados	30 PB	30 PB	30 PB	40 PB	40 PB	40 PB
	3000 EB	3600 EB	4200 EB	3000 EB	3600 EB	4200 EB
CT (mm) (max.)	8,80	7,12	7,26	7,77	7,53	7,22
CT (mm) (X ± DP)	6,87 ± 0,09	6,66 ± 0,11	6,86 ± 0,11	6,58 ± 0,10	6,76 ± 0,10	6,65 ± 0,11
CT (mm) (min.)	6,03	6,23	5,64	5,55	6,16	5,92
Peso (mg) (max.)	4,52	4,30	4,00	4,00	4,40	4,30
Peso (mg) (X ± DP)	2,71 ± 0,15	2,86 ± 0,17	3,07 ± 0,17	2,97 ± 0,15	2,76 ± 0,15	2,60 ± 0,17
Peso (mg) (min.)	1,25	1,90	1,90	1,70	1,80	1,40

Siglas: max – máximo; min – mínimo; X – Valor Médio; DP – Desvio- Padrão PB – Proteína Bruta; EB – Energia Bruta. (P > 0,05).

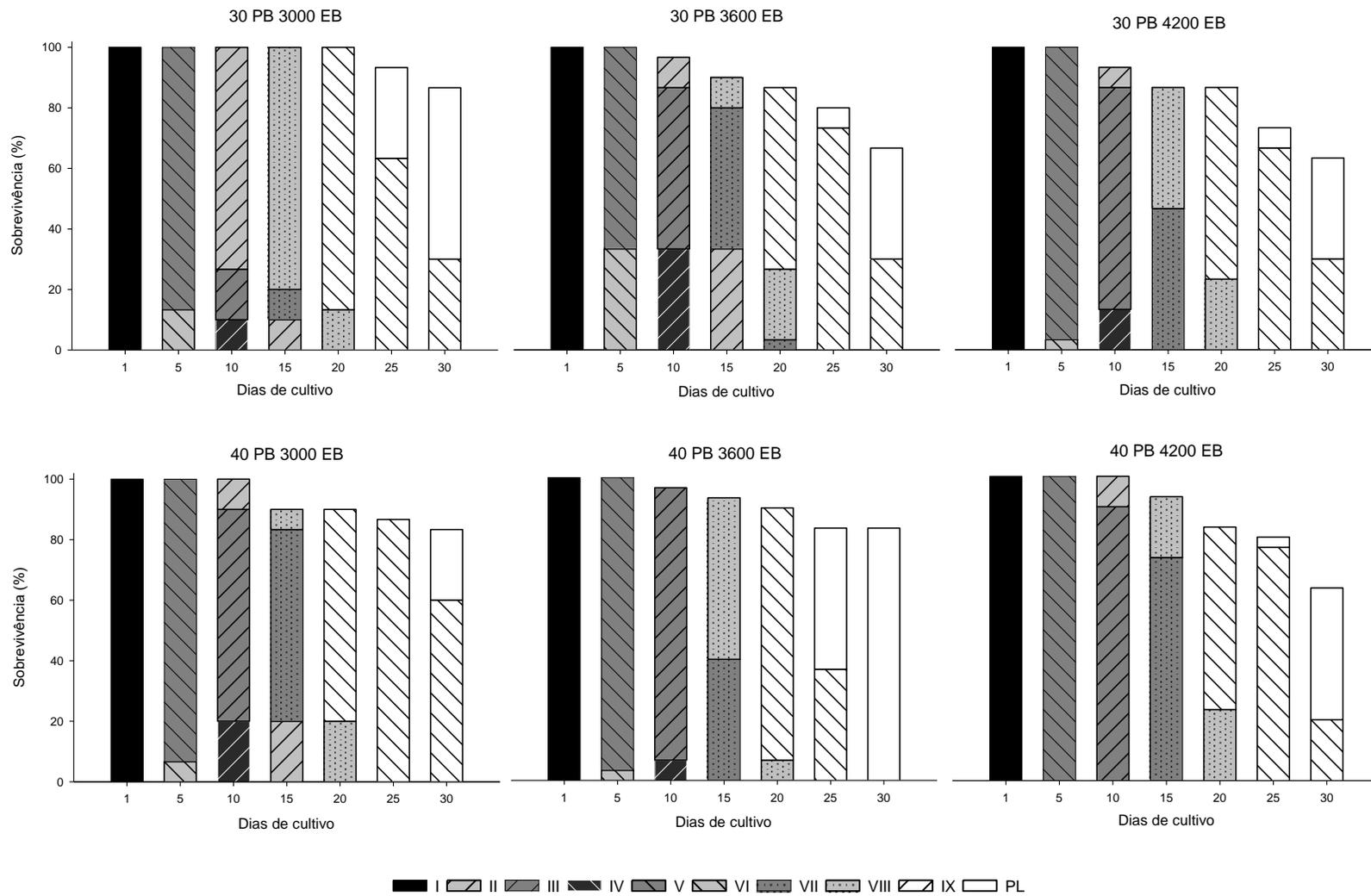


Figura 19 -Sobrevivência e desenvolvimento larval de *Macrobrachium pantanalense* em dias, oriundos de reprodutores alimentados com dieta contendo diferentes níveis proteicos (30 e 40%) e energéticos (3000, 3600 e 4200 Kcal/Kg). Siglas: I a IX – estágios de desenvolvimento larval; PL – decapoditos recém metamorfoseados.; PB – Proteína Bruta; EB – Energia Bruta.

2.2.4 Discussão

Observou-se que a interação dos fatores (Proteína e Energia Bruta) não foram determinantes no desenvolvimento dos animais, uma vez que, os fatores agem de forma independente sem conexão. Além disso, esta avaliação é complexa, já que o efeito da interação seria mais preciso na mensuração dos parâmetros reprodutivos, do que necessariamente na qualidade e desenvolvimento larval.

As dietas 30 PB/3000 EB e 30 PB/4200 EB deram origem à produção de decapoditos com os maiores valores de comprimento total, podendo este resultado estar diretamente relacionado a diversos fatores nutricionais. Os efeitos maternos podem ser um dos principais motivos destes resultados, uma vez que, todas as larvas, de todas os tratamentos, foram alimentadas com náuplios de *Artemia* sp. recém eclodidos, não consumindo e nem sendo suplementados com nenhuma fonte nutricional distinta. Larvas de *M. amazonicum* e *M. pantanalense* (na época ainda descrito como *M. amazonicum*) apresentam lecitrotofia primária obrigatória no estágio de Zoea I (Z I), portanto, não se alimentam de fontes exógenas utilizando, única e exclusivamente, sua reserva vitelínica. Já no estágio de Z II esses animais apresentam lecitrotofia primária facultativa, podendo ingerir alimentação exógena, catabolizar as suas próprias reservas vitelínicas ou usufruir de ambas as vias para se nutrir (Anger e Hayd 2009, 2010). Considerando ainda a importância das reservas vitelínicas, *M. amazonicum* possui uma maior resistência à inanição, face ao maior investimento materno, pois consegue sobreviver até 15 dias enquanto *M. pantanalense* demonstra uma menor resistência, sobrevivendo apenas 9 dias quando em inanição (Anger e Hayd 2010).

A proteína possui papel importante no desenvolvimento de crustáceos, além de atuar diretamente no crescimento e manutenção corporal básico, também participa na manutenção fisiológica reprodutiva, maturação das gônadas e formação dos gametas (Romagosa et al. 2012). Além da ação nos reprodutores, a proteína tem função significativa no desenvolvimento larval, é o maior constituinte do organismo e representa quase 60% da composição corporal de larvas de *M. rosenbergii*, aumentando ao longo do desenvolvimento larval (Roustaian et al. 2001). Os mesmos autores verificaram também que as larvas não alimentadas apresentaram uma redução acentuada nos níveis lipídicos. Provavelmente, em função da catabolização dos lipídeos, assim, conservando a proteína corporal em Z II. Analisando a composição de aminoácidos essenciais e não essenciais, observou-se que larvas de *M. rosenbergii* em Z I, apresentam altos teores de Ácido Glutâmico e Fenilalanina + Cistina (Roustaian et al. 2000). Esta informação pode ser útil no

processo de confecção de dietas para reprodutores, uma vez que, a suplementação de aminoácidos na dieta pode ter efeito direto na qualidade e desenvolvimento larval.

Além da proteína, a energia possui crucial importância na relação investimento materno/qualidade larval. As dietas testadas foram confeccionadas considerando que a base do fornecimento da energia fosse oriunda de óleos de soja, rico em ácido linoleico (LA), $n-6$, e de peixe de origem dulcícola, também rico em LA (Silvia et al. 2012). Ácidos graxos são a principal fonte energética, sendo metabolizados em grandes quantidades para o desenvolvimento, crescimento, de juvenis e para o processo reprodutivo de maturação das gônadas femininas e masculinas (Garcia et al. 2012). Os crustáceos possuem a capacidade de modificar os ácidos graxos saturados em ácidos graxos monossaturados, estes são armazenados nas glândulas intestinais ou são direcionados às glândulas reprodutoras e depois, aos embriões (Cavalli et al. 2000; Ribeiro et al. 2012). Camarões de água doce possuem em sua composição uma maior quantidade de ácidos graxos $n-6$, como visto em *M. rosenbergii* (Roustaian et al. 1999; Cavalli et al. 2001) e *M. amazonicum* (Ribeiro et al. 2012). Na composição corporal de larvas de *M. rosenbergii*, os lipídeos correspondem a cerca de 34% da composição destes organismos. (Roustaian et al. 2001). Roustaian et al. (2001) verificaram que o desenvolvimento larval é caracterizado por um aumento no teor proteico corporal e uma redução da concentração lipídica no organismo. A quantidade de lipídeos na constituição corporal reduz quase que pela metade, isso pode estar diretamente relacionado ao consumo das reservas vitelínicas, aparentemente, derivada de uma necessidade energética superior nos estágios iniciais de desenvolvimento, entre Z I e Z II. Essa degradação dos lipídeos, garante que a energia materna investida na vitelogênese seja, mais cedo ou mais tarde, transformada em energia metabólica e como precursora química para a síntese de novos tecidos, reconstrução do desenvolvimento e crescimento da larva (Anger e Hayd 2009).

O peso também foi superior na dieta 30 PB/ 4200 EB, podendo ser relacionado ao tamanho do ovo. É possível que o desempenho superior das larvas obtidas de reprodutores alimentados com a dieta 30 PB/ 4200 EB possa estar associado ao incremento de energia na dieta dos reprodutores e o mesmo ser canalizado para a produção de oócitos com níveis superiores de reservas vitelinas. Katre e Reddy (1982) observaram que há uma variação na composição química dos ovos de *Macrobrachium lamarrei*, pois à medida que o peso do ovo aumenta, ocorre um aumento na proporção de gordura e uma diminuição de proteína, podendo os lipídeos representar até 54% da composição do ovo. Esta retenção seletiva dos lipídeos permitirá

certamente que estas moléculas possam ser catabolizadas nos primeiros estágios larvais nos cenários de lecitotofia primária obrigatória e facultativa.

Observando o desenvolvimento larval, todas as dietas promoveram uma sobrevivência larval superior a 60%, sendo que o maior percentual de decapoditos foi registrado na dieta 40 PB/3600 EB. Considerando que todas as dietas tiveram um ótimo desempenho final, incluindo aquelas que apresentaram 30% de PB, torna-se mais interessante utilizar dietas com menores níveis de proteína para reduzir o custo final das mesmas no processo de fabricação de rações. Outro ponto que deve ser considerado é a diferença entre a qualidade larval obtida de reprodutores alimentados com dietas artificiais e dos animais obtidos na natureza. Hayd e Anger (2013) estudaram aspectos reprodutivos de *M. pantanalense* da natureza e observaram uma fecundidade máxima de 676 larvas por fêmea. Já Vercesi e Hayd (2015) em condições naturais observaram fêmeas grandes de *M. pantanalense* com uma média de 429 ovos. Balamurugan et al. (2015) verificou que a quantidade de ácidos graxos *n*-6 em larvas de *M. rosenbergii* também é superior em animais da natureza se comparados a larvas oriundas de reprodutores de sistemas de produção. Outros estudos, com outras espécies, demonstram uma diferença qualitativa de larvas de ambientes controlados para as larvas obtidas de reprodutores da natureza, como descrito por Calado et al. (2009).

A qualidade do ovo e da larva depende principalmente da condição fisiológica dos reprodutores, mas também das condições ambientais presentes no sistema de produção (Racotta 2003), tais como a qualidade da água, densidade de estocagem, competição por alimento e outros. O estudo dos efeitos carreados de uma fase de vida para outra, principalmente em organismos com ciclos de vida bifásicos e complexos (como os crustáceos decápodos), é essencial para otimizar os sistemas de produção. A ecologia trófica de animais com ciclo de vida complexo pode ser a chave principal para determinar a capacidade de um organismo para crescer, desenvolver, sobreviver e reproduzir (Calado e Leal 2015).

O sincronismo de metamorfose foi mais adiantado em larvas obtidas a partir de reprodutores alimentados com a dieta 40 PB/ 3600 EB, fato interessante quando consideramos a importância da metamorfose precoce. Larvas de *Lysmata seticaudata* que metamorfoseiam mais cedo, porém com menor tamanho, podem se desenvolver melhor nos estágios seguintes de vida do que larvas que retardam sua metamorfose e apresentam um maior tamanho aquando da metamorfose (Carvalho e Calado 2018). O tratamento 30 PB/ 4200 EB apresentou um resultado similar de sincronização de metamorfose, com atraso aproximado de 2 dias, fato este que nos

leva considerar este tratamento uma opção mais viável a adotar para uma aplicação comercial, uma vez que, o desempenho zootécnico e sincronização de metamorfose foi similar em ambos os tratamentos e, numa ótica econômica, o uso de um nível inferior de proteína é mais interessante pois minimiza o custo associado à alimentação dos organismos (Martinez-Cordova et al. 2003; Silvia et al. 2012).

Sabe-se que ainda há muito para ser estudado no que diz respeito à nutrição de reprodutores, não apenas para *M. pantanalense*, mas para várias espécies de camarões de água doce. Conhecer mais e melhor as suas exigências nutricionais e verificar como o uso adequado dos ingredientes pode otimizar a qualidade da reserva nutricional das larvas e talvez até, do desenvolvimento larval, é fundamental para ampliar o pacote tecnológico de desenvolvimento para estas espécies. Observou-se com esta pesquisa que as dietas contendo diferentes níveis de proteína e energia bruta ministradas nos reprodutores de *M. pantanalense* não tiveram efeito significativo no desenvolvimento larval. Economicamente, torna-se assim mais interessante o uso de uma dieta com um nível proteico mais baixo e um nível de energia mais elevado (30 PB/4200 EB).

2.3 – Efeito da redução gradual de salinidade no desenvolvimento larval de *Macrobrachium amazonicum*

2.3.1 Introdução

Macrobrachium amazonicum é uma espécie de camarão carídeo que possui ampla distribuição nos mais diversos ambientes (lagos, reservatórios, rios, planícies alagadas e estuários) de regiões tropicais e subtropicais da América do Sul (Maciel e Valenti 2009). Este animal é altamente explorado pela pesca artesanal no norte e nordeste do Brasil, e sua comercialização é bastante popular nesta região (Moraes-Riodades e Valenti 2001). Dentre as espécies produzidas no Brasil, *M. amazonicum* é a espécie nativa de maior produção e vem sendo amplamente estudada em diversas áreas, nomeadamente: desenvolvimento larval (Hayd et al. 2008), alimentação e hábitos alimentares (Maciel 2007; Araujo e Valenti 2007; Preto et al. 2008; Anger e Hayd 2009; Maciel et al. 2012; Maciel e Valenti 2014), nutrição (Pezzato et al. 2003), reprodução (Moraes-Riodades e Valenti 2004; Moraes-Valenti e Valenti 2010; Meireles et al. 2013; Augusto e Valenti 2016), estresse por compostos nitrogenados (Hayd et al. 2010, 2014), sistema de cultivo (Valenti et al. 2009), viabilidade econômica (Valenti et al. 2011) e como espécie modelo em estudos de impactos ambientais e alterações globais (Soares et al. 2017) entre outros.

Macrobrachium amazonicum é um animal que possui ciclo de vida bifásico, ou seja, realiza seu desenvolvimento com uma fase bentônica e outra planctônica (Anger et al. 2009). Sua fase planctônica ocorre durante o desenvolvimento larval, em águas com baixa salinidade (salobra) (Anger 2013). O nível indicado de salinidade para uso no cultivo comercial das larvas desta espécie é entre 10 e 12 (Guest e Durocher 1979; Maciel e Valenti 2009; Moraes-Valenti e Valenti 2010; Marques e Moraes-Valenti 2012; Hayd et al. 2017), contudo, a literatura também mostra que estes animais possuem diferentes fases de desenvolvimento larval e sua capacidade de osmorregulação com o meio pode variar em função do estágio de zoea em que se encontra. Charmantier e Anger (2011) observaram que larvas de *M. amazonicum* apresentam uma capacidade osmorreguladora que lhes possibilita permanecer em água doce no estágio de Zoea I; todavia, esta habilidade reduz-se 24 h após a eclosão, o que diminui a resistência dos animais à água doce. Já Soeiro et al. (2016) verificaram que larvas oriundas de matrizes de várzeas de rio se desenvolvem com salinidade menor e chegam a metamorfosear em água com salinidade próxima de 0, diferente de larvas oriundas de matrizes obtidas da região de estuário, uma observação similar ao que Araujo e Valenti (2010) haviam verificado. Efetivamente, as larvas

desta espécie conseguem se desenvolver com uma salinidade entre 0,5 e 1, tal como descrito por Guest e Durocher (1979).

A salinidade é um dos principais fatores a ser abordado, principalmente ao considerar a reprodução e o desenvolvimento em ambientes com grandes flutuações. Por outro lado, um estabelecimento bem sucedido de uma população em tal ambiente é diretamente ligado a maneira como seus integrantes reagem a ele em cada fase do seu ciclo de vida (Pequeux 1995). O camarão *M. amazonicum* é um organismo diádromo, ou seja, migra da água doce para a água salgada durante a sua época de reprodução nas zonas costeiras (Anger 2013). Esta espécie apresenta hiporregulação em salinidades acima de 20 (Charmantier e Anger 2011), onde o mesmo enfrenta a desidratação causada pela invasão de íons em seu metabolismo e a manutenção do equilíbrio entre água e minerais é proporcionada, principalmente, por mecanismos de transporte iônico entre o ambiente e os fluidos corporais do animal (Pequeux 1995; Charmantier et al. 2009; Boudour-Bouchecker et al. 2013). Nesse ínterim, torna-se necessário verificar como *M. amazonicum* se comporta fisiologicamente, com o avanço dos estágios de desenvolvimento larval, no processo de osmorregulação em cada fase da sua larvicultura. Adicionalmente, importa verificar se a sua capacidade osmorregulatória se torna mais eficaz em condições ambientais mais favoráveis ao seu desenvolvimento, reduzindo os impactos negativos (do ponto de vista energético e fisiológico) causados pelo esforço da osmorregulação. No âmbito desta arguição, o presente trabalho buscou avaliar o desenvolvimento de larvas de *M. amazonicum* cultivadas em diferentes regimes de graduação decrescente de salinidade conforme o avanço dos dias de cultivo até à metamorfose.

2.3.2 Material e métodos

O experimento foi realizado no Laboratório de Carcinologia, Carcinicultura e Ornamentais do Cerrado e Pantanal (CARCIPANTA) da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil, (20° 28' S, 55° 48' W), no período de julho a agosto de 2017.

Larvas recém eclodidas de *M. amazonicum* foram obtidas da segunda geração de matrizes oriundas de reprodutores cedidos pelo Centro de Aquicultura da Universidade Estadual Paulista (CAUNESP), Jaboticabal, São Paulo, Brasil (21° 14' S, 48° 17' W). As larvas foram cultivadas individualmente em recipientes de vidro com volume útil de 100 mL (Figura 16, item 2.2.2) com troca parcial diária de água, a 28 °C até a obtenção de 60% de decapoditos, aproximadamente 21

dias. Os animais foram alimentados com náuplios de *Artemia* sp. recém eclodidos na proporção de 8 náuplios/mL adaptado da metodologia de Maciel et al. (2012).

Os animais foram cultivados em diferentes gradientes de salinidades durante o período experimental compondo os tratamentos expressos por: T1 (10) – larvas cultivadas do dia 1 ao dia 21 em salinidade 10 (Moraes-Valenti e Valenti 2010); T2 (10-5) – Larvas cultivadas inicialmente em salinidade 10 com uma redução para a salinidade 5 no 10º dia de cultivo; T3 (10-8-5) – larvas cultivadas inicialmente em salinidade 10 com redução para a salinidade 8 no 10º dia de cultivo e uma nova redução para salinidade 5 no 15º dia de cultivo, e; T4 (10-8-5-3) - larvas cultivadas inicialmente em salinidade 10 com redução para a salinidade 8 no 10º dia de cultivo, outra redução para salinidade 5 no 15º dia e outra redução para salinidade 3 no 17º dia de cultivo (Tabela 5); todos com 5 réplicas e 6 unidades experimentais cada. A água salobra utilizada no cultivo foi obtida a partir da dissolução do sal marinho NUTRATEC em água destilada nas concentrações exigidas em cada tratamento. A salinidade foi monitorada diariamente por meio do equipamento multiparâmetro de qualidade de água HANNA e em caso de aumento no nível de salinidade, o mesmo era corrigido pela adição de água destilada.

Tabela 5 - Caracterização dos gradientes de redução de salinidades em dias no cultivo de larvas de *Macrobrachium amazonicum*.

Dias de cultivo	Salinidades			
	01-10	11-15	16-17	18-21
T1	10	10	10	10
T2	10	5	5	5
T3	10	8	5	5
T4	10	8	5	3

A cada ecdise, as larvas foram analisadas em lupa digital Opticam HD 3.7 para avaliação do desenvolvimento larval baseado na descrição morfológica para os estágios de desenvolvimento de *M. amazonicum* (Vega Perez 1984) e, a partir disso, montado o esquema de crescimento de cada tratamento. Este por sua vez, foi expresso pela proporção da quantidade de larvas e o estágio de desenvolvimento no dia de avaliação, em percentual. Montou-se também um esquema gráfico para demonstrar o perfil de sincronização da metamorfose para decapodito em dias após a eclosão. Observou-se a quantidade de larvas que realizaram metamorfose para decapodito desde o primeiro animal a metamorfosear até a ultimo, num intervalo de 18 a 30 dias após a eclosão. Os valores obtidos foram convertidos e exibidos em percentual para avaliar a tendência de metamorfose.

Ao final da larvicultura, os animais sobreviventes foram pesados e mensurados para obtenção de parâmetros como peso úmido (mg), peso seco (μg), comprimento total (mm), comprimento de cefalotórax (mm), sobrevivência (%) e quantidade de pós-larvas (%). Para a determinação de peso úmido, as larvas foram secas com papel toalha durante 5 segundos e pesadas na balança analítica OHAUS Adventure. Para determinação do peso seco, os animais foram liofilizados no equipamento Enterprise I - Terroni, durante 24 horas e pesadas em balança de precisão 0,0001 g (Kern). As mensurações foram realizadas em lupa digital Opticam HD 3.7 caracterizando comprimento total (CT): medida da ponta do rostro até o final do telson (mm) e comprimento de cefalotórax (CC): medida do extremo distal do rostro ao extremo posterior do cefalotórax (mm), após isso, criou-se uma reta de regressão linear entre o CT e o CC que foi expressa pela equação: $CT = 3,4215*CC + 2,0269$; $R^2 = 0,91$. Todos os resultados foram expressos como valores médios com o respectivo desvio-padrão, assim como os valores máximos e mínimos registados.

Os valores foram processados na análise de normalidade e homogeneidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Com as condições atendidas, as médias dos parâmetros avaliados foram submetidas à análise de variância (ANOVA de uma via) conforme a natureza dos dados (Rohlf e Sokal 1995). Quando encontradas diferenças significativas para as variáveis analisadas ($P < 0,05$), aplicou-se o teste de Tukey-Kramer para comparação das médias. As análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico SigmaPlot 11.0.

2.3.3 Resultados

Os parâmetros de crescimento avaliados nos diversos gradientes de salinidade deste experimento apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre si ($P < 0,05$) (Tabela 6). No comprimento total, T1 (10) ($5,85 \pm 0,29$ mm) foi similar a T2 (10-5) ($5,68 \pm 0,24$ mm), contudo, este diferiu dos demais tratamentos ($P < 0,05$). No Peso úmido, T1 (10) apresentou o maior valor médio ($2,41 \pm 0,60$ mg) diferindo de todos os outros tratamentos ($P < 0,05$). No peso seco, as médias de T1 (10) ($664,08 \pm 115,68$ μg) e T3 (10-8-5) ($599,65 \pm 92,11$ μg) foram iguais estatisticamente ($P > 0,05$), contudo, T1 (10) foi superior a T3 (10-8-5) e diferiu de T2 (10-5) e T4 (10-8-5-3) estatisticamente ($P < 0,05$).

Os resultados obtidos no desenvolvimento larval dos animais em seus respectivos tratamentos estão representados na figura 21. Observou-se uma sobrevivência superior a 70% em todos os tratamentos, contudo, a maior sobrevivência foi registada em T1 (10) (96,7%) e a menor

sobrevivência foi observada em T4 (10-8-5-3) (73,3%). Já na quantidade de pós-larvas produzidas durante os dias de cultivo, os resultados mostram que os tratamentos T3 (10-8-5) e T4 (10-8-5-3) apresentaram o maior percentual de animais metamorfoseados, 63,3 e 66,7% respectivamente. T1 (10) resultou em 43,3% de pós-larvas e o menor percentual de animais metamorfoseados foi registrado em T2 (10-5) 33,3%. Na sincronização de metamorfose para decapodito, o maior pico foi obtido no dia 21 em todos os gradientes de salinidade, contudo, os gradientes T3 (10-8-5) e T4 (10-8-5-3) apresentaram maior percentual de metamorfose nos dias 18, 19 e 20, enquanto o gradiente T2 (10-5) apresentou uma tendência de sincronização mais tardia (Figura 20).

Tabela 6 -Valores médios com desvio-padrão, valores máximos e mínimos de comprimento total (CT), peso úmido (mg) e peso seco (μg) de pós-larvas de *Macrobrachium amazonicum* submetidas a diferentes graduações de salinidade durante o período de cultivo.

Tratamento	T1 (10)	T2 (10-5)	T3 (10-8-5)	T4 (10-8-5-3)
CT (max.)	6,47	6,16	6,06	6,23
CT ($X \pm DP$)	$5,85 \pm 0,29^a$	$5,68 \pm 0,24^{ab}$	$5,66 \pm 0,21^b$	$5,64 \pm 0,20^b$
CT (min.)	5,41	5,20	5,24	5,38
Peso úmido (max.)	3,80	2,60	2,50	2,20
Peso úmido ($X \pm DP$)	$2,41 \pm 0,60^a$	$1,88 \pm 0,36^b$	$2,16 \pm 0,23^b$	$1,90 \pm 0,20^b$
Peso úmido (min.)	1,50	1,20	1,70	1,50
Peso seco (max.)	886,00	747,00	757,00	655,00
Peso seco ($X \pm DP$)	$664,08 \pm 115,68^a$	$516,39 \pm 110,67^c$	$599,65 \pm 92,11^{ab}$	$558,13 \pm 69,82^{bc}$
Peso seco (min.)	558,00	253,00	370,00	433,00

Valores na coluna, seguidos de letras distintas, diferem entre si (Tukey, $P < 0,05$). (T1) cultivados em salinidade 10 (ciclo completo); (T2) cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 5 no 10º dia de cultivo; (T3) cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia e redução para salinidade 5 no 15º dia de cultivo; (T4) cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia, redução para salinidade 5 no 15º dia e redução para salinidade 3 no 17º dia de cultivo. Siglas: max – máximo; min – mínimo; X – Valor Médio; DP – Desvio-Padrão.

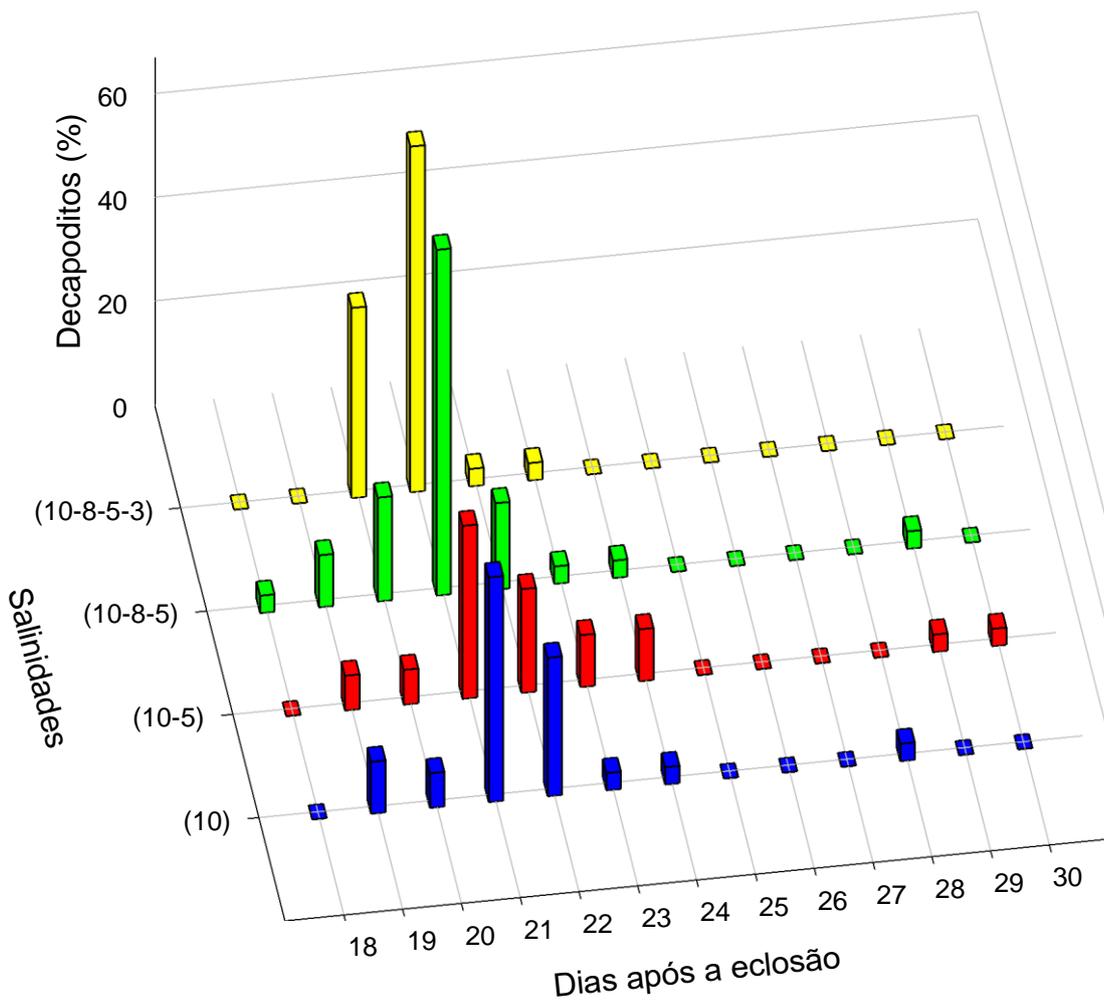


Figura 20– Sincronismo de metamorfose de larvas de *Macrobrachium amazonicum* para decapoditos a partir da primeira metamorfose. Cultivo em diferentes gradientes de salinidade. T1 (10) - cultivados em salinidade 10 (ciclo completo); T2 (10-5) - cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 5 no 10º dia de cultivo; T3 (10-8-5) - cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia e redução para salinidade 5 no 15º dia de cultivo e; T4 (10-8-5-3) - cultivados em salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia, redução para salinidade 5 no 15º dia e redução para salinidade 3 no 17º dia de cultivo.

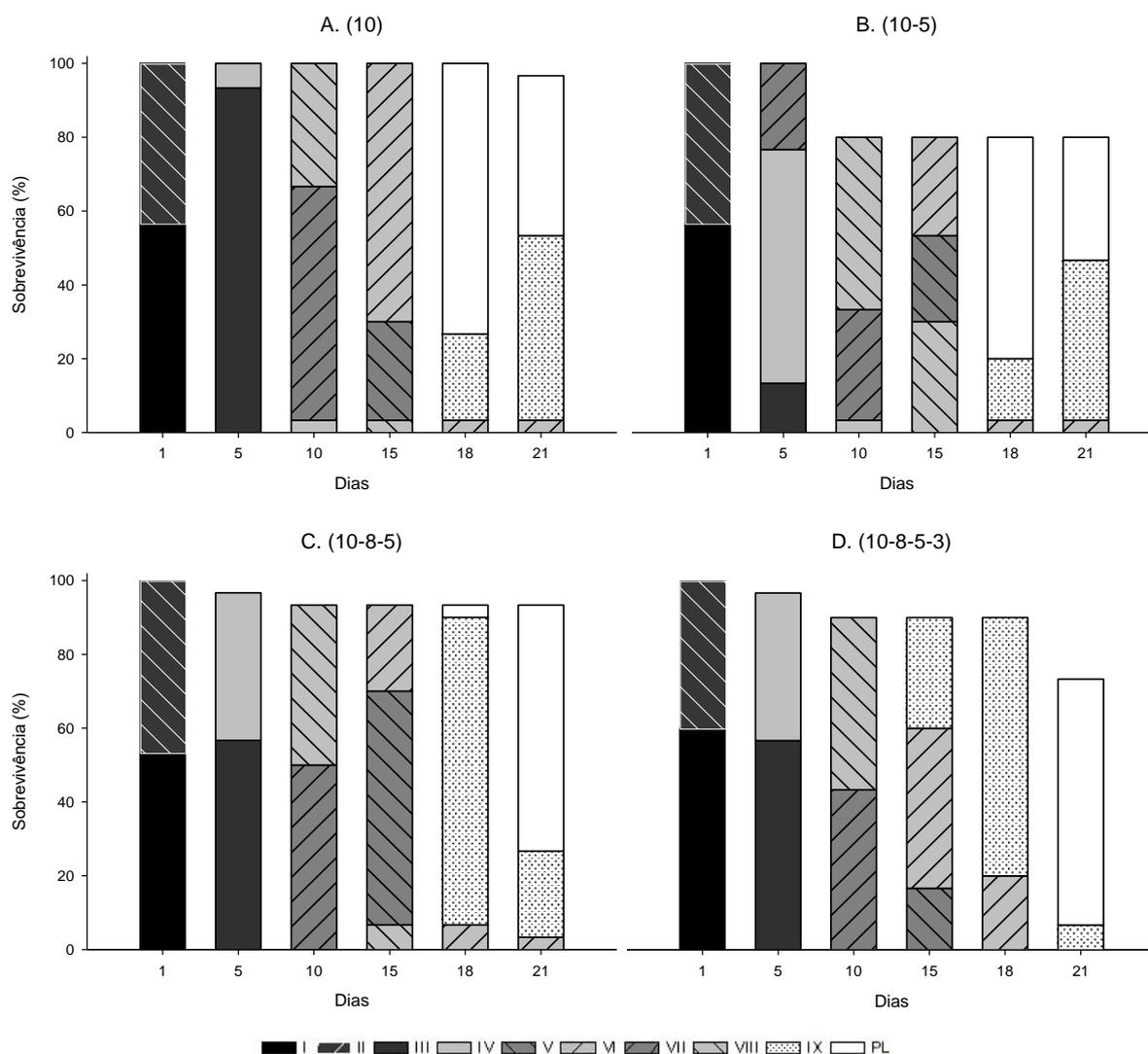


Figura 21 - Sobrevivência e desenvolvimento larval em dias de *Macrobrachium amazonicum* cultivados em: A - salinidade 10 (ciclo completo); B - salinidade 10 com redução para salinidade 5 no 10º dia de cultivo; C - salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia e redução para salinidade 5 no 15º dia de cultivo; D - salinidade 10 com redução para salinidade 8 no 10º dia, redução para salinidade 5 no 15º dia e redução para salinidade 3 no 17º dia de cultivo; I a IX – estágios de desenvolvimento larval; PL – decapoditos recém metamorfoseados.

2.3.4 Discussão

Os resultados dos parâmetros de crescimento observados neste experimento demonstram um comportamento similar ao obtido na literatura, contudo, alguns aspectos diferentes devem ser mencionados. O comprimento total registrado nos decapoditos foi maior no gradiente de salinidade 10 (sem alteração de salinidade durante o ciclo de desenvolvimento), resultado similar ao recomendado na literatura para a larvicultura desta espécie (Maciel e Valenti 2009; Moraes-Valenti e Valenti 2010). Hayd et al. (2017) obtiveram resultados semelhantes no desenvolvimento larval de *M. amazonicum* com a ressalva de que o uso de sais artificiais no

cultivo é viável, principalmente em regiões distantes do mar e que o mesmo não apresenta risco por contaminação ou infecto parasitas presentes no ambiente natural. O peso úmido e seco, também foram superiores no gradiente de salinidade 10, embora o peso seco do gradiente de salinidade 10-8-5 tenha sido estatisticamente semelhante ao registrado no gradiente 10. Sabe-se que *M. amazonicum* é um animal de grande plasticidade ambiental e consegue se desenvolver numa variação de salinidade de 1 a 30 (Guest e Durocher 1979; Moraes-Valenti e Valenti 2010). Crustáceos decápodos são animais que possuem uma grande plasticidade em sua biologia, podendo, de um modo geral, tolerar variações de salinidade. Na região amazônica do Brasil esta característica é observada em animais que se encontram em braços de rios (várzeas) e em regiões de estuário, apresentando fisiologia euralina (Soeiro et al. 2016), conseguindo se adaptar a diferentes níveis de salinidade, principalmente na fase de desenvolvimento larval.

O desenvolvimento dos animais, nos diversos gradientes de variação de salinidade, mostrou que a maior sobrevivência foi em T1 (10), todavia, o maior percentual de decapoditos foram obtidos nos gradientes T3 (10-8-5) e T4 (10-8-5-3). Isso pode estar relacionado a uma possível regulação osmótica das larvas nos últimos estágios de desenvolvimento e, considerando o ambiente natural, a possibilidade de uma migração adiantada de zonas de estuário para ambientes de menor concentração salina. Diversos trabalhos mostram que a plasticidade osmótica de *M. amazonicum* expande-se de larvas que podem nascer em água doce e conseguem permanecer naquele meio durante o primeiro estágio Z I, sendo que no estágio de Z II estes animais já apresentam uma exigência metabólica por maiores salinidades. Este aspecto foi observado por Charmantier e Anger (2011), tendo estes autores descrito a existência de uma capacidade de hiper-osmorregulação em água doce ainda no estágio embrionário, capacidade essa que reduz nos estágios posteriores de desenvolvimento larval e apenas retorna nas fases de juvenil e adulto. Araujo e Valenti (2010) observaram que larvas de *M. amazonicum* em Z I sobrevivem em água doce e observaram também que nos últimos estágios (Z VIII, Z IX) conseguem metamorfosear para decapoditos em água com baixas concentrações de salinidade (0,5 – 1,5). Comportamento similar também foi observado por Soeiro et al. (2016) que avaliou o desenvolvimento de larvas obtidas de reprodutores selvagens oriundos de zonas de várzeas (braços de rios) e estuários, onde os autores relatam que os animais de estuário podem ser cultivados em salinidade menor que os de estuário (salinidade 5), uma vez que os animais de várzea fecham seu ciclo em água doce; este fato demonstra que as larvas desta zona possuem maior adaptabilidade a condições oligohalinas, nomeadamente, a capacidade de se desenvolverem em salinidades baixas, muito próximas de 0.

Por meio da sincronização da metamorfose para decapodito, foi possível observar como a plasticidade de *M. amazonicum* atua em condições de redução de salinidade. A redução da salinidade na fase final do cultivo pode promover uma resposta fisiológica indicativa para a metamorfose como registrado nos gradientes T3 (10-8-5) e T4 (10-8-5-3). A metamorfose precoce pode ser um fator interessante a ser considerado no cultivo de espécies como *M. amazonicum*. Por exemplo, larvas de *Lysmata seticaudata* que metamorfoseiam mais cedo, porém com menor tamanho, podem se desenvolver melhor nos estágios seguintes de vida diferentemente de larvas que retardam sua metamorfose e apresentam um maior tamanho aquando do assentamento (Carvalho e Calado 2018). Este comportamento pode ter um reflexo positivo na fase de juvenil, onde os animais que metamorfosearam precocemente podem apresentar melhor desempenho zootécnico nas fases posteriores de sua história de vida.

A salinidade é um dos fatores principais a serem investigados quando consideramos a reprodução e o desenvolvimento dos organismos em ambientes naturais, onde ocorre grande flutuação de características químicas e de bem estar, de certa maneira, é visível que o estabelecimento de indivíduos em tal ambiente, com essa variação de condições, é necessariamente adjunto a forma como os animais reagem a ele em cada fase do seu ciclo de vida (Pequeux 1995). Para que isso ocorra, estes animais apresentam em sua fisiologia mecanismos desenvolvidos de transporte de membrana onde desempenham uma rápida remoção de íons excedentes da hemolinfa quando expostos a altas salinidades e uma absorção destes íons pelo organismo quando perante baixas salinidades (Charmantier et al. 2009). Observa-se também que a ontogenia das estruturas osmorreguladoras está diretamente associada com a ontogenia dos processos fisiológicos de osmorregulação, e os dois estão interligados com a ecologia do animal (Boudour-Bouchecker et al. 2013). Os crustáceos decápodos possuem diferentes estratégias de adequação à flutuações de salinidade. Sua maioria evoluiu para um ciclo de vida no qual o desenvolvimento consegue se adaptar a cada salinidade (Pequeux 1995).

Em estudos anteriores, observou-se que larvas de *M. amazonicum* podem se desenvolver também em baixas salinidades, contudo, outras condições ambientais devem ser atendidas para que um desenvolvimento ótimo seja possível. Tal como demonstra Guest e Durocher (1979), o desenvolvimento larval pode ocorrer a temperaturas inferiores aquelas a que um organismo está aclimatado, contudo para que isso seja possível a salinidade deve estar numa concentração ótima (entre 10 e 12). Ambos os fatores abióticos se interligam na medida que a temperatura se eleva, os animais otimizam sua capacidade osmorregulatória, o que os possibilita permanecer em concentrações menores de salinidade e completar seu ciclo de vida. A reserva alimentar também

pode ser um fator relevante. Mazzarelli et al. (2015) demonstraram que as larvas canalizam uma maior quantidade de energia para realizar os processos de osmorregulação quando mantidos em salinidades elevadas, influenciando negativamente o seu desenvolvimento e crescimento. Considerando este estresse na fase inicial de vida, é essencial condicionar a larva à uma salinidade ideal assim, ocorrerá maior investimento energético no crescimento e menor estresse com regulação osmótica.

A presente pesquisa demonstrou que é possível realizar a larvicultura de *M. amazonicum* com uma redução gradual desacelerada de salinidade durante o cultivo larval (de salinidade 10 para 8 e por fim 5). Embora os dados de comprimento total tenham sido inferiores dos demais gradientes, o peso, o desenvolvimento larval e a sobrevivência neste gradiente foram melhores. Aparentemente, as larvas conseguem adaptar-se melhor as salinidades inferiores nos últimos estágios de desenvolvimento, sem interrupção do crescimento e precocidade na metamorfose. Este comportamento fisiológico pode nos ajudar a entender a forma como *M. amazonicum* se comporta na natureza, onde o mesmo deve ir em busca por regiões com salinidade elevada nos primeiros estágios de desenvolvimento e, na medida que seu desenvolvimento avança, a larva direciona-se para zonas com menor concentração salina, ou até mesmo regiões com salinidade zero. Essa informação é importante pois pode contribuir positivamente no pacote tecnológico de cultivo desta espécie, uma vez que a redução gradual da salinidade durante a larvicultura pode resultar numa maior quantidade de decapoditos, em menor tempo e com peso similar ao modelo utilizado atualmente em quase todos os ambientes de cultivo. Esta estratégia permite minimizar os custos de produção inerentes ao uso de sal marinho artificial, principalmente em regiões distantes do mar, onde a água salobra precisa ser preparada a partir de sua diluição em água doce. Adicionalmente, pensando num ponto de vista de sustentabilidade do sistema produtivo, a diminuição do uso de sal promove uma utilização mais racional dos recursos hídricos utilizados na produção e no manejo do efluente produzido.

CAPÍTULO 3 – Efeito de diferentes cenários tróficos em *Palaemon varians*

3.1 – Crescimento compensatório de larvas de *Palaemon varians* produzidos a partir de reprodutores expostos a diferentes cenários tróficos

3.1.1 Introdução

Os invertebrados marinhos possuem história de vida bifásica, nomeadamente, ciclo de vida dividido em duas etapas: uma bentônica (fase de juvenil, adulto e reprodução) e outra planctônica (desenvolvimento larval) (Rey e Calado 2016). No entanto, as pesquisas demonstram que é necessária uma abordagem holística para verificar as ligações fenotípicas e genéticas entre as fases da história de vida do organismos com o objetivo de obter uma nova visão sobre a sua ecologia e evolução (Calado e Leal 2015). Para melhor compreender a evolução é fundamental entender as implicações das variações nos traços reprodutivos e de desenvolvimento a nível intraespecífico (Oliphant et al. 2014). Existe uma forte conexão entre a reprodução, onde os fatores fenotípicos são determinantes para a formação de novos embriões, com a composição da qualidade e desempenho larval. As implicações de “transição ou latência” podem se originar a partir da embriogênese e serem expressos em estágios de vida posteriores como juvenis e adultos, por exemplo, os efeitos da metamorfose retardada no crescimento, desenvolvimento e formação de uma nova geração (Giménez et al. 2004; Calado et al. 2010).

As implicações fenotípicas acima referidas são muitas vezes expressas através de efeitos parentais. Segundo Bernardo (1996), a definição que melhor se enquadra ao efeitos parental é “aquele que acontece quando o fenótipo dos pais afeta diretamente o fenótipo de sua prole”. O investimento materno na progênie pode ser considerado uma característica de adaptação evolutiva em contrapartida a baixa ou imprevisível disponibilidade de alimentos no ambiente natural e nas mais diversas condições abióticas (Mousseau 1998; Anger 2001). Em termos gerais, focar-se nas consequências dos efeitos parentais apenas nas fases larvares é de certa forma redutor quando se considera que um efeito materno é “adaptativo”. Suspeita-se que vários dos efeitos parentais sejam de fato formas de seleção para aumentar a aptidão materna a partir do observado na prole (Marshall e Uller 2007), podendo ser vistos como um canal por onde o ambiente parental interfere no fenótipo da prole, nesse ínterim, vinculando o fenótipo da progênie de uma geração as alterações ambientais do geração posterior (Marshall 2008).

Outros aspectos interessantes a serem referidos são a plasticidade ambiental e a capacidade compensatória dos animais. Crustáceos decápodos possuem uma grande plasticidade ambiental (Rosa et al. 2007), nomeadamente, a capacidade de ajustar a sua fisiologia as condições abióticas do meio e prosseguir com seu desenvolvimento. A falta de consenso sobre o termo

“plasticidade” e sua conotação adaptativa denotam que os efeitos parentais devem ser tratados com cuidado, principalmente ao enquadrar esta temática no conceito de plasticidade. A possibilidade de que os efeitos parentais possam ter um embasamento hereditário demonstra que sua interpretação como plasticidade deve ser vista como uma probabilidade a ser avaliada ao invés de ser assumida instantaneamente (Bernardo 1996a). Já o crescimento compensatório é definido como uma etapa de crescimento anormalmente acelerado, maior que o habitual, ou então como taxas de crescimento relacionadas a realimentação posterior a um período de perda de peso ou privação alimentar (Dobson e Holmes 1984; Wu e Dont 2002). Diversas pesquisas já foram realizadas em várias espécies de crustáceos decápodos para clarificar este comportamento fisiológico (Taylor et al. 2008; Heath et al. 2012; Stumpf et al. 2015; Maciel et al. 2018), mas não existe ainda um consenso na comunidade científica sobre esta temática.

O camarão carideo *Palaemon varians* possuem uma ampla plasticidade a fatores abióticos. São animais euralinos e vivem em regiões de estuário, local onde a variação do nível de salinidade e temperatura é constante e bastante pronunciada (Blust et al. 2013; Oliphant et al. 2013; Oliphant e Thatje 2014; Oliphant et al. 2014). Esta espécie apresentam desenvolvimento larval abreviado, com 5 estágios de desenvolvimento, e lecitrotofia primária facultativa, uma vez que se alimentam de fontes exógenas se estas estiverem disponíveis ou catabolizam reservas vitelinas durante o primeiro estágio de desenvolvimento (Fincham 1979; Anger 2001; Oliphant e Thatje 2014). Características biológicas como esta e o seu ciclo de vida curto (atinge a maturidade sexual apenas 4 meses após a eclosão) fazem com que *P. varians* possa ser utilizado como espécie modelo em diversos estudos de impacto ambiental e transgeracionais.

Na literatura é possível ver que a plasticidade de *P. varians* é uma característica adaptativa da evolução deste animal, tal como descrito por Oliphant et al. (2014) que verificaram que o investimento parental pode influenciar na quantidade de estágios larvares e também na fase pós metamorfose. Calado et al. (2010) verificaram que juvenis de *P. varians* alimentados após inanição curta em decapodito, se recuperam da deficiência nutricional por meio do crescimento compensatório. Animais que permaneceram em inanição no primeiro estágio juvenil, apresentaram atrasos em dias no seu ciclo de muda. Leal et al. (2012) propõem algumas questões interessantes na temática acima descrita, nomeadamente: as larvas oriundas de reprodutores alimentados com dietas sub-ótimas poderão apresentar o mesmo sucesso ao nível do seu desenvolvimento que larvas oriundas de reprodutores alimentados dietas de qualidade superior? Larvas alimentadas com dietas de níveis nutricionais similares a de seus reprodutores exibiriam

um desenvolvimento inferior à de larvas alimentadas com dietas ótimas, ou poderiam estas compensar de algum modo um possível investimento parental inferior?

Partindo destas prerrogativas, este trabalho objetivou avaliar se larvas obtidas a partir de reprodutores alimentados com regimes tróficos ótimos (qualitativa e quantitativamente), sub-ótimos (variações de qualidade ou quantidade) e pobres (baixa qualidade e quantidade alimentar) apresentariam ou não crescimento compensatório quando alimentadas com uma dieta ótima (em qualidade e quantidade) ou com uma dieta idêntica à dos seus reprodutores.

3.1.2 Material e métodos

O experimento foi realizado no Laboratório de Cultivo de Crustáceos Decapodas do Departamento de Biologia (Dbio) da Universidade de Aveiro, Portugal (UA, PT). Os reprodutores utilizados no experimento foram coletados nas salinas da Troncalhada (Aveiro, Portugal) (Figura 22) (40°38'28" N, 8°39'13" O) por meio de rede de captura artesanal. Posteriormente, os animais foram transportados ao laboratório e aclimatados conforme a temperatura, salinidade e oxigenação da água do ambiente natural. Após este procedimento, os animais foram transferidos aos tanques de cultivo de recirculação fechado dinâmico (Figura 23) (Calado et al. 2007) distribuídos em 4 grupos com 3 réplicas cada um com 3 machos e 12 fêmeas (1:4) cada.



Figura 22 - Salinas da Troncalhada (Aveiro, Portugal) onde foram coletados os reprodutores de *Palaemon varians*.

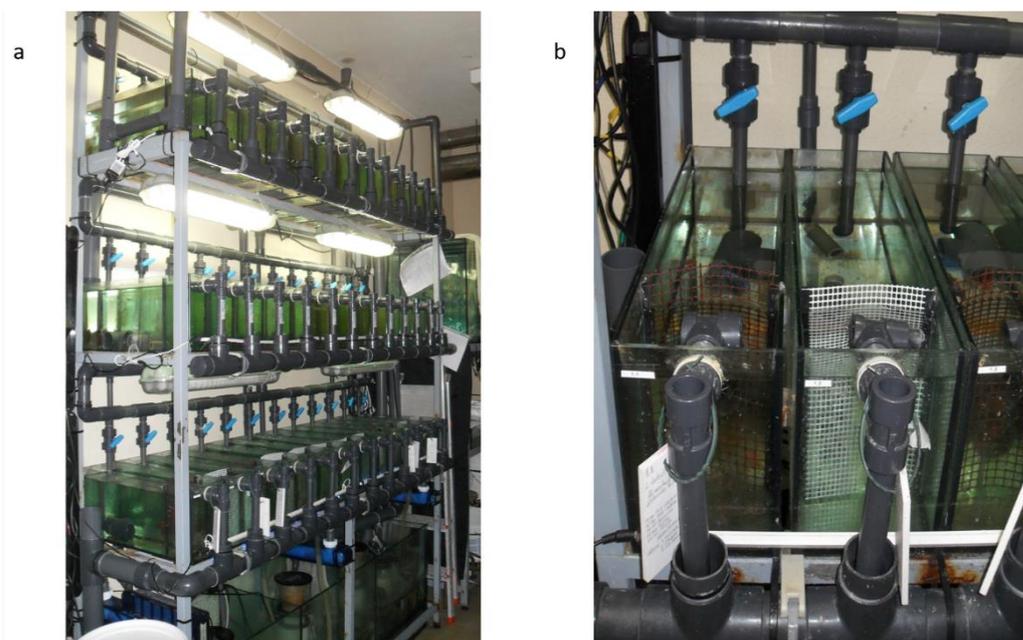


Figura 23 - Sistema de recirculação de água fechado dinâmico utilizado na reprodução de *Palaemon varians*. Visão geral do sistema (A), vista dos tanques de cultivo individuais (B).

As larvas foram obtidas e cultivadas em duas situações diferenciadas, exceto para o tratamento controle (1.1). Foram caracterizados 7 regimes tróficos distintos, cada um com 4 réplicas e 5 unidades experimentais, onde foi mantida a dieta controle oferecida aos reprodutores (*Artemia* sp. enriquecida com HUFA diariamente) em um dos grupos larvais e no outro grupo utilizou-se a dieta referente ao regime trófico do seu respectivo reprodutor, com exceção do cenário controle (Figura 24). Utilizou-se o metanúplio de *Artemia* sp. como um alimento modelo para testar as influências da alimentação nos regimes tróficos. O náuplio, assim como a maioria das larvas de crustáceos decápodos, possuem uma reserva vitelínica rica em lipídeos e proteínas que, por sua vez, são o principal manancial nutricional de larvas (Dhont 2010) planctônicas ou que possuem lecitotofia facultativa. Após 24 horas de sua eclosão, os náuplios de *Artemia* sp. desenvolvem-se como metanúplios e suas reservas nutricionais reduzem de forma muito acentuada. De modo a enriquecer metanúplios com HUFA, realiza-se um procedimento de micro encapsulamento, onde o metanúplio se torna, automaticamente, uma pequena cápsula na qual o conteúdo do enriquecimento está contido no seu sistema digestivo (processo também conhecido como bio-encapsulação) (Dhont 2010) tornando possível obter um padrão de qualidade excelente (metanúplio enriquecido) e um de qualidade inferior (metanúplio simples). Além disso, considerou-se avaliar se os organismos submetidos a inanição em dias alternados apresentariam algum efeito deletério onde se observaria uma provável redução no desenvolvimento e menores taxas de crescimento relacionadas a quantidade de alimentação

fornecida. Assim, a alimentação fornecida diariamente foi acatada como quantidade ótima, enquanto a alimentação fornecida em dias alternados foi classificada como quantitativamente inferior.

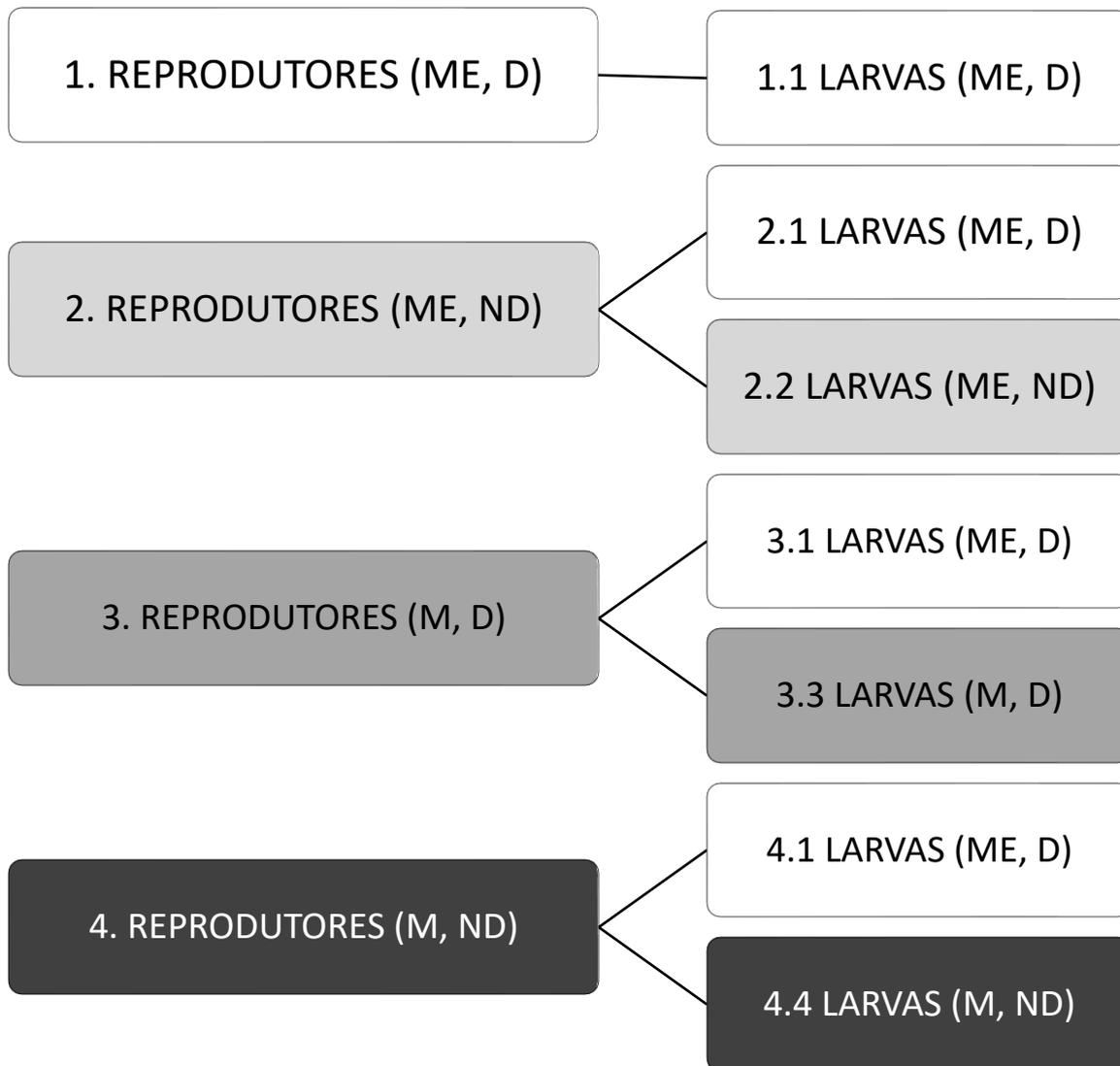


Figura 24 - Desenho experimental de diferentes cenários tróficos alimentares aplicados na larvicultura de *Palaemon varians* em função da dieta inicial dada aos reprodutores. ME – metanúplios de *Artemia* sp. enriquecidos com HUFA; M – metanúplios de *Artemia* sp; D - alimentação oferecida diariamente e; ND – alimentação oferecida em dias alternados.

O enriquecimento foi realizado por meio de um processo de bioencapsulação. Metanauplios de *Artemia* sp. recém metamorfoseados foram transferidos do meio aquático salino ao qual eclodiram para uma água com salinidade 25 enriquecida com ácidos graxos altamente saturados (HUFA). Utilizou-se 1 mg do enriquecimento comercial S.PRESSO INVE Aquaculture que foi diluído em água salina do cultivo em um liquidificador. Os metanúplios

foram mantidos neste meio em um período de 24 horas. Os metanúplios não enriquecidos permaneceram durante 24 horas após a metamorfose no ambiente de cultivo inicial.

As larvas foram cultivadas individualmente em placas de poça com 6 furos (20 mL) com troca diária de água, com temperatura aproximada de 28 °C, alimentadas uma vez ao dia (Figura 25). Os animais foram cultivados até o assentamento onde os mesmos foram liofilizados durante 24 horas e pesados para obtenção do peso (mg) em balança analítica de precisão 0,0001 g (Kern). O comprimento de cefalotórax foi determinado por meio da medida do extremo distal do rostro ao extremo posterior do cefalotórax (mm), utilizou-se um estereomicroscópio (Stemi 2000 - C Zeiss). O comprimento total foi estimado por meio da reta de regressão para juvenis de *P. varians* expressa pela equação: $CT = 1,2561*CC + 4,1478$ $R^2 = 0,95$. Todos os resultados foram expressos como valores médios com o respetivo desvio-padrão, assim como os valores máximos e mínimos registados.



Figura 25 - Cultivo individual em placas de *Palaemon varians*.

O desenvolvimento larval e a sobrevivência foram avaliados por meio da ecdise e mudança morfológica de estágio de desenvolvimento do animal baseado na descrição de larvas de *P. varians* (Fincham 1979). O desenvolvimento larval foi expresso pela proporção da quantidade de larvas e o estágio de desenvolvimento de cada larva no dia de avaliação. Foi igualmente monitorizado o perfil de sincronização da metamorfose para decapodito nos diferentes dias após a eclosão. Observou-se a quantidade de larvas que realizaram metamorfose desde o primeiro animal a metamorfosear até ao último, num intervalo de 9 a 16 dias após a eclosão. Os valores obtidos foram convertidos e exibidos em percentual para avaliar a tendência de metamorfose.

Após a mensuração dos parâmetros, os valores foram processados na análise de normalidade e homogeneidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Com as condições atendidas, as médias dos parâmetros avaliados foram submetidas à análise de variância (ANOVA de uma via) conforme a natureza dos dados (Rohlf e Sokal 1995). Quando encontradas diferenças significativas para os parâmetros analisados ($P < 0,05$), aplicou-se o teste de Tukey-Kramer para comparação das médias. As análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico SigmaPlot 11.0.

3.1.3 Resultados

Todos os tratamentos registaram uma sobrevivência superior a 95%. No desenvolvimento dos estágios larvais, observou-se que os regimes tróficos 1.1 (ME, D; ME, D), 95%, 2.1 (ME, ND; ME, D), 80%, 3.1 (M, D; ME, D) 85% e 3.3 (M, D; M, D) 95%, apresentaram o maior percentual de pós larvas, diferindo dos demais tratamentos, sendo que, o regime trófico 4.4 (ME, ND; ME, ND) 10%, apresentou a menor quantidade de decapoditos metamorfoseados (Figura 26).

Relativamente ao crescimento larval, houve diferenças significativas entre todos os regimes tróficos ($P < 0,05$) para todos os parâmetros avaliados. No comprimento total, os regimes tróficos 2.1 (ME, ND; ME, D) $5,19 \pm 0,09$ mm, 3.1 (M, D; ME, D) $5,20 \pm 0,09$ mm, 3.3 (M, D; M, D) $5,23 \pm 0,09$ mm e 4.1 (M, ND; ME, D) $5,23 \pm 0,09$ mm, apresentaram os maiores valores, não diferindo estatisticamente entre si ($P > 0,05$), enquanto os regimes tróficos 2.2 (ME, ND; ME, ND) $5,04 \pm 0,08$ mm e 4.4 (M, ND; M, ND) $5,08 \pm 0,08$ mm, apresentaram as menores médias (Figura 27). Também foram observadas diferenças no peso, onde os regimes tróficos 3.1 (M, D; ME, D) $0,44 \pm 0,06$ mg, 3.3 (M, D; M, D) $0,49 \pm 0,03$ mg, 4.1 (M, ND; ME, D) $0,48 \pm 0,04$ mg, apresentaram os maiores valores médios e foram similares estatisticamente ($P > 0,05$). O menor valor médio foi exibido pelo regime trófico 2.2 (ME, ND; ME, ND) $0,22 \pm 0,04$ mg, diferindo estatisticamente de todos os outros tratamentos ($P < 0,05$) (Figura 27).

Na sincronização de metamorfose das larvas para decapoditos (Figura 28), foi possível observar que os regimes tróficos 2.1 (ME, ND; ME, D), 3.1 (M, D; ME, D) e 3.3 (M, D; M, D) apresentaram maiores picos de metamorfose nos dias 9, 10 e 11 após a eclosão, enquanto cenários como 2.2 (ME, ND; ME, ND), 4.1 (M, ND; ME, D) e 4.4 (M, ND; M; ND) apresentaram um pior desempenho, com metamorfoses atrasadas, concluindo o ciclo até 16 dias após a eclosão.

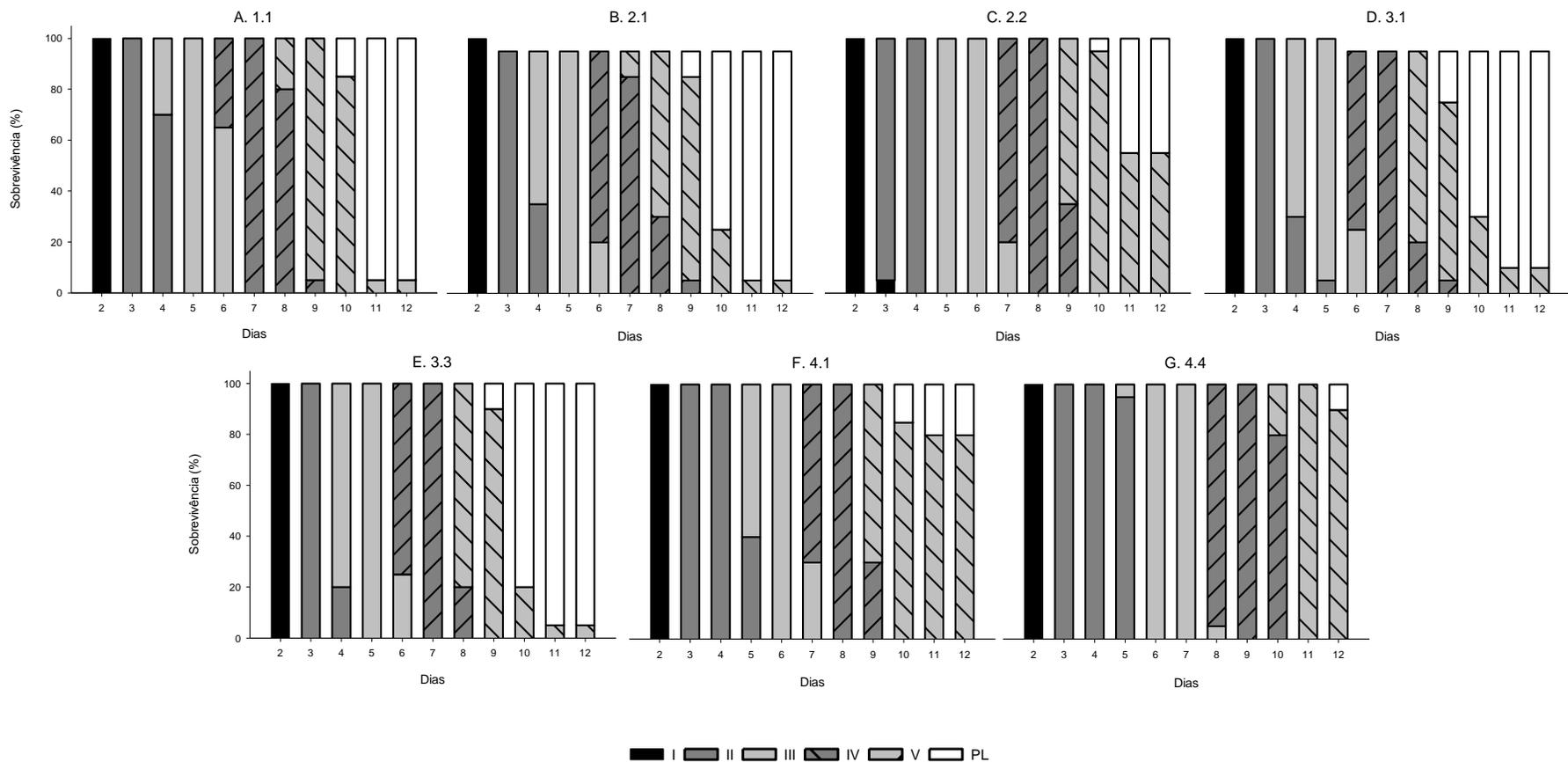


Figura 26 - Sobrevivência e desenvolvimento de juvenis de *Palaemon varians* em dias após a metamorfose com diferentes regimes tróficos. Cada regime trófico é composto de por (*,**), onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e Dietas: 1 – Metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e 4 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados. Siglas: I a V – estágios de desenvolvimento larval; PL – decapoditos recém metamorfoseados.

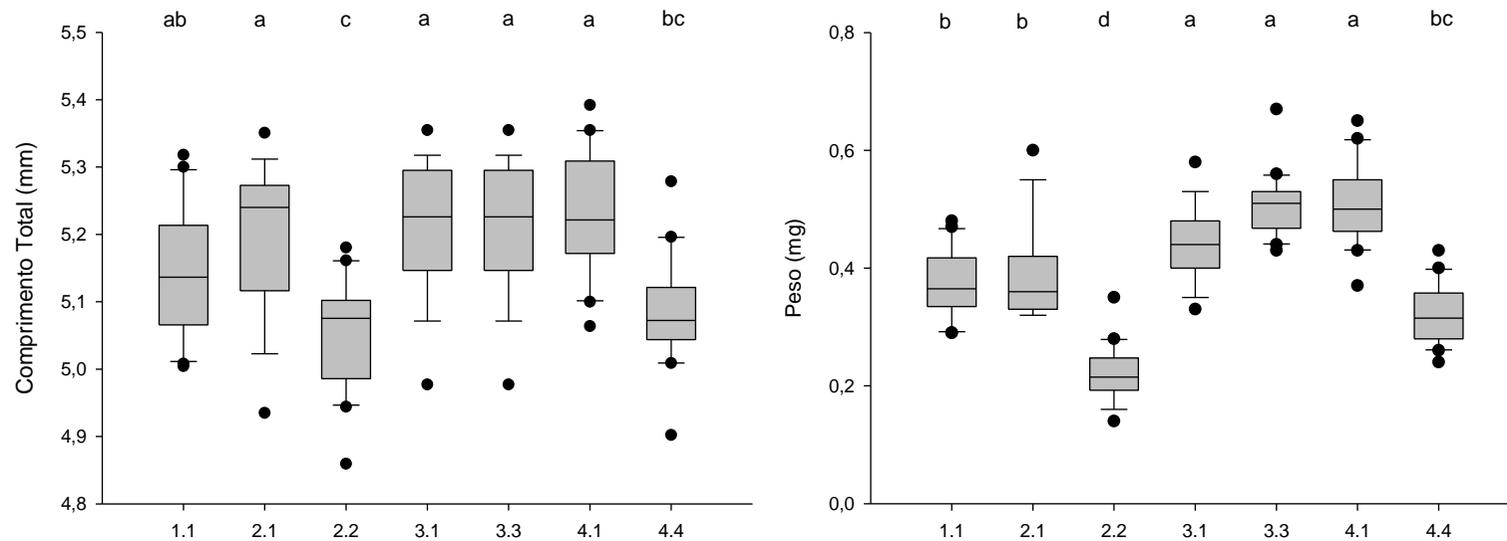


Figura 27 - Valores médios, máximos e mínimos extremos e desvio-padrão de comprimento total e peso em decapoditos recém metamorfoseado de *Palaemon varians* mantidos em diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto (*.***) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval. Dietas: 1 – Metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e; 4 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados. Letras diferentes assinalam a existência de diferenças estatísticas ($P < 0,05$).

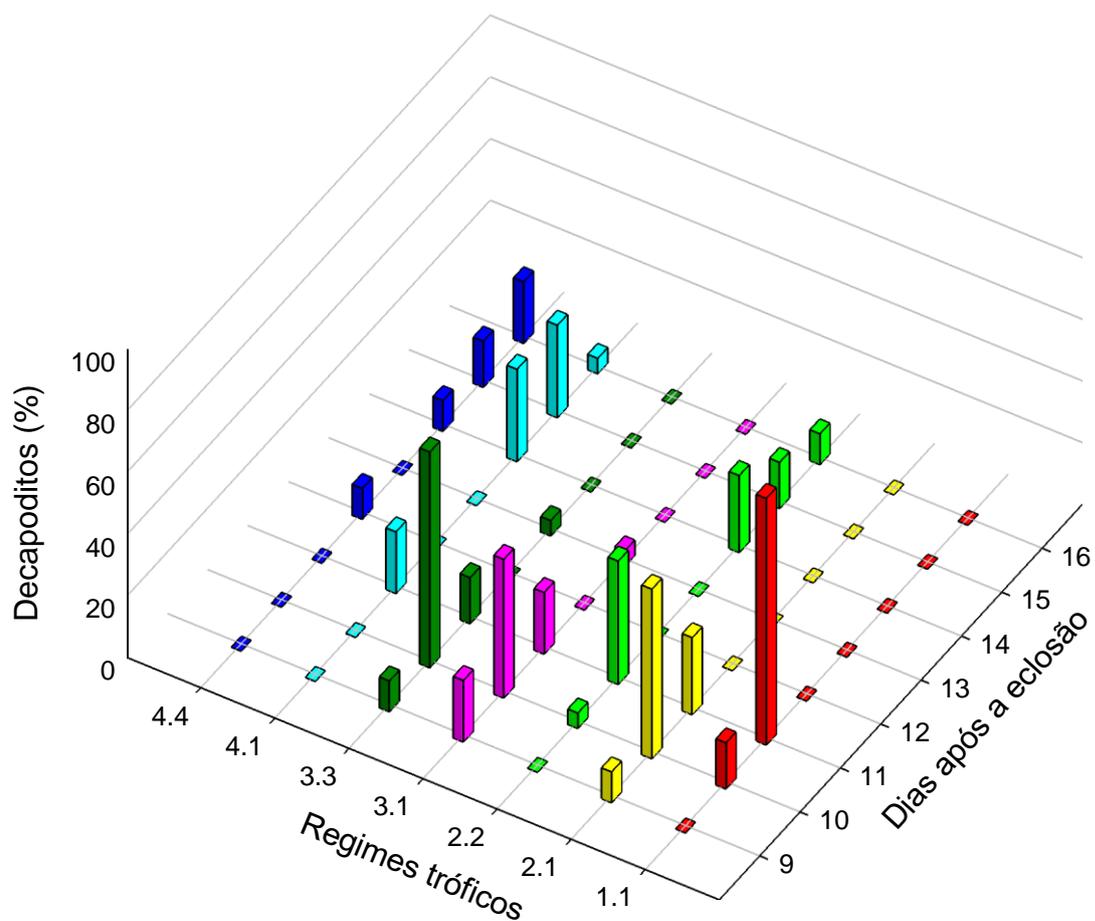


Figura 28 - Sincronismo de metamorfose de larvas de *Palaemon varians* até decapodito em dias após a eclosão com diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto por: (*.***) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores e (***) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval. Dietas: 1 – Metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e 4 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados.

3.1.4 Discussão

Os organismos que alcançaram uma sobrevivência elevada e os maiores valores de crescimento foram registrados nos regimes tróficos onde foi ministrada a dieta ótima (ME, D), com exceção do regime trófico 3.3 (M, D; M, D). No desenvolvimento larval, os organismos apresentaram desempenho e sobrevivência similar em todos os regimes tróficos. Os regimes tróficos 2.2 (ME, ND; ME, ND) e 4.4 (M, ND; M, ND) apresentaram a menor percentagem de decapoditos e atraso na duração do intervalo entre mudas. Os animais não se alimentaram e consumiram sua reserva nutricional, tanto de origem embrionária nos primeiros estágios de desenvolvimento quanto as reservas acumuladas da alimentação planctônica durante o avanço do desenvolvimento. Observou-se que a ingestão de alimento foi de 100% nestes regimes tróficos, sendo que, no dia seguinte, não se notou nenhum metanúplio de *Artemia* sp. no ambiente, indicando consumo total.

O investimento materno na reprodução, a fecundação dos oócitos, a escolha do local ou período onde a eclosão ocorrerá, todos estes aspetos poderão condicionar o desempenho da prole e influenciar a dinâmica populacional de uma espécie (Rey e Calado 2016). Por outras palavras, os fatores ambientais podem interferir fenotipicamente na prole condicionando o seu sucesso pré e pós-metamorfose. Os efeitos maternos são oriundos da maternidade, componentes não genéticos atuantes na expressão fenotípica da prole com uma importância ecológica e evolutiva, cada vez mais presente. O fenótipo materno pode interferir na performance larval durante seu desenvolvimento (Mousseau 1998), podendo ser visto como uma via por onde o ambiente materno intervém no fenótipo da progênie; dessa forma, os efeitos maternos vinculam o fenótipo da prole de uma geração com as alterações no ambiente da geração anterior (Marshall 2008). Durante o investimento parental na progênie, os efeitos da lecitotofia e desenvolvimento larval abreviado, como no caso do *P. varians*, podem ser considerados adaptações evolutivas, em especial a baixa ou imprevisível disponibilidade de alimentos em períodos sazonais do ano nos mais diversos habitats (Anger 2001). Para entender melhor como a evolução de diferenças interespecíficas ocorrem devemos entender, *a priori*, as implicações das variações nos aspectos reprodutivos e de desenvolvimento (Oliphant et al. 2014). Efeitos de carácter “transitivo” ou “latentes”, originados na embriogênese ou durante o desenvolvimento larval, podem ser expressos em estágios avançados do ciclo de vida (juvenil ou adulto), por exemplo, implicações tardias no crescimento, desenvolvimento e sobrevivência pós-metamorfose (Giménez et al. 2004).

Observamos nos resultados que o desenvolvimento dos estágios larvais sofreu alteração nos cenários tróficos nos quais a quantidade alimentar foi sub-ótima, sendo que as larvas que receberam alimentação na quantidade ideal conseguiram desenvolver-se de forma satisfatória. Aparentemente, as larvas foram capazes de compensar a possível carência nutricional parental, de modo que o efeito das condições sub-ótimas das dietas dos reprodutores no desenvolvimento foram colmatadas nas larvas em regimes tróficos quantitativamente constantes. Com relação a qualidade alimentar, não se observou uma diferença significativa entre a qualidade superior e inferior dos alimentos (metanauplios enriquecido e simples, respectivamente).

Relativamente ao comprimento total e peso dos decapoditos, observou-se uma tendência similar nos diferentes regimes tróficos testados. Os organismos dos regimes tróficos 2.2 (ME, ND; ME, ND) e 4.4 (M, ND; M, ND), exibiram os menores valores médios de crescimento. É possível verificar que a privação de alimento pode afetar de forma direta o desenvolvimento dos animais. Estes mesmos, não foram capazes de compensar seu crescimento com a alimentação de quantidade inferior. Este efeito pode não estar diretamente relacionado ao investimento parental dos reprodutores, uma vez que, as larvas dos regimes tróficos 2.1 (ME, ND; ME, D) e 4.1 (M, ND, ME, D), originados de reprodutores com alimentação em quantidades inferiores, foram capazes de compensar um possível déficit nutricional parental, conseguindo atingir e até superar os valores médios de crescimento do regime trófico excelente 1.1 (ME, D; ME, D). Esta recuperação apresentada pelas larvas é uma característica muito presente em crustáceos decápodos que vivem em ambientes estuarinos, onde a plasticidade a variações bióticas e abióticas é essencial (Rosa et al. 2007). Esta plasticidade possibilita que os animais se adaptem a condições ambientais desfavoráveis ao seu desenvolvimento e, por vezes, consigam reverter o efeito negativo de condições sub-ótimas que possam condicionar o seu desempenho (Calado et al. 2010).

Crustáceos decápodos podem apresentar uma resposta pronunciada de contrabalançar um déficit durante seu desenvolvimento denominada “crescimento compensatório” (Wu et al. 2000). O crescimento compensatório pode ser definido por um crescimento incomumente rápido, maior que o normal, em sua maioria associado a realimentação adequada após um período de restrição alimentar (Dobson e Holmes 1984). A resposta do crescimento compensatório pode ser influenciada por diversos fatores, em especial a restrição alimentar (Wu et al. 2001; Wu e Dont 2002). Porém, esta compensação pode não ser suficiente para equilibrar um desarranjo no crescimento, podendo alcançar um “ponto de não retorno”, nomeadamente, quando as larvas perdem a capacidade de recuperar-se de um estresse nutricional (Anger 2001; Stumpf et al. 2010;

Stumpf et al. 2015). Um exemplo dessa deficiência é demonstrado por Calado et al. (2010) onde decapoditos de *P. varians* recém metamorfoseados mantidos em inanição até uma segunda ecdise, apresentam um aumento no intervalo em dias entre mudas, diferente dos decapoditos alimentados após a metamorfose. Os mesmos autores demonstram a existência de lecitotrofia secundária facultativa em juvenis recém metamorfoseados de *P. varians*, todavia, essa característica adaptativa é o reflexo de uma má ou ausente nutrição. O estresse causado por condições tróficas sub-ótimas nos últimos estágios de desenvolvimento pode apresentar um impacto mais significativo no processo de metamorfose, de modo que os decapoditos podem compensar desajustes tróficos extremos por meio da catabolização de reservas nutricionais aglomeradas durante os últimos estágios larvais (Calado et al. 2010).

O presente trabalho verificou o efeito do investimento parental no desenvolvimento larval e também que os animais possuem uma plasticidade de adaptação a regimes tróficos de baixa qualidade, podendo adequar o seu desenvolvimento a uma nutrição de qualidade inferior, desta forma, compensando a deficiência da nutrição embrionária. Os menores valores de crescimento, atraso de desenvolvimento e aumento no intervalo de dias entre mudas foram observados nos regimes tróficos sub-ótimos, em especial, aqueles com privação alimentar, 2.2 (ME, ND; ME, ND) e 4.4 (M, ND; M, ND). Tudo que foi observado nos leva a arguir se poderia ocorrer um efeito tardio deste investimento parental durante as fases de juvenil ou adulto, ou se o efeito de um investimento parental deficiente poderia ser compensado pela ministração de alimentação de qualidade/quantidade excelente na dieta dos animais.

Diante destes fatos, aconselha-se ministrar as larvas, oriundas dos mais diversos regimes tróficos parentais, uma dieta de qualidade ótima e frequente, já que os menores valores de crescimento e atraso na metamorfose foram associadas a privação de alimento, nomeadamente, carência nutricional, tornando-se necessário ampliar os estudos avaliando não apenas a relação investimento parental/desenvolvimento larval, mas durante todo o ciclo de vida do animal, buscando identificar variações nas fases de juvenil e adultos e, principalmente, na reprodução e formação de uma nova geração, mostrando que o fenótipo pode ser alterado em função da necessidade de adequação as condições tróficas oferecidas pelos meios.

3.2 - Crescimento compensatório de juvenis de *Palaemon varians* produzidos a partir de reprodutores expostos a diferentes cenários tróficos

3.2.1 Introdução

Os invertebrados marinhos possuem história de vida bifásica, nomeadamente, ciclo de vida dividido em duas etapas: uma bentônica (fase de juvenil, adulto e reprodução) e outra planctônica (desenvolvimento larval) (Rey e Calado 2016). No entanto, as pesquisas mostram a necessidade de uma abordagem holística para identificar as conexões fenotípicas e genéticas entre as fases de vida do animal, com o objetivo de obter uma nova visão sobre evolução e ecologia (Calado e Leal 2015). Para melhor compreender a evolução é entender as variações nos traços reprodutivos e desenvolvimento a nível intraespecífico (Oliphant et al. 2014). Existe uma forte ligação da reprodução, onde os fatores fenotípicos são determinantes para a formação de novos embriões, com a composição da qualidade e desempenho larval. As implicações de “transição ou latência” podem se originar a partir da embriogênese e serem expressos em estágios de vida posteriores como juvenis e adultos, por exemplo, os efeitos da metamorfose retardada no crescimento, desenvolvimento e formação de uma nova geração (Giménez et al. 2004; Calado et al. 2010).

As implicações fenotípicas, muitas das vezes, são expressas por via parental. Segundo Bernardo (1996), a definição que melhor se enquadra ao efeitos parental é “aquele que acontece quando o fenótipo dos pais afeta diretamente o fenótipo de sua prole”. O investimento materno pode ser considerado um aspecto adaptativo de evolução em relação a baixa ou imprevisível disponibilidade alimentar no ambiente natural com as mais variadas condições abióticas (Mousseau 1998; Anger 2001). Em termos gerais, focar-se nas consequências dos efeitos parentais apenas nas fases larvares é de certa forma redutor quando se considera que um efeito materno é “adaptativo”. Suspeita-se que vários dos efeitos parentais sejam de fato formas de seleção para aumentar a aptidão materna a partir do observado na prole (Marshall e Uller 2007), podendo ser vistos como um canal por onde o ambiente parental interfere no fenótipo da prole, nesse ínterim, vinculando o fenótipo da progênie de uma geração as alterações ambientais do geração posterior (Marshall 2008).

Outros aspectos interessantes a serem referidos são a plasticidade ambiental e a capacidade compensatória dos animais. Crustáceos decápodos possuem uma grande plasticidade ambiental (Rosa et al. 2007), nomeadamente, ajustam sua fisiologia a condições abióticas do meio e prosseguir com seu desenvolvimento. A falta de consenso entre o termo “plasticidade” e

sua conotação adaptativa demonstram que os efeitos parentais devem ser tratados com cautela, principalmente, ao enquadrar esta temática no conceito de plasticidade. A possibilidade de que os efeitos parentais possam ter um embasamento hereditário demonstra que sua interpretação como plasticidade deve ser vista como uma probabilidade a ser avaliada ao invés de ser assumida instantaneamente (Bernardo 1996a). Já o crescimento compensatório tem por definição ser uma etapa de crescimento fora do normal e acelerado, bem maior que o habitual, ou então com taxas de crescimento associadas a realimentação após um período de redução de peso ou privação alimentar (Dobson e Holmes 1984; Wu e Dont 2002). Diversas pesquisas já foram realizadas em várias espécies de crustáceos decápodos para clarificar este comportamento fisiológico (Taylor et al. 2008; Heath et al. 2012; Stumpf et al. 2015; Maciel et al. 2018), mas não existe ainda um consenso na comunidade científica sobre esta temática.

O camarão carideo *Palaemon varians* possuem uma ampla plasticidade a fatores abióticos. São animais euralinos e vivem em regiões de estuário, local onde a variação do nível de salinidade e temperatura é constante e bastante pronunciada (Blust et al. 2013; Oliphant et al. 2013; Oliphant e Thatje 2014; Oliphant et al. 2014). Esta espécie apresentam desenvolvimento larval abreviado, com 5 estágios larvais, e lecitotofia facultativa primária, uma vez que se alimentam de fontes exógenas se estas estiverem disponíveis ou catabolizam reservas vitelinas durante o primeiro estágio de desenvolvimento (Fincham 1979; Anger 2001; Oliphant e Thatje 2014). Características biológicas como esta e o seu ciclo de vida curto (atinge a maturidade sexual apenas 4 meses após a eclosão) fazem com que *P. varians* possa ser utilizado como espécie modelo em diversos estudos de impacto ambiental e transgeracionais.

Na literatura é possível ver que a plasticidade de *P. varians* é uma característica adaptativa da evolução deste animal, tal como descrito por Oliphant et al. (2014) que verificaram que o investimento parental pode influenciar na quantidade de estágios larvares e também na fase pós metamorfose. Calado et al. (2010) verificaram que juvenis de *P. varians* alimentados após inanição curta em decapodito, se recuperam da deficiência nutricional por meio do crescimento compensatório. Animais que permaneceram em inanição no primeiro estágio juvenil, apresentaram atrasos em dias no seu ciclo de muda. Leal et al. (2012) propõem algumas questões interessantes na temática acima descrita, nomeadamente: as larvas oriundas de reprodutores alimentados com dietas sub ótimas poderão apresentar o mesmo sucesso ao nível do seu desenvolvimento que larvas oriundas de reprodutores alimentados dietas de qualidade superior? Larvas alimentadas com dietas de níveis nutricionais similares a de seus reprodutores exibiriam

um desenvolvimento inferior à de larvas alimentadas com dietas ótimas, ou poderiam estas compensar de algum modo um possível investimento parental inferior?

Partindo destas prerrogativas, este trabalho objetivou avaliar se juvenis obtidos a partir de reprodutores e larvas alimentados com regimes tróficos ótimos (qualitativa e quantitativamente), sub ótimos (variações de qualidade ou quantidade) e pobres (baixa qualidade e quantidade alimentar) apresentariam ou não crescimento compensatório quando alimentadas com uma dieta ótima (em qualidade e quantidade) ou com uma dieta idêntica à dos seus reprodutores e larvares.

3.2.2 Material e métodos

O experimento foi realizado no Laboratório de Cultivo de Crustáceos Decapodas do Departamento de Biologia (Dbio) da Universidade de Aveiro, Portugal (UA, PT). Os reprodutores utilizados no experimento foram coletados nas salinas da Troncalhada (Aveiro, Portugal) (Figura 22, item 3.1.2) (40°38'28" N, 8°39'13" O) por meio de rede de captura artesanal, a partir disso, os animais foram transportados ao laboratório e aclimatados conforme a proximidade da temperatura, salinidade e oxigenação da água do ambiente natural. Após este procedimento, os animais foram transferidos aos tanques de cultivo de recirculação fechado dinâmico (Figura 23, item 3.1.2) (Calado et al. 2007) distribuídos em 4 grupos com 3 réplicas cada um com 3 machos e 12 fêmeas (1:4) cada.

As larviculturas foram realizadas a partir dos diferentes regimes tróficos da reprodução e em 7 cultivos distintos, onde: foi mantida a dieta controle oferecida aos reprodutores (*Artemia* sp. enriquecida com HUFA diariamente) em um dos grupos larvais e no outro grupo utilizou-se a dieta referente ao regime trófico do seu respectivo reprodutor, com exceção do cenário controle (Figura 25, item 3.1.2). Após a metamorfose em decapoditos, os animais foram divididos em dois grupos onde caracterizou-se 13 tratamentos, 4 réplicas e 5 unidades experimentais cada. Foi mantida a dieta controle oferecida aos reprodutores (*Artemia* sp. enriquecida com HUFA diariamente) em um dos grupos de juvenis e no outro grupo utilizou-se a dieta referente ao regime trófico do seu respectivo reprodutor, com exceção do cenário controle, (Figura 29). Utilizou-se o metanúplio de *Artemia* sp. como um alimento modelo para testar as influências da alimentação nos regimes tróficos. O náuplio, assim como a maioria das larvas de crustáceos decápodos, possuem uma reserva vitelínica rica em lipídeos e proteínas que, por sua vez, são o principal

manancial nutricional de larvas (Dhont 2010) planctônicas ou que possuem lecitrotrofia facultativa.

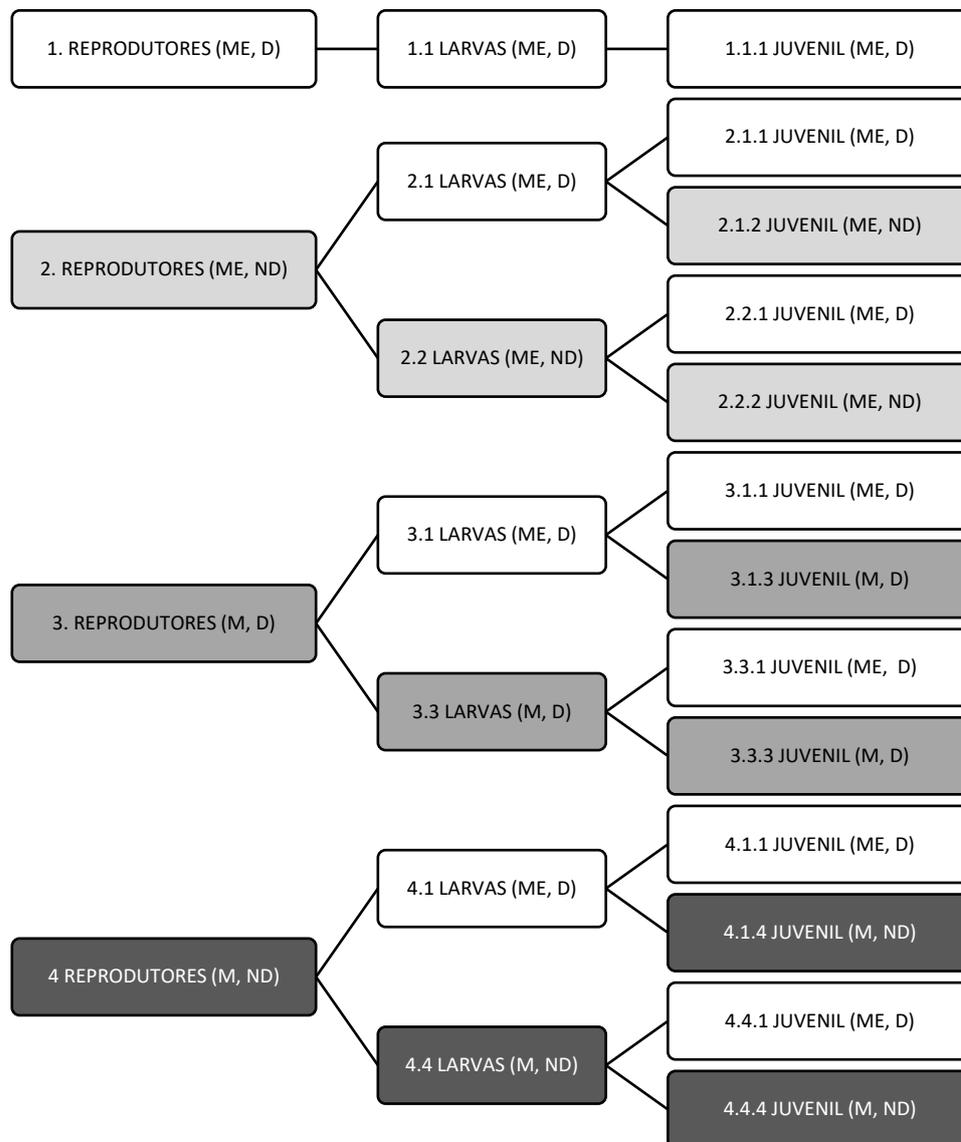


Figura 29 - Desenho experimental de diferentes regimes tróficos alimentares aplicados na em juvenis de *Palaemon varians* em função da dieta inicial dada aos reprodutores e na larvicultura. ME – metanúplios de *Artemia* sp. enriquecidos com HUFA; M – metanúplios de *Artemia* sp. simples; D - alimentação oferecida diariamente e; ND – alimentação oferecida em dias alternados.

Após 24 horas de sua eclosão, os náuplios de *Artemia* sp. desenvolvem-se como metanúplios e suas reservas nutricionais reduzem de forma muito acentuada. De modo a enriquecer metanúplios com HUFA, realiza-se um procedimento de micro encapsulamento, onde o metanúplio se torna, automaticamente, uma pequena cápsula na qual o conteúdo do enriquecimento está contido no seu sistema digestivo (processo também conhecido como bio-encapsulação) (Dhont 2010) tornando possível obter um padrão de qualidade excelente

(metanúplio enriquecido) e um de qualidade inferior (metanúplio simples). Além disso, considerou-se avaliar se os organismos submetidos a inanição em dias alternados apresentariam algum efeito deletério onde se observaria uma provável redução no desenvolvimento e menores taxas de crescimento relacionadas a quantidade de alimentação fornecida. Assim, a alimentação fornecida diariamente foi acatada como quantidade ótima, enquanto a alimentação fornecida em dias alternados foi classificada como quantitativamente inferior.

O enriquecimento foi realizado por meio de um processo de bioencapsulação. Metanauplios de *Artemia* sp. recém metamorfoseados foram transferidos do meio aquático salino ao qual eclodiram para uma água com salinidade 25 enriquecida com ácidos graxos altamente saturados (HUFA). Utilizou-se 1 mg do enriquecimento comercial S.PRESSO INVE Aquaculture que foi diluído em água salina do cultivo em um liquidificador. Os metanúplios foram mantidos neste meio em um período de 24 horas. Os metanúplios não enriquecidos permaneceram durante 24 horas após a metamorfose no ambiente de cultivo inicial.

Os juvenis foram cultivados individualmente durante 16 dias em placas de cultivo individual (Figura 30) (150 mL) com troca diária de água, com temperatura aproximada de 26 °C, alimentados uma vez ao dia conforme o regime trófico correspondente. Os animais foram cultivados de decapodito até o 16º dia, considerando 5 ecdises aproximadamente, onde ao término do período, os animais onde os mesmos foram liofilizados durante 24 horas e pesados para obtenção do peso (mg) em balança analítica de precisão 0,0001 g (Kern). O comprimento da carapaça foi determinado por meio da medida do extremo distal do rostro ao extremo posterior do cefalotórax (mm), utilizou-se um estereomicroscópio (Stemi 2000 - C Zeiss). O comprimento total foi estimado por meio da reta de regressão para juvenis de *Palaemon varians* expressa pela equação: $CT = 1,2561 * CC + 4,1478$ $R^2 = 0,99$. Todos os resultados foram expressos como valores médios com o respetivo desvio-padrão, assim como os valores máximos e mínimos registados.



Figura 30 - Cultivo individual de juvenis de *Palaemon varians*.

O desenvolvimento e a sobrevivência foram avaliados por meio da ecdise do animal em dias baseado na descrição de *P. varians* (Fincham 1979). O desenvolvimento dos juvenis foi expresso pela proporção da quantidade de juvenis e o estágio de desenvolvimento de cada animal no dia de avaliação. Foi igualmente monitorizado o perfil de sincronização de muda nos diferentes dias após a metamorfose. Observou-se a quantidade de juvenis que realizaram metamorfose desde o primeiro animal até a último, num intervalo de 9 a 16 dias após a metamorfose. Os valores obtidos foram convertidos e exibidos em percentual para avaliar a tendência de metamorfose.

Após as mensurações feitas, os valores foram processados na análise de normalidade e homogeneidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Com as condições atendidas, as médias dos parâmetros avaliados foram submetidas à análise de variância (ANOVA de uma via) conforme a natureza dos dados (Rohlf e Sokal 1995). Quando encontradas diferenças significativas para os parâmetros analisados ($P < 0,05$), aplicou-se o teste de Tukey-Kramer para comparação das médias. As análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico SigmaPlot 11.0.

3.2.3 Resultados

Todos os tratamentos obtiveram sobrevivência superior a 85%. No desenvolvimento, observou-se que os regimes tróficos 1.1.1 (ME, D; ME, D; ME, D) 85%, 2.2.1 (ME, ND; ME, ND, ME, D) 75%, 2.2.2 (ME, ND; ME, ND; ME, ND) 75%, 3.1.1 (M, D; ME, D; ME, D) 100%, 4.1.1 (M, ND; ME, D; ME, D) 95%, 4.1.4 (M, ND; ME, D; M, ND) 95%, 4.4.1 (M, ND; M, ND; ME, D) 100% e 4.4.4 (M, ND; M, ND; M, ND) 95%. apresentaram o maior percentual de juvenis com 5 ecdises, diferindo dos demais tratamentos, sendo que, o regime trófico 4.4.1 (M, ND; M, ND; ME, D) completou as 5 ecdises em 14 dias, 2 dias antes do término do período de avaliação. O regime trófico 3.3.3 (M, D; M, D; M, D) 35%, apresentou o menor percentual de animais com 5 ecdises realizadas (Figura 31). Na sincronização de mudas de decapodito até juvenil 6, os regimes tróficos que apresentaram metamorfose precoce foram 4.1.1 (M, ND; ME, D; ME, D), 4.1.4 (M, ND; ME, D; M, ND) e 3.3.1 (M, D; M, D; ME, D), enquanto os regimes tróficos com as tendências de metamorfose mais retardadas foram 2.1.2 (ME, ND; ME, D; ME, ND), 2.2.2 (ME, ND; ME, ND; ME, ND) e 3.3.3 (M, D; M, D; M, D). Os demais regimes completaram as ecdises com uma média de 13 a 16 dias após a metamorfose (Figura 33).

No comprimento total (mm), os regimes tróficos com maiores valores médios foram: 2.1.1 (ME, ND; ME, ND, ME, D) $6,20 \pm 0,13$ mm, 3.1.1 (M, D; ME, D; ME, D) $6,04 \pm 0,17$ mm, 3.3.1 (M, D; M, D; ME, D) $6,06 \pm 0,13$ mm, 3.3.3 (M, D; M, D; M, D) $6,06 \pm 0,17$ mm e 4.1.1 (M, ND; ME, D; ME, D) $6,09 \pm 0,17$ mm, não diferindo estatisticamente entre si ($P > 0,05$). Os menores valores médios foram obtidos nos regimes tróficos 2.2.1 (ME, ND; ME, ND; ME, D) $5,85 \pm 0,19$ mm, 2.2.2 (ME, ND; ME, ND; ME, ND) $5,71 \pm 0,11$ mm, 4.1.4 (M, ND; ME, D; M, ND) $5,79 \pm 0,14$ mm, 4.4.1 (M, ND; M, ND; ME, D) $5,87 \pm 0,16$ mm e 4.4.4 (M, ND; M, ND; M, ND) $5,77 \pm 0,14$ mm, diferindo dos demais regimes tróficos ($P < 0,05$) e sendo similares entre si ($P > 0,05$) (Figura 32). Assim como o comprimento total, o peso (mg) apresentou diferenças entre os regimes tróficos, sendo que, os maiores valores médios foram registrados em: 1.1.1 (ME, D; ME, D; ME, D) $4,73 \pm 0,87$ mg, 2.1.1 (ME, ND; ME, D; ME, D) $4,86 \pm 0,72$ mg, 3.1.1 (M, D; ME, D; ME, D) $4,57 \pm 0,94$ mg e 4.1.1 (M, ND; ME, D; ME, D) $4,69 \pm 0,80$ mg ($P > 0,05$). Já os regimes tróficos com os menores valores médios foram: 2.2.2 (ME, ND; ME, ND; ME, ND) $2,06 \pm 0,33$ mg e 4.4.4 (M, ND; M, ND; M, ND) $2,92 \pm 0,50$ mg, diferindo de todos os demais regimes tróficos (Figura 32).

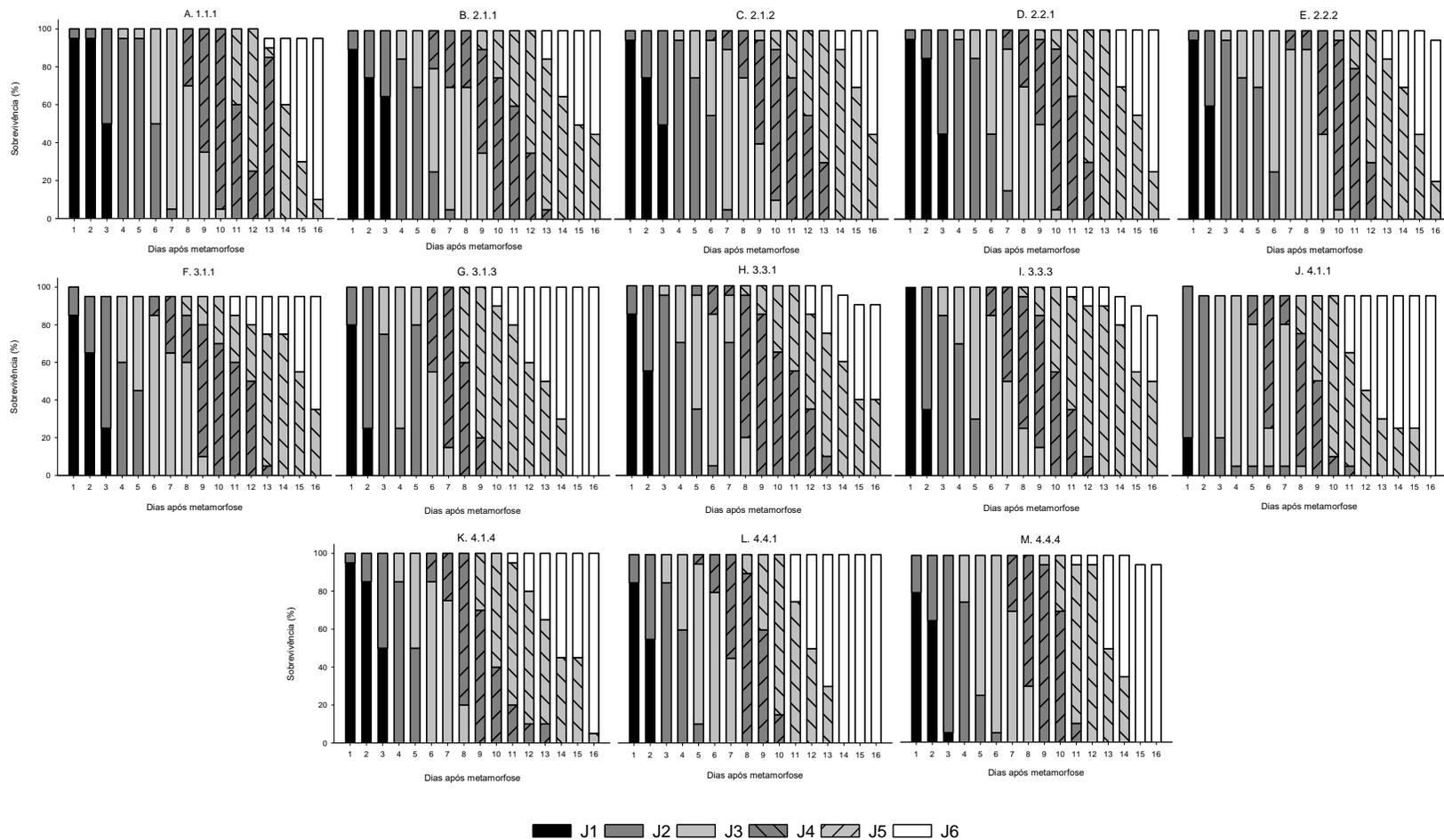


Figura 31 - Sobrevivência e desenvolvimento de juvenis de *Palaemon varians* em dias após a metamorfose com diferentes regimes tróficos. Cada regime trófico é composto por (*.**.***) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e (***) representa a dieta oferecida aos juvenis. Dietas: 1 – Metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e 4 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados. Siglas: J1 – decapodito recém metamorfoseado; J2 – Juvenil após uma ecdise; J3 – Juvenil após duas ecdises; J4 – Juvenil após três ecdises; J5 – Juvenil após quatro ecdises e J6 – Juvenil após cinco ecdises.

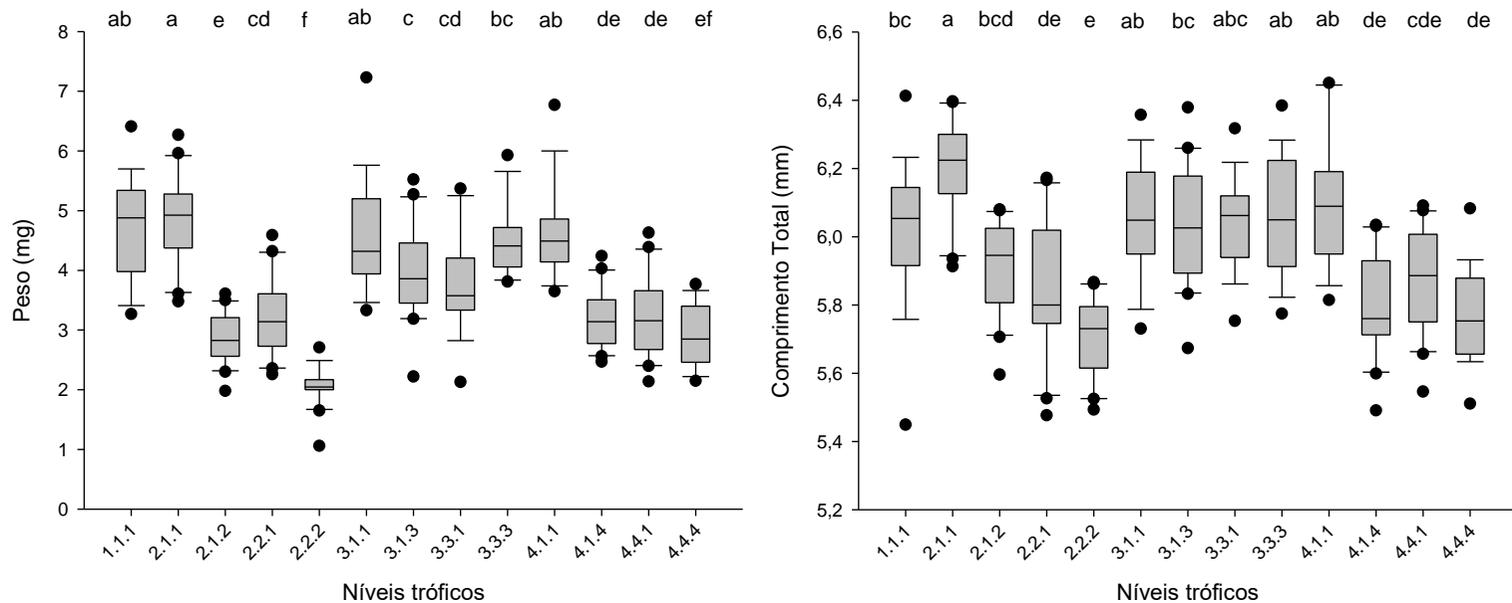


Figura 32 - Valores médios, máximos e mínimos extremos e desvio-padrão de comprimento total e peso em juvenis de *Palaemon varians* mantidos em diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto por (*.**.***) onde: (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e (***) representa a dieta oferecida aos juvenis. Dietas: 1 – Metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanúplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e; 4 – Metanúplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados. Letras acentuam diferenças estatísticas ($P < 0,05$)

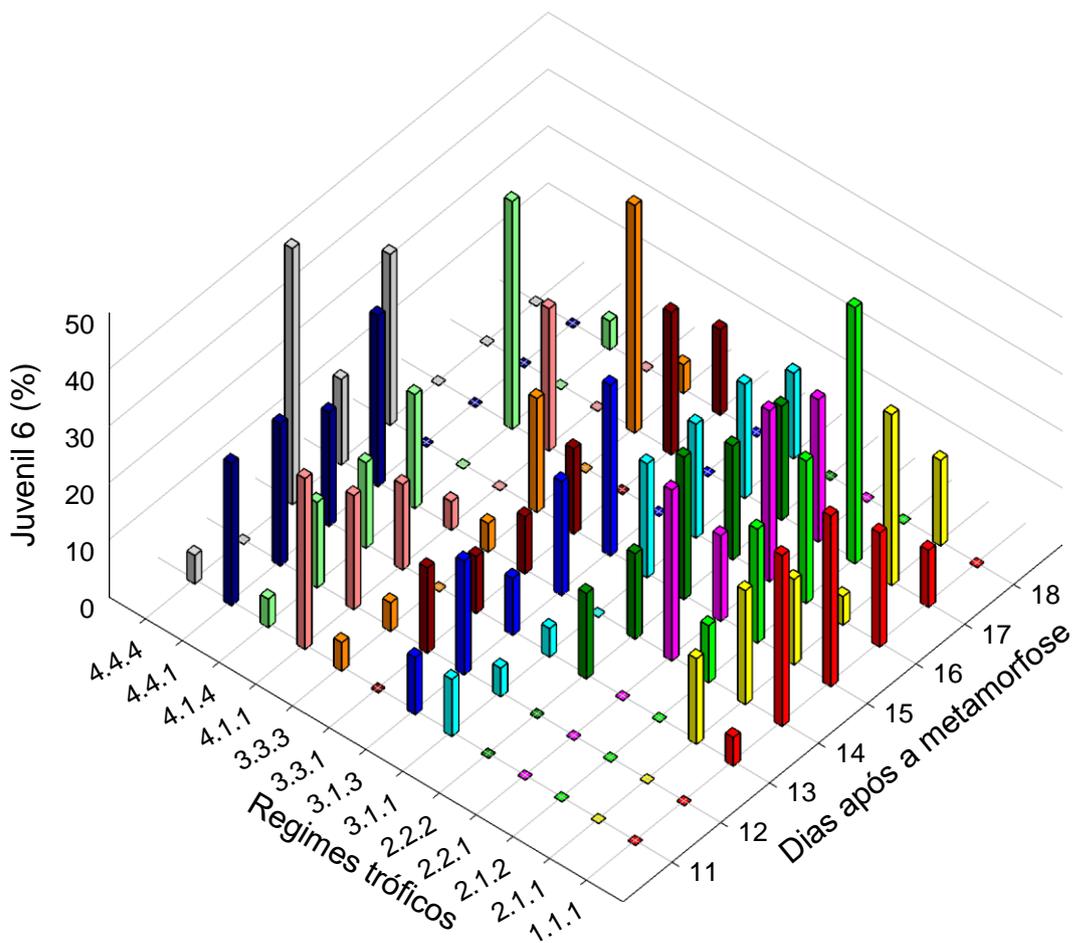


Figura 33 - Sincronismo de ecdises de decapoditos de *Palaemon varians* até a 5ª ecdise (juvenil 6) em dias após a metamorfose com diferentes regimes tróficos alimentares. Cada regime trófico é composto de 3 números (*.**.***) no qual (*) representa a dieta oferecida aos reprodutores, (**) representa a dieta oferecida durante o desenvolvimento larval e (***) representa a dieta oferecida aos juvenis. Dietas: 1 – Metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA diariamente; 2 – metanáuplio de *Artemia* sp. enriquecido com HUFA em dias alternados; 3 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos diariamente e; 4 – Metanáuplios de *Artemia* sp. oferecidos em dias alternados.

3.2.4 Discussão

Os resultados nos mostraram que a sobrevivência foi bem elevada, uma característica comum na espécie, já que *Palaemon varians* apresenta resistência elevada a diversas condições bióticas e abióticas, com dados elevados de sobrevivência na literatura, sendo este um dos fatores que a torna uma espécie modelo para estudos de impacto ambiental e transgeracionais (Calado et al. 2010; Cottin et al. 2012; Raveux et al. 2012; Oliphant et al. 2014; Oliphant e Thatje 2014). No percentual de juvenis que realizaram 5 ecdises, foi percebida uma tendência incomum do que é reportado na literatura. Os animais pertencentes aos regimes tróficos 2.2.1 (ME, ND; ME, ND; ME, D); 2.2.2 (ME, ND; ME, ND; ME, ND); 4.1.1 (M, ND; ME, D; ME, D); 4.1.4 (M, ND; ME, D; M, ND); 4.4.1 (M, ND; M, ND; ME, D) e, 4.4.4 (M, ND; M, ND; M, ND) encerraram as 5 ecdises antes dos demais regimes tróficos, exibindo o maior percentual de animais com 5 ecdises. Vale ressaltar que os animais destes regimes tróficos, considerados como sub-ótimos ou de qualidade inferior, obtiveram os menores valores de peso e comprimento total. Em juvenis, as diferenças morfológicas se tornam mais difíceis de avaliar, quando comparado ao desenvolvimento larval, que são mais acentuadas (Fincham 1979). Aparentemente, os animais dos regimes tróficos mais defasados realizaram todas as mudas previstas, entretanto, o crescimento não seguiu no mesmo ritmo dos demais regimes tróficos.

A metamorfose precoce pode ser um fator interessante no cultivo de espécies como *Palaemon varians*, por exemplo, larvas de *Lysmata seticaudata* que metamorfoseiam mais cedo, porém com menor tamanho, podem se desenvolver melhor nos estágios seguintes de vida, diferentemente de larvas que retardam sua metamorfose e apresentam um crescimento final maior (Carvalho e Calado 2018). Este comportamento pode estar associado à plasticidade a fatores bióticos do ambiente natural onde estes animais habitam. A disponibilidade de alimentos no habitat e a predação por outras espécies pode desencadear a metamorfose precoce fazendo com que direcionem suas reservas energéticas para manutenção e concentrem na ecdise, visando uma melhoria na mobilidade de fuga ou busca alimentar em ambientes de maior competitividade.

Regimes tróficos que realizaram a muda precoce como 3.3.1 (M, D; M, D; ME, D) e 4.4.1 (M, ND; M, ND; ME, D) podem ter compensado na fase de juvenil o déficit nutricional dos cenários tróficos anteriores ao qual foi submetido, e após receber uma dieta de qualidade superior, usufruíram desta nova qualidade alimentar canalizando-a para as ecdises seguintes. Crustáceos decápodos podem apresentar uma resposta pronunciada de contrabalançar uma deficiência durante seu desenvolvimento denominada “crescimento compensatório” (Wu et al. 2000). O crescimento compensatório pode ser definido por um crescimento incomumente rápido,

maior que o normal, em sua maioria associado a realimentação adequada após um período de restrição alimentar (Dobson e Holmes 1984). A resposta do crescimento compensatório pode ser influenciada por diversos fatores, em especial a restrição alimentar (Wu et al. 2001; Wu e Dont 2002). Observamos aqui que os animais destes regimes tróficos compensaram seus déficits aumentando o número de ecdises, contudo, sem aumentar seu peso ou tamanho. Porém, esta compensação pode não ser suficiente para equilibrar um desarranjo no crescimento, podendo alcançar um “ponto de não retorno”, nomeadamente, quando as larvas perdem a capacidade de recuperar-se de um estresse nutricional (Anger 2001; Stumpf et al. 2010; Stumpf et al. 2015).

Isto nos leva a pensar sobre um conceito descrito por Anger (2001) para uma característica adaptativa denominada lecitrotrofia secundária obrigatória (LSO), definido por “um estágio larval tardio não alimentar (decapodito) que apresenta a habilidade de catabolizar a matéria orgânica derivada da alimentação planctônica, acumulada nos estágios larvais, com o objetivo de impulsionar a metamorfose para juvenil”. A LSO demonstra como possíveis deficiências nutricionais na fase larval podem interferir no desempenho dos juvenis, onde os regimes tróficos sub-ótimos larvais afetam determinantemente o desenvolvimento na fase seguinte. Calado et al. (2010) observou que decapoditos de *P. varians* não alimentados e mantidos sob inanição no primeiro estágio de juvenil não apresentam o mesmo crescimento compensatório que animais alimentados neste estágio, demonstrando atraso e aumento do intervalo em dias entre mudas. Os autores avaliaram apenas o estágio de juvenil, não considerando a história de vida larval na qual todos foram mantidos sobre a mesma qualidade alimentar.

No peso, os regimes tróficos com os piores rendimentos foram 2.2.2 (ME, ND; ME, ND; ME, ND) e 4.4.4 (M, ND; M, ND; M, ND). juvenis oriundos de reprodutores com alimentação deficiente, com alimentação de baixa qualidade durante o desenvolvimento larval, não foram capazes de compensar seu crescimento com a alimentação correspondente ao seu regime trófico, expressa pelos menores valores médios de crescimento e peso. É notório que os regimes tróficos mencionados não conseguiram alcançar o desempenho do regime controle, uma vez que, o déficit nutricional quantitativo pode ter tido início desde o desenvolvimento embrionário e os animais não conseguiram compensar seu crescimento com alimentação reduzida, independentemente da qualidade alimentar. Mesmo recebendo alimentação de qualidade superior, 2.2.2 (ME, ND; ME, ND; ME; ND) apresentou desempenho de crescimento inferior aos demais tratamentos. Regimes tróficos como 2.2.1 (ME, ND; ME, ND; ME, D), 4.4.1 (M, ND; M, ND; ME, D) também apresentaram valores médios de comprimento inferiores, o que pode estar relacionado,

novamente, ao déficit nutricional quantitativo durante o desenvolvimento larval. Aparentemente, os juvenis não conseguiram realizar o crescimento compensatório e eliminar a deficiência do estágio anterior apenas nas primeiras 5 ecdises como juvenil. O reflexo de uma alimentação insuficiente em fases anteriores da história de vida do organismo pode afetar diretamente os as fases seguintes da história de vida do animal. Vale ressaltar que os juvenis destes regimes tróficos receberam alimentação de qualidade ótima (ME), contudo, esta não foi suficiente para suprir a carência gerada pela inanição alimentar intercalada no estágio larval.

Por outro lado, observou-se no peso e comprimento que os melhores resultados foram obtidos nos regimes tróficos alimentados sempre com a dieta ótima (M, D) de todas as origens parentais. Foi possível observar que as larvas e juvenis de *P. varians* alimentados com a melhor dieta ou até mesmo com dietas de qualidade inferior com oferta diária, como os regimes tróficos 3.1.3 (M, D; ME, D; M, D), 3.3.1 (M, D; M, D; ME, D) e 3.3.3 (M, D; M, D; M, D); conseguem suprir uma possível deficiência nutricional de origem embrionária parental apenas com a alimentação. Esta capacidade de recuperação presente nos crustáceos decápodos que habitam regiões de alta variação abiótica (Rosa et al. 2007), pode ser um fator importante no estudo ecológico desta espécie. A plasticidade presente na biologia destes animais permitem que os mesmos se adaptem as variações como alterações de salinidade e disponibilidade alimentar, conseguindo inverter o impacto negativo destas em seu desenvolvimento (Calado et al. 2010).

Impactos “transitivos” ou “latentes”, oriundos da formação do embrião ou durante a larvicultura, podem ser expressos durante a história de vida (juvenil ou adulto), por exemplo, impactos tardios no crescimento, desenvolvimento e sobrevivência pós-metamorfose (Giménez et al. 2004). A existência de lecitotofia secundária facultativa em juvenis recém metamorfoseados de *P. varians* é uma característica adaptativa, reflexo de uma má ou ausente nutrição. O estresse causado por condições tróficas sub-ótimas nos últimos estágios de desenvolvimento pode apresentar um impacto mais significativo durante o desenvolvimento. O estresse ocasionado pelos desajustes tróficos nos estágios finais de desenvolvimento pode causar um efeito notório na metamorfose, de modo que os decapoditos consigam superar inadequações tróficas extremas através da catabolização de reservas nutricionais acumuladas nas ultimas fases do desenvolvimento larval (Calado et al. 2010). A conscientização de que os efeitos parentais podem ser herdáveis demonstra que sua interpretação como plasticidade é uma presunção que deve ser primeiramente avaliada do que aceita automaticamente (Bernardo 1996a).

O presente trabalho verificou o efeito do investimento parental em juvenis e também que os animais possuem uma plasticidade de adaptação a regimes tróficos de baixa qualidade, podendo adequar o seu desenvolvimento a uma nutrição de qualidade inferior. O mesmo não aconteceu em regimes tróficos onde a privação alimentar foi determinante, com redução notória do crescimento. Tudo que foi observado nos leva a arguir se poderia ocorrer um efeito tardio deste investimento parental na fase adulta, ou se o efeito de um investimento parental deficiente poderia ser suprido pela ministração de alimentação de qualidade/quantidade excelente na dieta dos animais.

Diante destes fatos, aconselha-se ministrar aos juvenis, oriundas dos mais diversos regimes tróficos parentais, uma dieta de qualidade ótima e frequente, já que os menores valores de crescimento e desenvolvimento foram associados a privação de alimento, nomeadamente, carência nutricional. Torna-se necessário ampliar os estudos avaliando não apenas a relação investimento parental/desenvolvimento, mas durante todo o ciclo de vida do animal, buscando identificar variações na vida adulta, principalmente, na reprodução e formação de uma nova geração, mostrando que o fenótipo pode ser alterado em função da necessidade de adequação as condições tróficas oferecidas pelos meios.

CAPÍTULO 4 – Considerações Finais e Perspectivas Futuras

O presente trabalho permitiu abordar o desempenho reprodutor, larval e pós larval de organismos aquáticos característicos de ambientes distintos, nomeadamente em cenários estresse abiótico e/ou biótico. Foi possível observar a importância da adequação tecnológica ao cultivo de espécies que nem sempre possuem grande valor agregado ao mercado alimentício, mas que apresentam outras qualidades quando explorados para aplicações não alimentares, tais como o uso destes animais como bioindicadores de qualidade ambiental, efeitos de desregulação dos ecossistemas por meio das mudanças climáticas e antrópicas. Este trabalho mostrou a importância do uso de espécies já conhecidas pelos estudos de impacto ambiental e antrópico, tal como *Palaemon varians*, mas também trouxe a inovação da inclusão de novas espécies para avaliação de condições ambientais sub-ótimas, tais como *Macrobrachium pantanalense*, espécie endêmica da região do Pantanal e *Macrobrachium amazonicum*, espécie de ampla distribuição no território brasileiro e amplamente explorado pela pesca na região amazônica.

O camarão do Pantanal, *M. pantanalense*, é um animal de grande relevância para a região onde está inserido, muito utilizado no comércio local como isca viva para pesca esportiva, modalidade fortemente explorada pelo turismo na região (Catella 2003; Catella e Fernandes 2008; Karim et al. 2015). O pantanal de Mato Grosso do Sul é um ecossistema rico de biodiversidade, contudo o mesmo é fortemente impactado pela ação antrópica oriunda da agropecuária na região e a lixiviação de compostos químicos utilizados em lavouras, desmatamento de regiões marginais de rios, mineração exploratória e lixiviação do efluente em corpos hídricos da região, sendo estes, um dos principais causadores de danos a este ecossistema. Otimizar o protocolo de cultivo de *M. pantanalense* é assim uma tarefa urgente, pois esta é uma espécie endêmica na região, sendo assim teoricamente mais vulnerável a alterações mais ou menos pronunciadas que possam impactar o seu habitat. Para que o protocolo de cultivo deste animal se estabeleça é fundamental conhecer a sua biologia reprodutiva e as suas exigências nutricionais.

Esta pesquisa trouxe a proposta de conhecer os níveis básicos nutricionais exigidos por *M. pantanalense*. Verificou-se que os reprodutores de *M. pantanalense*, quando alimentados com uma dieta contendo um teor de 30% de proteína bruta (PB) e 4200 Kcal/Kg de energia bruta (EB) em sua dieta apresentam uma maior produção larval e uma maior fertilidade. Com relação a resistência das larvas produzidas submetidas a inanição, a dieta parental contendo 40% de PB e 3600 Kcal/Kg de EB promoveu a produção de larvas mais resistentes a este cenário de estresse trófico extremo. As larvas oriundas de reprodutores alimentados com uma dieta 40 PB e 3600 EB, quando cultivadas até a metamorfose, apresentaram maior sobrevivência e percentual de metamorfose, sendo que os maiores valores de peso e comprimento foram obtidos na dieta 30

PB e 4200 EB. Economicamente, torna-se mais viável o uso da dieta 30 PB e 4200 EB para alimentação de reprodutores, uma vez que a produção larval foi superior aos demais tratamentos e o valor econômico com o uso da proteína é assim inferior, pois a proteína é um dos componentes mais onerosos na formulação de rações.

As pesquisas realizadas servirão assim de base para dar continuidade a formação do pacote tecnológico que vem sendo desenvolvido para *M. pantanalense*, pois a partir dos dados aqui obtidos, será possível avançar com a investigação das demais exigências nutricionais desta espécie (níveis lipídicos, carboidratos, minerais e vitaminas), privilegiando o uso de ingredientes disponíveis na região de origem deste organismo que ofereçam qualidade nutricional similar a ingredientes padrão comumente utilizados na formulação comercial de rações (ex. farinha de peixe, farelo de soja e outros) e que se adequem a palatabilidade destes camarões. Adicionalmente, será possível conhecer de forma mais profunda os efeitos das interações tróficas alimentares nas diversas fases de vida deste camarão palaemonideo. Com mais informações disponíveis sobre esta espécie, será possível explorá-la com maior acurácia em estudos de impacto ambiental e antrópico no ecossistema do Pantanal.

Relativamente ao camarão-da-Amazônia, *M. amazonicum*, esta é uma espécie já amplamente explorada na região amazônica, sendo abundante nos corpos hídricos lóticos da região. Este organismo vem sofrendo um impacto constante resultante do esforço de captura da pesca artesanal, sendo que, seus estoques naturais, vem reduzindo de forma mais ou menos pronunciada. Adicionalmente, existe uma grande degradação dos ambientes estuarinos onde esta espécie realiza o seu desenvolvimento inicial, facto que a médio longo prazo poderá impactar de forma negativa as populações existentes. Diferentemente de *M. pantanalense*, que possui uma distribuição geográfica muito restrita e tecnologia de cultivo num estado de desenvolvimento inicial, *M. amazonicum* é uma espécie que vem se expandido em todo o território brasileiro e já possui mais de 15 anos de pesquisas nos mais diversos centros de estudo do Brasil, com algumas produções comerciais já bem implementadas e em funcionamento. Além de toda o desempenho comercial que *M. amazonicum* possui no cenário comercial alimentar brasileiro, este camarão também pode ser utilizado em estudos de impactos ambientais na região amazônica, ecossistema este bem diferente do Pantanal, mas com problemas antrópicos similares, tais como o desmatamento, crescimento exacerbado da pecuária e agricultura, além da exploração frequente dos estuários pela pesca exploratória, dragagem de areia dos canais e outros, não esquecendo dos fatores ambientais por si só, nomeadamente a elevação da temperatura das águas e dos níveis de salinidade.

Por meio do presente trabalho foi possível verificar que as larvas de *M. amazonicum*, quando submetidas a reduções graduais de salinidade durante o cultivo, apresentam melhor rendimento, crescimento, sobrevivência e uma maior taxa de metamorfose quando expostas a gradientes de salinidade do que quando sujeitas a uma redução mais brusca deste parâmetro. Observou-se que uma redução escalonada de salinidade de 10-8-5 iniciada a partir do 10º dia é possível promover a produção de decapoditos com tamanho similar e padrões de desenvolvimento superiores aos obtidos a uma salinidade de 10 utilizada na maioria dos cultivos comerciais. Adicionalmente, também foi possível verificar que uma redução de salinidade em 50% a meio do período de cultivo larval não é de todo recomendada, sendo preferível proceder a uma redução escalonada da salinidade durante esta fase do ciclo de vida deste camarão palaemonídeo. Este procedimento deverá assim recriar um comportamento natural por parte das larvas destes camarões, que durante os estágios mais avançados do seu desenvolvimento larval direcionam-se para regiões estuarinas com menor concentração salina para completar seu desenvolvimento e metamorfosear em decapoditos (possivelmente antes de perfazerem 21 dias após a sua eclosão) (Moraes-Valenti e Valenti 2010).

Macrobrachium amazonicum vem sendo amplamente estudado no Brasil e a tendência de as pesquisas continuarem é forte, sendo hoje o mesmo considerado como uma potência nacional na aquicultura do Brasil com possibilidades de equiparar-se à produção e comercialização do camarão da Malásia, *Macrobrachium rosenbergii*. Saindo do cenário da aquicultura alimentar, a utilização desta espécie como bioindicador de alterações ambientais e antrópicas nos ecossistemas em que é autóctone torna-se uma possibilidade eminente e não deve ser ignorada, uma vez que os cenários das alterações globais na região da Amazônia e dos estuários da região norte do país são críticos e cada vez mais notórios.

Nesta pesquisa foi possível observar o comportamento de larvas e juvenis de *P. varians* quando expostos a diferentes cenários tróficos. Larvas oriundas de regimes tróficos defasados conseguem se recuperar com uma alimentação de qualidade inferior. Observou-se que larvas alimentadas com um alimento de qualidade inferior, mas diariamente, apresentam resultados similares a larvas alimentadas com dietas nutricionalmente superiores. Ao receber alimentação de qualidade ótima, porém, com quantidades reduzidas, o crescimento das larvas é menor. O crescimento compensatório não consegue assim suprir a deficiência causada pela inanição alimentar. Estes animais apresentam uma redução no crescimento, um incremento no número de dias necessários para completar o seu ciclo de desenvolvimento larval e uma diminuição da sincronização de metamorfose em decapoditos.

Adicionalmente, observou-se que a metamorfose não consegue apagar os efeitos deletérios resultantes de uma nutrição deficiente durante o desenvolvimento larval. Juvenis de *P. varians*, produzidos a partir de larvas cujos reprodutores foram expostos a cenários tróficos desfavoráveis, apresentaram dificuldades de recuperação do seu desempenho, exibindo uma redução do seu peso e do seu crescimento. Contudo, os camarões expostos a estes cenários tróficos desfavoráveis promoveram a realização de ecdises de crescimento em menor tempo do que o registrado em organismos expostos a cenários tróficos excelentes. A fuga de predadores e a busca por alimento disponível podem ser razões plausíveis para estas ecdises de crescimento, de modo que, os mesmos podem usufruir das capacidades motoras com maior eficiência. Todavia, os organismos não apresentaram um crescimento esperado como resposta desta mudança demonstrando que o déficit alimentar continuou sendo um fator limitante ao seu desenvolvimento.

No presente trabalho foi possível observar a forma como os cenários tróficos desfasados podem afetar a história de vida de organismos aquáticos de ciclo de vida bi-fásico, nomeadamente em cenários de escassez alimentar quantitativa e/ou qualitativa. Foi claramente perceptível o efeito de uma alimentação sub-ótima durante as primeiras fases de vida destes organismos e as consequências deletérias promovidas nos estágios seguintes do ciclo de vida destas espécies, podendo mesmo condicionar a formação de uma nova geração. Num contexto geral, esta tese vem avançar o estado da arte da utilização de camarões palaemonídeos para abordar questões associadas com estressores antrópicos, com ênfase para alterações globais.

CAPÍTULO 5 - Referências Bibliográficas

- Abdallah, A. T. 2017. Efficiency of invertebrate animals for risk assessment and biomonitoring of hazardous contaminants in aquatic ecosystem , a review and status report . Environ. Risk Assess. Remediat. 1:22–24.
- Akyiama, D. M., Dominy, W. G., e Lawrence, A. L. 1991. *Penaeid shrimp nutrition for the commercial feed industry*. 1st ed. ed. D. M. Akyiama. EUA: American Soybean Association.
- Al-hafedh, Y. S. 2007. Effects of Dietary Protein Level on Growth, Feed Conversion, and Protein Efficiency Ratio of Freshwater Prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, in Outdoor Concrete Tanks. J. Appl. Aquac. 19:51–60.
- Alam, M. M. M., Westfall, K. M., and Pálsson, S. 2017. Historical demography and genetic differentiation of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* in Bangladesh based on mitochondrial and ddRAD sequence variation. Ecol. Evol. 7:4326–4335.
- Alho, C. J. R. 2008. Biodiversity of the Pantanal: response to seasonal flooding regime and to environmental degradation. Brazilian J. Biol. 68:957–966.
- Almeida Marques, H. L., e Moraes-Valenti, P. M. C. 2012. Current status and prospects of farming the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii* (De Man 1879) and the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862)) in Brazil. Aquac. Res. 43:984–992.
- Amaraweera, K., Wijeyaratne, M., e Jayamanne, S. 2014. Growth and survival of post-larvae of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) reared using feeds formulated with different sources of protein. Sri Lanka J. Aquat. Sci. 18:17–26.
- Ammar, D.; Müller, Y. M. R.; e Nazari, E. M. 2001. Biologia reprodutiva de *Macrobrachium olfersii* (Wiegman) coletados na Ilha de Santa Catarina , Brasil. Rev. Bras. Zool. 18:529–537.
- Anger, K. 2001. The biology of decapod crustacean larvae. Crustac. Issues. 14:417.
- Anger, K. 2006. Contributions of larval biology to crustacean research: a review. Invertebr. Reprod. e Dev. 49:175–205.
- Anger, K. e Hayd, L. 2009. From lecithotrophy to planktotrophy: ontogeny of larval feeding in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. Aquat. Biol. 7:19–30.
- Anger, K., Hayd, L., Knott, J., e Nettelmann, U. 2009. Patterns of larval growth and chemical composition in the Amazon River prawn, *Macrobrachium amazonicum*. Aquaculture. 287:341–348.
- Anger, K. e Hayd, L. 2010. Feeding and growth in early larval shrimp *Macrobrachium amazonicum* from the Pantanal, southwestern Brazil. Aquat. Biol. 9:251–261.
- Anger, K. 2013. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. J. Crustac. Biol. 33:151–183.
- Antonopoulou, E. e Emson, R. H. 1992. Aspects of the population dynamics of *Palaemonetes varians* (Leach). In *Marine Eutrophication and Population Dynamics: 25th European Marine Biology Symposium*, Ferrara, p. 157–164.
- Araujo, M. C. 2005. Efeitos da salinidade, luminosidade e alimentação na larvicultura do camarão-da-amazônia, *Macrobrachium amazonicum*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, UNESP. p 87.
- Araujo, M. C., e Valenti, W. C. 2007. Feeding habit of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* larvae. Aquaculture. 265:187–193.

- Araujo, M. C, e Valenti, W. C. 2010. Efeito de baixas salinidades sobre larvas de (Crustacea, Palaemonidae) submetidas à inanição *Macrobrachium amazonicum*. Magistra. 22:191–197.
- Araujo, M. C, e Valenti, W. C. 2011. Efeito da intensidade luminosa no desenvolvimento larval do camarão-da-amazônia, *Macrobrachium amazonicum*. Bol. do Inst. Pesca. 37:155–164.
- Araujo, M. C, e Valenti, W. C. 2017. Effects of feeding strategy on larval development of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. Rev. Bras. Zootec. 46:85–90.
- Arshad Hossain, M., e Farzana Islam, S. 2007. Meat and bone meal as partial substitute for fish meal in nursery diet for giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). J. World Aquac. Soc. 38:272–280.
- Ashelby, C. W., Page, T. J., De Grave, S., Hughes, J. M., e Johnson, M. L. 2012. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). Zool. Scr. 41:293–306.
- Ashmore, S. B., Stanley, R. W., Moore, L. B., e Malecha, S. R. 1985. Effect on growth and apparent digestibility of diets varying in grain source and protein level in *Macrobrachium rosenbergii*. J. world Maric. Soc. 16:205–216.
- Augusto, A, e Valenti, W. C. 2016. Are there any physiological differences between the male morphotypes of the freshwater shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae)? J. Crustac. Biol. 36:716–723.
- Balamurugan, P., Mariappan, P., e Balasundaram, C. 2015. Comparison of fatty acid profile of wild and farm reared freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) brooders for broodstock diet formulation. 14:10–16.
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., and Silliman, B. R. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. Ecol. Monogr. 81:169–193.
- Barletta, M., Barletta-Bergan, A., Saint Paul, U., and Hubold, G. 2005. The role of salinity in structuring the fish assemblages in a tropical estuary. J. Fish Biol. 66:45–72.
- Barros-Alves, S. P., Almeida, A. C., Fransozo, V., Alves, D. F. R., Silva, J. C., e Cobo, V. J. 2012. Population biology of shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1778) (Decapoda, Palaemonoidea) at the Grande River at northwest of the state of Minas Gerais, Brazil. Acta Limnol. Bras. 24:266–275.
- Beca-Carretero, P., Olesen, B., Marbà, N., e Krause-Jensen, D. 2017. Response to experimental warming in northern eelgrass populations: comparison across a range of temperature adaptations. Mar. Ecol. Prog. Ser.
- Benítez-mandujano, M. S. M., e Ponce-palafox, J. T., 2014. Effects of different dietary of protein and lipid levels on the growth of freshwater prawns (*Macrobrachium carcinus*) broodstock. Revista MVZ Cordoba. 19:3921–3929.
- Bergier, I; e Resende, E. K. 2010. Dinâmica de cheias no Pantanal do rio Paraguai de 1900 a 2009. In. 3º *Simpósio Geotecnologias no Pantanal*, Cáceres, MT, 2010 Embrapa Informática Agropecuária/INPE, p. 35 -43.
- Bergier, I. 2013. Effects of highland land-use over lowlands of the brazilian Pantanal. Sci. Total Environ. 463–464:1060–1066.
- Bergier, I., Ishii, I. I., Salis, S. M., Pellegrin, L. A. L. A., Resende, E. K., Tomas, W. M., et al. 2008. Cenários de desenvolvimento sustentável no Pantanal em função de tendências

hidroclimáticas. Emprapa Pantanal. p 20.

Bernardo, J. 1996a. Maternal effects in animal ecology. *Integr. Comp. Biol.* 36:83–105.

Bernardo, J. 1996b. The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. *Integr. Comp. Biol.* 36:216–236.

Bilgin, S., e Samsun, O. 2006. Fecundity and egg size of three shrimp species, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus*, and *Palaemon elegans* (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop Peninsula (Turkey) in the Black Sea. *Turk J Zool.* 30:413–421.

Blust, R., Kockelbergh, E., Baillieul, M., Li, E., Chen, L., Zeng, C., et al. 2013. Evidence of extended marine planktonic larval development in far-upstream populations of the river shrimp *Macrobrachium ohione* (Smith, 1874) from the Mississippi River Gaofeng Qiu. *Aquaculture.* 414–415:899–905.

Boët, P., Béguer, M., Girardin, M., e Bergé, J. 2010. Reproductive biology of *Palaemon longirostris* (Decapoda: Palaemonidae) from Gironde Estuary (France), with a comparison with other european populations. *J. Crustac. Biol.* 30:175–185.

Bonaventura, R., Costa, C., Pinsino, A., Russo, R., Zito, F., e Matranga, V. 2011. Echinoderms: Model organisms for marine environmental monitoring and development of new emerging technologies. In *Marine Research at CNR: Fishery and Sea Resources*, CNR, p. 1967–1978.

Boudour-Bouchecker, N., Boulo, V., Lorin-Nebel, C., Elguero, C., Grousset, E., Anger, K., et al. 2013a. Adaptation to freshwater in the palaemonid shrimp *Macrobrachium amazonicum*: Comparative ontogeny of osmoregulatory organs. *Cell Tissue Res.* 353:87–98.

Boyd, C., e Zimmermann, S. 2010. Grow-out – water quality and soil management. In *Freshwater Prawns: Biology and Farming*, eds. M B; New, W. C. Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D’Abramo, e M. N. Kutty. EUA: Wiley – Blackwell, p. 241–255.

Brown, A., Thatje, S., e Hauton, C. 2017. The Effects of temperature and hydrostatic pressure on metal toxicity: insights into toxicity in the deep sea. *Environ. Sci & Tech.* 51:10222–10231.

Brown, J. H., New, M. B., e Ismael, D. 2010. Biology. In *Freshwater Prawns: Biology and Farming*, eds. M. B. New, W. C. Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D’Abramo, e M. N. Kutty. EUA: Wiley – Blackwell, p. 18–34.

Burgess, S. C., e Marshall, D. J. 2011. Temperature-induced maternal effects and environmental predictability. *J. Exp. Biol.* 214:2329–2336.

Cagol, L., Santos, L. D., Pontes, T. C., Zadinelo, I. V., e Ballester, E. L. C. 2018. Replacement of protein source in practical diets for Amazon River Prawn. *Bol. do Inst. Pesca.* 44:60–67.

Calado, R., Vitorino, A., Dionísio, G., e Dinis, M. T. 2007. A recirculated maturation system for marine ornamental decapods. *Aquaculture.* 263:68–74.

Calado, R. 2008. *Marine Ornamental Shrimp: Biology, Aquaculture and Conservation*. eds. R. Calado. Oxford, Wiley-Blackwell. p 280.

Calado, R., Vitorino, A., Reis, A., Lopes S., T., e Dinis, M. T. 2009. Effect of different diets on larval production, quality and fatty acid profile of the marine ornamental shrimp *Lysmata amboinensis* (De Man, 1888), using wild larvae as a standard. *Aquac. Nutr.* 15:484–491.

Calado, R., Pimentel, T., Pochelon, P., Olaguer-Feliú, A. O., e Queiroga, H. 2010. Effect of food deprivation in late larval development and early benthic life of temperate marine coastal and

- estuarine caridean shrimp. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 384:107–112.
- Calado, R., Pimentel, T., Cleary, D. F. R., Dionísio, G., Nunes, C., Da Silva, T. L., et al. 2010. Providing a common diet to different marine decapods does not standardize the fatty acid profiles of their larvae: A warning sign for experimentation using invertebrate larvae produced in captivity. *Mar. Biol.* 157:2427–2434.
- Calado, R., e Leal, M. C. 2015. Trophic ecology of benthic marine invertebrates with bi-phasic life cycles: what are we still missing? *Adv. Mar. Biol.* 71:1–70].
- Cartaxana, A. 2003. Fecundity and size at maturity of *Palaemon longirostris* (Decapoda, Palaemonidae) in the Mira River estuary (SW Portugal). *Invertebr. Reprod. Dev.* 43:133–139 [May 10, 2018].
- Carvalho, F. L., De Grave, S., e Mantelatto, F. L. 2017. An integrative approach to the evolution of shrimps of the genus *Palaemon* (Decapoda, Palaemonidae). *Zool. Scr.* 46:473–485.
- Carvalho, L., e Calado, R. 2018. Trade-offs between timing of metamorphosis and grow-out performance of a marine caridean shrimp juveniles and its relevance for aquaculture. *Aquaculture*. Aceito para publicação.
- Catella, A. C. 2003. *A pesca no Pantanal Sul: situação atual e perspectivas*. Corumbá: Embrapa Pantanal, 2003. p. 45.
- Catella, A. C., e Fernandes, J. 2008. Estimativa da renda bruta dos pescadores de iscas vivas do Porto da Manga, Corumbá (MS). Circular técnica. Corumbá: Embrapa Pantanal. p 7.
- Cavalli, R. O., Lavens, P., e Sorgeloos, P. 1999. Performance of *Macrobrachium rosenbergii* broodstock fed diets with different fatty acid composition. *Aquaculture*. 179:387–402.
- Cavalli, R. O., Menschaert, G., Lavens, P., e Sorgeloos, P. 2000. Maturation performance, offspring quality and lipid composition of *Macrobrachium rosenbergii* females fed increasing levels of dietary phospholipids. *Aquac. Int.* 8:41–58.
- Cavalli, R. O., Tamtin, M., Lavens, P., e Sorgeloos, P. 2001. Variations in lipid classes and fatty acid content in tissues of wild *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) females during maturation. *Aquaculture*. 193:311–324.
- Charmantier, G., e Anger, K. 2011. Ontogeny of osmoregulatory patterns in the South American shrimp *Macrobrachium amazonicum*: Loss of hypo-regulation in a land-locked population indicates phylogenetic separation from estuarine ancestors. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 396:89–98.
- Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., e Towle, D. 2009. Osmotic and Ionic Regulation in Aquatic Arthropods. In *Osmotic and Ionic Regulation: Cells and Animals*, eds. D.H. Evans. New York, EUA; Oxford, UK: CRC Press, Boca Raton, p. 165–230.
- Chiarelli, R. and Roccheri, M.C. 2015. Marine invertebrates as bioindicators of heavy metal pollution. *Open J. of Metal*, 4, 93-106.
- Coelho, P. A., e Ramos-Porto, M. 1984. Camarões de água doce do Brasil: distribuição geográfica. *Rev. Bras. Zool.* 2:405–410.
- Cortes-Jacinto, E., Villarreal-Colmenares, H., Civera-Cerecedo, R., e Martinez-Cordova, R. 2003. Effect of dietary protein level on growth and survival of juvenile freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae). *Aquac. Nutr.* 9:207–213.
- Cottin, D., Shillito, B., Chertemps, T., Thatje, S., Léger, N., and Ravaux, J. 2010. Comparison

of heat-shock responses between the hydrothermal vent shrimp *Rimicaris exoculata* and the related coastal shrimp *Palaemonetes varians*. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 393:9–16.

Cottin, D., Brown, A., Oliphant, A., Mestre, N. C., Ravaux, J., Shillito, B., et al. 2012. Sustained hydrostatic pressure tolerance of the shallow water shrimp *Palaemonetes varians* at different temperatures: Insights into the colonisation of the deep sea. Comp. Biochem. Physiol. - A Mol. Integr. Physiol. 162:357–363.

Couto, A. A. C. R. 2006. Variação da composição da assembléia de peixes no Estuário de Paranaguá – PR. Sazonalidade ou impacto de um processo de dragagem?. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Pernambuco, UFPE.

Craig, S. R., Gardner, T. R., e Carnevali, O. 2017. Growout and Broodstock Nutrition. In *Marine Ornamental Species: Aquaculture*, eds. R. Calado, I. Olivotto, M.I P. Oliver, G. J. Holt. Wiley-Blackwell, p. 139–158.

D’Abramo, L. 1998. Nutritional requirements of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*: comparisons with species of penaeid shrimp. Rev. Fish. Sci. 6:153–163.

D’Abramo, L. R., e New, M. B. 2010. Nutrition, Feeds and Feeding. In *Freshwater Prawns: Biology and Farming*, eds. M B; New, W. C.Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D’Abramo, e M. N. Kutty. EUA: Wiley – Blackwell, p. 570.

Daniels, W. H., Cavalli, R. O., e Smullen, R. P. 2010. Broodstock Management. In *Freshwater prawns: biology and farming*, eds. M B; New, W. C.Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D’Abramo, e M. N. Kutty. EUA: Wiley – Blackwell, p. 40–51.

Das, N. N., Saad, C. R., Ang, K. J., Law, A. T., e Harmin, S. A. 1996. Diet formulation for *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) broodstock based on essential amino acid profile of its eggs. Aquaculture. 27:543–555.

Davidson, B. S. 1995. New dimensions in natural products research: cultured marine microorganisms. Curr. Opin. Biotechnol. 6:284–291.

De Freitas, J. E. C. 2015. Produção sustentável do camarão de água doce do Pantanal sul matogrossense para uso ornamental. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Mato grosso do Sul, UEMS. p 72.

De Freitas, E., Passos, F., e Hayd, L. 2016. Diferentes níveis proteicos no crescimento de juvenis de *Macrobrachium pantanalense*. Arch. Zootec. 65:43–49.

De Grave, S., Cai, Y., e Anker, A. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. Hydrobiologia. 595:287–293.

De Grave, S., e Fransen, C. H. J. M. 2011. Carideorum Catalogus: The Recent Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). Zool. Med. Leiden. 85:30–195.

De Grave, S., e Ashelby, C. W. 2013. A re-appraisal of the systematic status of selected genera in Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). Zootaxa. 3734:331.

De Grave, S., Smith, K. G., Adeler, N. A., Allen, D. J., Alvarez, F., Anker, A., et al. 2015. Dead shrimp blues: a global assessment of extinction risk in freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) ed. Gaofeng Qiu. PLoS One. 10:e0120198.

Detmann, E., M.A., S., Valadares Filho, S. C., Queiroz, A. C., Berchiellin, T. T., Saliba, E. O. S., et al. 2012. *Métodos para análise de alimentos*. 1 ed. Visconde do Rio Branco, MG: Editora

Suprema.

Dhont, J. 2010. Larval feeds and feeding. In *Freshwater Prawns: Biology and Farming*, eds. M B; New, W. C. Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D'Abramo, e M. N. Kutty. EUA: Wiley – Blackwell, p. 86–107.

Dirrigl, F. J., Badaoui, Z., Tamez, C., Vitek, C. J., e Parsons, J. G. 2017. Use of the sea hare (*Aplysia fasciata*) in marine pollution biomonitoring of harbors and bays. *Mar. Pollut. Bull.* [April 19, 2018].

Dobson, S. H., e Holmes, R. M. 1984. Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.* 25:649–656.

Dolmen, D., Hindley, J. D., and Kleiven, E. 2004. Distribution of *Palaemonetes varians* (Leach) (Crustacea, Decapoda) in relation to biotope and other caridean shrimps in brackish waters of southern Norway and southwestern Sweden. *Sarsia.* 89:8–21.

Domingues, G. A. J. 2015. Hydrostatic pressure on cadmium toxicity in *Palaemon varians*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Aveiro, UA. p 95.

Dores, E. F. G. 2015. Pesticides in the Pantanal. In *Dynamics of the Pantanal Wetland in South America. The Handbook of Environmental Chemistry*, eds. I. Bergier e M Assine. Springer, Cham, p. 179–190.

Dos Santos, A., Hayd, L., e Anger, K. 2013. A new species of *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae), *M. pantanalense*, from the Pantanal, Brazil. *Zootaxa.* 3700:534–546.

Encarnação, R. J. J. 2013. Análise do perfil de ácidos gordos de Camarinha, *Palaemonetes varians*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Lisboa, UL. p 109.

Espinosa-Chaurand, L., Flores-Zepeda, C., Nolasco-Soria, H., Carrillo-Farnes, O., e Vega-Villasante, F. 2012. Efecto del nivel proteico de la dieta sobre el desarrollo de juveniles de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871). *Rev. MVZ Córdoba.* 17:3140–3146.

Falcão, F. S., and Ferreira Junior, N. 2014. Habitats e Hábitos. In *Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*, eds. N. Hamada, J. L. Nessimian, e R. B. Querino. Manaus - AM: Editora do INPA, p. 724.

FAO. 2012. *Fishery and Aquaculture Statistics 2010*. Food and agriculture organization of the united nations Rome.

FAO. 2014. *Ornamental fish - Fisheries and Aquaculture Department*.:1 Food and agriculture organization of the united nations Rome..

FAO 2016. *The state os world fisheries and aquaculture: Contributing to food security and nutrition for all*. 1st ed Food and agriculture organization of the united nations Rome.

FAO 2016b. *FAO yearbook of fishery and aquaculture statistics summary tables*. 0:26–28. Food and agriculture organization of the united nations Rome.

FAO. 2017. *Fishery and Aquaculture Statistics. 2015*. Food and agriculture organization of the united nations Rome.

Fincham, A. A. 1979. Larval development of British prawns and shrimps (Crustacea: Decapoda: Natantia). 2. *Palaemonetes (Palaemonetes) varians* (Leach, 1814) and morphological variation. *Bull. Br. Museum Natural Hist. Zool.* 35:127–200.

Fishstat. 2009. Fishstat: Plus Universal software for fishery statistical time séries. Fish. Dep. Fish. Inf:1 Food and agriculture organization of the united nations Rome..

Fossi, M. C., Pedà, C., Compa, M., Tsangaris, C., Alomar, C., Claro, F., et al. 2018. Bioindicators for monitoring marine litter ingestion and its impacts on Mediterranean biodiversity. Environ. Pollut. 237:1023–1040.

Freire, J. L., Marques, C. B., e Silva, B. B. 2012. Estrutura populacional e biologia reprodutiva do camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Heller,1862) (Decapoda: Palaemonidae) em um estuário da região nordeste do Pará, Brasil. Brazilian J. Aquat. Sci. Technol. 16:65.

Galdino, S., e Vieira, L. S. 2006. A bacia do Rio Taquari e seus problemas ambientais e econômicos. In *Impactos ambientais e socioeconômicos na Bacia do Rio Taquari Pantanal.*, eds. S.; Galdino, L. S.; Vieira, e L. A. Pellegrin. Corumbá - MS: Embrapa Informação Tecnológica, p. 29–41.

García-Dávila, C. R., Alcántara, B. F., Vasquez, R. E., e Chunjandama, S. M. 2000. Reproductive biology of the shrimp *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1862)(Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in small forest streams of Peruvian Amazon. Acta Amaz. 30:653–653.

Garcia, A. S., Gonçalves, L. U., Cavalli, R. O., e Viegas, E. M. M. 2012. Lipídeos. In *Nutriaqua: nutrição e alimentação de espécies de interesse para aquicultura brasileira.*, eds. D. M. Fracalossi e J. E. P. Cyrino. Florianópolis, SC: Sociedade Brasileira de Aquicultura e Biologia Aquática, p. 79–99.

Gelin, A., e Souty-Grosset, C. 2006. Species identification and ecological study of the genus *Palaemonetes* (Decapoda: Caridea) in the French Mediterranean. J. Crust. Biol. 26:124–133.

Ghanawi, J., e Saoud, I. P. 2012. Molting, reproductive biology, and hatchery management of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868). Aquaculture. 358–359:183–195.

Giménez, L. 2010. Relationships between habitat conditions, larval traits, and juvenile performance in a marine invertebrate. Ecology. 91:1401–13.

Giménez, L., Anger, K., e Torres, G. 2004. Linking life history traits in successive phases of a complex life cycle: effects of larval biomass on early juvenile development in an estuarine crad, *Chasmagnathus granulata*. Oikos. 104:570–580.

Glamuzina, L., Conides, A., Prusina, I., Cukteras, M., Klaoudatos, D., Zacharaki, P., et al. 2014. Population structure, growth, mortality and fecundity of *Palaemon adspersus* (Rathke 1837; Decapoda: Palaemonidae) in the Parila Lagoon (Croatia, SE Adriatic Sea) with notes on the population management. Turkish J. Fish. Aquat. Sci. 14:677–687.

Gleick, P. H. 1996. Recursos de água. In *Enciclopédia do Clima e Tempo*, ed. S. H. Schneider. New York, EUA; Oxford University Press, p. 817–823.

Goda, A. M. A. S. 2008. Effect of dietary protein and lipid levels and protein–energy ratio on growth indices, feed utilization and body composition of freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man 1879) post larvae. Aquac. Res. 39:891–901.

Gomes, A. F. T., Mossolin, E. C., e Mantelatto, F. L. 2012. Populacional and reproductive aspects of Southern *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Crustacea: Palaemonidae), Brazil. Brazilian J. Aquat. Sci. Technol. 16:9.

Gomes, M. A. F. 2014. *Panorama da contaminação ambiental por agrotóxicos e nitrato de*

origem agrícola no Brasil: cenário 1992/2011. 1st ed. M. A. F. Gomes, e R. R. Monticelli. Jaguariuna - SP: Embrapa Informação Tecnológica p. 35.

González-Ortegón, E., e Cuesta, J. A. 2006. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus*. J. Mar. Biol. Assoc. UK. 86:93-102.

González-Ortegón, E., Pascual, E., Cuesta, J. A., e Drake, P. 2006. Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). Estuar. Coast. Shelf Sci. 67:293–302.

González-Ortegón, E., Rodríguez, A., e Drake, P. 2012. The freshwater shrimp *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) as a bioindicator of hypoxic event effects on temperate freshwater systems. Ecol. Indic. 18:236–242.

Gonzalez-Ortegon, E., Pascual, E., e Drake, P. 2013. Respiratory responses to salinity, temperature and hypoxia of six caridean shrimps from different aquatic habitats. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 445:108–115.

Guest W., e Durocher, P. P. 1979. Palaemonid shrimp, *Macrobrachium amazonicum*: effects of salinity and temperature on survival. Progress. Fish-Culturist. 41:37–41.

Guillaume, J. 1997. Protein and amino acids. Crustac. Nutr. 6:26–50.

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., et al. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. Science. 319:948–952.

Hari, B., e Kurup, M. B. 2003. Comparative evaluation of dietary protein levels and plant-animal protein ratios in *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Aquac. Nutr. 9:131–137.

Harris, M. B., Arcangelo, C., Pinto, E. C. T., Camargo, G., Ramos Neto, M. B., e Silva, S. M. 2006. Estimativa da perda de cobertura vegetal original na bacia do Alto Paraguai e Pantanal brasileiro: ameaças e perspectivas. Nat. Conserv. 4:50–66.

Hayd, L., e Nakagaki, J. M. 2002. Os camarões de água doce (Palaemonidae) e a coleta de iscas no Rio Miranda, Pantanal de Miranda. Rev. Pantaneira. 4:37–50.

Hayd, L. A., Anger, K., e Valenti, W. C. 2008. The moulting cycle of larval Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* reared in the laboratory. Nauplius. 16:55–63.

Hayd, L., Lemos, D., e Valenti, W. C. 2010. Ontogenetic Variation in Ammonia Excretion during the Early Life Stages of the Amazon River Prawn, *Macrobrachium amazonicum*. J. World Aquac. Soc. 41:107–115.

Hayd, L., e Anger, K. 2013. Reproductive and morphometric traits of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) from the Pantanal, Brazil, suggests initial speciation. Rev. Biol. Trop. 61:39–57.

Hayd, L. a., Lemos, D., e Valenti, W. C. 2014. Effects of Ambient Nitrite on Amazon River Prawn, *Macrobrachium amazonicum*, larvae. J. World Aquac. Soc. 45:55–64.

Hayd, L. A. H., Anger, K., e Urzua, A. 2017. Growth, elemental and proximate biochemical composition of larval Amazon River prawn, *Macrobrachium amazonicum*, reared under different salinity conditions. Lat. Am. J. Aquat. Res. 45:983–991.

Heath, D. D., Fox, C. W., e Heath, J. W. 2012. Maternal effects on offspring size : variation through early development of Chinook Salmon. Evolution, 53:1605-1611.

- Hisano, H., Rocha Falcon, D., Barros, M., e Pezzato, L. E. 2008. Influence of yeast and yeast derivatives on growth performance and survival of juvenile prawn *Macrobrachium amazonicum*. *Ciência Anim. Bras.* 9:657–662.
- Holthuis, L. B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (crustacea Decapod Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemonidae. Occasional Paper 12. Allan Hancock Foundations Publications. p 396.
- Ibama 2009. *Estatística da pesca 2007 Brasil: grandes regiões e unidades da federação*. Brasília - DF: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA).
- Iketani, G., Pimentel, L., Silva-Oliveira, G., Maciel, C., Valenti, W., Schneider, H., et al. 2011. The history of the introduction of the giant river prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda, Palaemonidae), in Brazil: new insights from molecular data. *Genet. Mol. Biol.* 34:142–151.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. 1st. ed. Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom e New York, NY, USA, p 1535.
- Junk, W. J., da Cunha, C. N., Wantzen, K. M., Petermann, P., Strüssmann, C., Marques, M. I., et al. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquat. Sci.* 68:278–309.
- Junk, W. J., An, S., Finlayson, C. M., Gopal, B., Květ, J., Mitchell, S. A., et al. 2013. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: A synthesis. *Aquat. Sci.* 75:151–167.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, L. D., et al. 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 24:5–22.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Schoengart, J., Wittmann, F., and da Cunha, C. N. 2016. Brazilian Wetlands: Classification. In *The Wetland Book*, eds. Finlayson C. Springer Netherlands, p. 1–7.
- Kabir-Chowdhury, M. A., Goda, A. M., El-haroun, R. E., Wafa, M. A., e Salah El-Din, S. A. 2008. Effect of dietary protein and feeding time on growth performance and feed utilization of post larval freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De man, 1879). *J. Fish. Aquat. Sci.* 3:1–11.
- Kangpanich, C., Pratoomyot, J., Siranonthana, N., e Senanan, W. 2016. Effects of arachidonic acid supplementation in maturation diet on female reproductive performance and larval quality of giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii*). *PeerJ.* 4:e2735.
- Karim, H. M., Freitas, J. E. C., Lima, T. P. de C., Nascimento, M. S., e Hayd, L. 2015. Viabilidade econômica da produção do camarão-do-pantanal (*Macrobrachium pantanalense*). *Bol. do Inst. Pesca.* 41:103–112.
- Katre, S., e Reddy, S. R. 1982. Crustacean egg size as an indicator of egg fat/protein reserves. *Int. J. Invertebr. Reprod.* 4:381–384.
- Kim, S., e Hong, S. 2004. Reproductive Biology of *Palaemon gravieri* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *J. Crustac. Biol.* 24:121–130.
- Kimpara, J. M., Moraes-Valenti, P., Queiroz, J. F., e New, M. B. 2013. Effects of Intensification

of the Amazon River Prawn, *Macrobrachium amazonicum*, Grow-out on Effluent Quality. J. World Aquac. Soc. 44:210–219.

Kutty, M. N., e Valenti, W. C. 2010. Culture of Other Freshwater Prawn Species. In *Freshwater Prawns: Biology and Farming*, eds. M B; New, W. C.Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D’Abramo, e M. N. Kutty. EUA: Wiley – Blackwell. p. 570.

Leal, M. C., Nunes, C., Alexandre, D., da Silva, T. L., Reis, A., Dinis, M. T., et al. 2012. Parental diets determine the embryonic fatty acid profile of the tropical nudibranch *Aeolidiella stephanieae*: the effect of eating bleached anemones. Mar. Biol. 159:1745–1751.

Leal, M. C., Pochelon, P. N., da Silva, T. L., Reis, A., Rosa, R., e Calado, R. 2012b. Variable within-brood maternal provisioning in newly extruded embryos of *Homarus gammarus*. Mar. Biol. 160:763–772.

Leal, M. C., Rocha, R. J. M., Rosa, R., e Calado, R. 2016. Aquaculture of marine non-food organisms: What, why and how? Rev. Aquac. :1–24.

Lemos, D., Lawrence, A. L., e Siccardi, A. J. 2009. Prediction of apparent protein digestibility of ingredients and diets by in vitro pH-stat degree of protein hydrolysis with species-specific enzymes for juvenile Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. Aquaculture. 295:89–98.

Li, E., Chen, L., Zeng, C., Chen, X., Yu, N., Lai, Q., et al. 2007. Growth, body composition, respiration and ambient ammonia nitrogen tolerance of the juvenile white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, at different salinities. Aquaculture. 265:385–390.

Lim, C., Beames, R. M., Eales, J. G., Prendergast, A. F., McLeese, J. M., Shearer, K. D., et al. 1997. Nutritive values of low and high fibre canola meals for shrimp (*Penaeus vannamei*). Aquac. Nutr. 3:269–279.

Lima, J. D. F., Da Cruz, M. C. M., e Da Silva, L. M. A. 2015. Reproductive biology of *Macrobrachium surinamicum* (Decapoda : Palaemonidae) in the Amazon River mouth. Acta Amaz. 45:299–306.

Liu, X., Köhl, A., e Stammer, D. 2017. Dynamical ocean response to projected changes of the global water cycle. J. Geophys. Res. Ocean. 122:6512–6532.

Lord, J. P. 2017. Impact of seawater temperature on growth and recruitment of invasive fouling species at the global scale. Mar. Ecol. 38:1–10.

Luna, M., Graziani, C., Villarroel, E., Lemus, M., Lodeiros, C., e Salazar, G. 2007. Evaluación de tres dietas con diferente contenido proteico en el cultivo de postlarvas del langostino de río *Macrobrachium rosenbergii*. Zootec. Trop. 25:111–121.

Maciel, C. R. 2007. Alimentação do camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum* durante a fase larval. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, UNESP. p 122.

Maciel, C. R., e Valenti, W. C. 2009. Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon River Prawn *Macrobrachium amazonicum*: A Review. Nauplius. 17:61–79.

Maciel, C. R., New, M. B., e Valenti, W. C. 2012. The predation of *Artemia nauplii* by the larvae of the Amazon River Prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Heller , 1862), is affected by prey density, time of day, and ontogenetic development. J. World Aquac. Soc. 43:659–669.

Maciel, C. R., e Valenti, W. C. 2014. Assessing the potential of partial replacing of artemia by practical inert diet in the larviculture of the Amazon River prawn. Bol. do Inst. Pesca. 40:69–78.

- Maciel, J. C., Francisco, C. J., e Miranda-Filho, K. C. 2018. Compensatory growth and feed restriction in marine shrimp production, with emphasis on biofloc technology. *Aquac. Int.* 26:203–212.
- Magalhães, C. 2000. Abbreviated larval development of *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877)(Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from the Rio Solimões floodplain, Brazil, reared in the laboratory. *Nauplius*. 8:1–15.
- Magalhães, T., Mossolin, E. C., e Mantelatto, F. L. 2012. Gonadosomatic and hepatosomatic indexes of the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) from São Sebastião Island, Southeastern Brazil. *Panam. J. Aquat. Sci.* 7:1–9.
- Magozzi, S., e Calosi, P. 2015. Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming. *Glob. Chang. Biol.* 21:181–194.
- Mallasen, M., e Valenti, W. C. 2006. Effect of nitrite on larval development of giant river prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*. 261:1292–1298.
- Mangas, A. P., Silva, A. C., Ferreira, S. C. G., Palheta, G. D. A., e Melo, N. F. A. C. 2013. Ictioplâncton da Baía do Guajará e do estuário do Rio Pará, Ilha do Marajó, Pará, Brasil. *Bol. Técnico Científico do CEPNOR*. 13:43–54.
- Mantelatto, F. L., Pileggi, L. G., Magalhães, C., Carvalho, F. L., Da Rocha, S. S., Mossolin, E. C., et al. 2016. avaliação dos camarões palemonídeos (Decapoda: Palaemonidae) capítulo 20. In *Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil*, Porto Alegre, RS: Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, p 252–267.
- Marengo, J., Alves, L., e Torres, R. 2016. Regional climate change scenarios in the Brazilian Pantanal watershed. *Clim. Res.* 68:201–213.
- Marshall, D. J., e Uller, T. 2007. When is a maternal effect adaptive? *Oikos*. 116:1957–1963.
- Marshall, D. J. 2008. Transgenerational Plasticity in the Sea: Context- Dependent Maternal Effects Across the Life History. *Ecology*. 89:418–427.
- Marshall, D. J., e Morgan, S. G. 2011. Ecological and evolutionary consequences of linked life-history stages in the sea. *Curr. Biol.* 21:718–725.
- Martinez-Cordova, L. R., Campana Torres, A., e Porchas-Cornejo, M. A. 2003. Dietary protein level and natural food management in the culture of blue (*Litopenaeus stylirostris*) and white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) in microcosms. *Aquac. Nutr.* 9:155–160.
- Mattos, L. A. de, e Oshiro, L. M. Y. 2009. Estrutura populacional de *Macrobrachium potiuna* (Crustacea, Palaemonidae) no Rio do Moinho, Mangaratiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotrop.* 9:81–86.
- Mazzarelli, C., Santos, M., Amorim, R., e Augusto, A. 2015. Effect of salinity on the metabolism and osmoregulation of selected ontogenetic stages of an amazon population of *Macrobrachium amazonicum* shrimp (Decapoda, Palaemonidae). *Brazilian J. Biol.* 75:372–379.
- Meireles, A. L., Valenti, W. C., e Mantelatto, F. L. 2013. Reproductive variability of the Amazon River prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae): influence of life cycle on egg production. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41:718–731.
- Melo, A. G. 2003. *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil*. Loyola. ed. A. G Melo. São Paulo, SP: Centro Universitário São Camilo. Museu de Zoologia da

USP. p 30.

Melo, S. G., e Brossi-garcia, A. L. 2005. Desenvolvimento larval de *Macrobrachium birai* Lobão, Melo e Fernandes (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae) em laboratório. *Rev. Bras. Biol.* 22:131–152.

Méndez-Martínez, Y., García-Guerrero, M. U., Arcos-Ortega, F. G., Martínez-Córdova, L. R., Yamasaki-Granados, S., Pérez-Rodríguez, J. C., et al. 2018. Effect of different ratios of dietary protein-energy on growth, body proximal composition, digestive enzyme activity, and hepatopancreas histology in *Macrobrachium americanum* (Bate, 1868) prawn juveniles. *Aquaculture.* 485:1–11.

Millero, F. J., Feistel, R., Wright, D. G., e McDougall, T. J. 2008. The composition of standard seawater and the definition of the reference-composition salinity scale. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 55:50–72.

Moraes, D. S. L., e Jordão, B. Q. 2001. Degradação de recursos hídricos e seus efeitos sobre a saúde humana. *Saúde Pública.* 3:370–374.

Moraes-Riodades, P. M., e Valenti, W. C. 2001. Freshwater prawn farming in brazilian Amazonia shows potential for economic, social development. *The Advocate.* 1:73–74.

Moraes-Riodades, P. M., e Valenti, W. C. 2004. Morphotypes in male Amazon River prawns, *Macrobrachium amazonicum*. *Aquaculture.* 236:297–307 [August 27, 2014].

Moraes-Valenti, P. M. C., e Valenti, W. C. 2007. Effect of intensification on grow out of the Amazon River Prawn, *Macrobrachium amazonicum*. *J. World Aquac. Soc.* 38:516–526.

Moraes-Valenti, P., e Valenti, W. C. 2010. Culture of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum*. In *Freshwater prawns: biology and farming*, eds. M B; New, W. C.Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D’Abramo, e M. N. Kutty. EUA: Wiley – Blackwell, p. 485–497.

Mousseau, T. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* 13:403–407.

New, M. B., Valenti, W. C., e Tidwell, J. H. 2010. *Freshwater Prawns: Biology and Farming*. 1st eds. Wiley – Blackwell. p 570.

New, P., Brown, A., Oliphant, A., Burchell, P., Smith, A., e Thatje, S. 2014. The effects of temperature and pressure acclimation on the temperature and pressure tolerance of the shallow-water shrimp *Palaemonetes varians*. *Mar. Biol.* 161:697–709.

Nikora, V. 2010. Hydrodynamics of aquatic ecosystems: an interface between ecology, biomechanics and environmental fluid mechanics. *River Reserarch Appl.* 26:367–384.

Nóbrega, P. S. V., Bentes, B., e Martinelli-Lemos, J. M. 2014. Population structure and relative growth of the Amazon shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) on two islands in the fluvial-estuarine plain of the Brazilian Amazon. *Nauplius.* 22:13–20.

Odum, P. E. 2004. *Fundamentos de Ecologia*. 6th ed. São Paulo, SP: Cengage Learning. p 820.

Okuda, N., Watanabe, K., Fukumori, K., Nakano, S., e Nakazawa, T. 2014. *Biodiversity in Aquatic Systems and Environments*. Springer. p 99.

Oliphant, A., Thatje, S., Brown, A., Morini, M., Ravaux, J., e Shillito, B. 2011. Pressure tolerance of the shallow-water caridean shrimp *Palaemonetes varians* across its thermal tolerance window.

J. Exp. Biol. 214:1109–1117.

Oliphant, A., Hauton, C., e Thatje, S. 2013. The implications of temperature-mediated plasticity in larval instar number for development within a marine invertebrate, the Shrimp *Palaemonetes varians*. PloS one, 8:e75785.

Oliphant, A., Ichino, M. C., e Thatje, S. 2014. The influence of per offspring investment (POI) and starvation on larval developmental plasticity within the palaemonid shrimp, *Palaemonetes varians*. Mar. Biol. 161:2069–2077.

Oliphant, A., e Thatje, S. 2014. Energetic adaptations to larval export within the brackish-water palaemonine shrimp, *Palaemonetes varians*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 505:177–191.

Pallareti, L., Brown, A., e Thatje, S. 2018. Variability in hydrostatic pressure tolerance between Palaemon species: Implications for insights into the colonisation of the deep sea. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 503:66–71.

Palma, J., Bureau, D. P., e Andrade, J. P. 2008. Effects of binder type and binder addition on the growth of juvenile *Palaemonetes varians* and *Palaemon elegans* (Crustacea: Palaemonidae). Aquac. Int. 16:427–436.

Palma, J., Bureau, D. P., Correia, M., e Andrade, J. P. 2009. Effects of temperature, density and early weaning on the survival and growth of Atlantic ditch shrimp *Palaemonetes varians* larvae. Aquac. Res. 40:1468–1473.

Pastore, S. C. G., Gaiotto Renata, Silva, J., Ribeiro, F. A. N., e Pinto, A. J. 2012. Boas práticas de formulação e fabricação de rações para peixes. In *Nutriaqua: nutrição e alimentação de espécies de interesse para aquicultura brasileira.*, eds. D. M. Fracalossi e J. E. P. Cyrino. Florianópolis - SC: Sociedade Brasileira de Aquicultura e Biologia Aquática, p. 295–346.

Pavlaki, M. D., Araújo, M. J., Cardoso, D. N., Silva, A. R. R., Cruz, A., Mendo, S., et al. 2016. Ecotoxicity and genotoxicity of cadmium in different marine trophic levels. Environ. Pollut. 215:203–212.

Pavlaki, M. D., Morgado, R. G., Soares, A. M. V. M., Calado, R., and Loureiro, S. 2018. Toxicokinetics of cadmium in *Palaemon varians* postlarvae under waterborne and/or dietary exposure. Environ. Toxicol. Chem. Aceito para publicação.

Pechenik, J. A. 2006. Larval experience and latent effects - Metamorphosis is not a new beginning. Integr. Comp. Biol. 46:323–333.

Pequeux, A. 1995. Osmotic regulation in Crustaceans. Crustac. Soc. 15:1–60.

Pereira, M. da G. C., e Chacur, M. M. 2009. Estrutura populacional de *Macrobrachium brasiliense* (Crustacea, Palaemonidae) do Córrego Escondido, Batayporã, Mato Grosso do Sul, Brasil. Rev. Biol. Neotrop. 6:75–82.

Pezzato, L. E., Barros, M. M., Sampaio, F. G., Falcon, D. R., Gonçalves, G. S., e Hisano, H. 2003. Relação energia: proteína dietária para pós-larvas de *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, Decapoda). Acta Sci. Anim. Sci. 25:235–241.

Pileggi, L. G., e Mantelatto, F. L. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. Invertebr. Syst. 24:194.

Pileggi, L. G., Magalhães, C., Bond-Buckup, G., e Mantelatto, F. L. 2013. New records and extension of the known distribution of some freshwater shrimps in Brazil. Rev. Mex. Biodivers. 117

84:563–574.

Pinheiro, M. A. A., e Hebling, J. 1998. Biologia de *Macrobrachium rosenbergii*. In *Carcinicultura de água doce: tecnologia para produção de camarões.*, ed. W. C. Valenti. Brasília - DF: Instituto brasileiro do meio ambiente e dos recursos naturais renováveis, p. 21–46.

Pomponi, S. A. 1999. The bioprocess-technological potential of the sea. *Prog. Ind. Microbiol.* 35:5–13.

Portz, L., e Furuya, W. M. 2012. Energia, proteína e aminoácidos. In *Nutriaqua: nutrição e alimentação de espécies de interesse para aquicultura brasileira.*, eds. D. M. F. e J. E. P. Cyrino. Florianópolis, SC: Sociedade Brasileira de Aquicultura e Biologia Aquática, p. 65–77.

Preto, B. L., Pizzato, G. M., and Valenti, W. C. 2008. Uso de bandejas de alimentação na fase de engorda do camarão-da-amazônia, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *Bol. do Inst. Pesca.* 34:125–130.

Preto, B. L., Kimpara, J. M., Moraes-Valenti, P., e Valenti, W. C. 2010. Population structure of pond-raised *Macrobrachium amazonicum* with different stocking and harvesting strategies. *Aquaculture.* 307:206–211.

Racotta, I. 2003. Shrimp larval quality in relation to broodstock condition. *Aquaculture.* 227:107–130.

Rainbow, P. S., e Luoma, S. N. 2011. Metal toxicity, uptake and bioaccumulation in aquatic invertebrates—Modelling zinc in crustaceans. *Aquat. Toxicol.* 105:455–465.

Raveux, J., Leger, N., Rabet, N., Morini, M., Zbinden, M., Thatje, S., et al. 2012. Adaptation to thermally variable environments: capacity for acclimation of thermal limit and heat shock response in the shrimp *Palaemonetes varians*. *J. Comp. Physiol. B.* 182:899–907.

Resende, E. K. 2008. Pulso de inundação – Processo ecológico essencial à vida no Pantanal. *Séries Doc. - Embrapa Pantanal.* 94:16.

Rey, F., e Calado, R. 2016. A influência dos efeitos maternos em invertebrados bentônicos marinhos com ciclos de vida bifásicos, com ênfase nos Crustáceos Decápodes. *Captar.* 6:1–10.

Rey, F., Neto, G. M. S., Rosa, R., Queiroga, H., e Calado, R. 2016. A vida entre dois mundos - a metamorfose não apaga a história larvar de invertebrados marinhos com ciclos de vida bifásicos. *Captar.* 6:11–21.

Ribeiro, F. D. A. S., Lima, M. T., e Fernandes, J. B. K. 2010. Panorama do mercado de organismos aquáticos ornamentais. *Bol. da Assoc. Bras. Limnol.* 38:1–15.

Ribeiro, K., Franceschini-Vicentini, I. B., Papa, L. P., New, M. B., e Valenti, W. C. 2012. Effect of polyunsaturated fatty acids on the fecundity of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *Aquac. Res.* 43:1756–1763.

Riedel, A., Monro, K., Blows, M., and Marshall, D. 2014. Relative influence of resident species and environmental variation on community assembly. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 499:103–113.

Rodríguez, F., Barroso, F. J., and Galindo, M. D. 1993. Estudio biométrico y morfológico de los huevos de *Palaemonetes varzans* Leach de dos localidades del suroeste español. *Limnética.* 9:67–72.

Rohlf, F., e Sokal, J., R., R. 1995. *Statistical tables.* 1st ed. Macmillan. p 223.

- Romagosa, E., Bittencourt, F., e Boscolo, W. R. 2012. Nutrição e alimentação de reprodutores. In *NUTRIAQUA: nutrição e alimentação de espécies de interesse para a aquicultura*, eds. D. M. Fracalossi e J. E. P. Cyrino. Florianópolis, SC: Sociedade Brasileira de Aquicultura e Biologia Aquática, p. 167–184.
- Rosa, R., Calado, R., Narciso, L., e Nunes, M. L. 2007. Embryogenesis of decapod crustaceans with different life history traits, feeding ecologies and habitats: A fatty acid approach. *Mar. Biol.* 151:935–947.
- Rostagno, H. S., Albino, L. F. T., Donzele, J. L., Gomes, P. C., Oliveira, R. F., Lopes, D. C., et al. 2011. *Tabelas brasileiras para aves e suínos: composição de alimentos e exigências nutricionais*. 3rd ed. Viçosa - MG: Universidade Federal de Viçosa. p 252.
- Roustaian, P., Kamarudin, M. S., Omar, H., Saad, C. R., e Ahmad, M. H. 1999. Changes in fatty acid profile during larval development of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Aquac. Res.* 30:815–824.
- Roustaian, P., Kamarudin, M. S., Omar, H., Saad, C. R., e Ahmad, M. H. 2000. Amino Acid Composition of Developing Larval Freshwater Prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *J. World Aquac. Soc.* 31:130–136.
- Roustaian, P., Kamarudin, M. S., Omar, H. Bin, Saad, C. R., e Ahmad, M. H. 2001. Biochemical changes in freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* during larval development. *J. World Aquac. Soc.* 32:53–59.
- Ruppert, E., e Barnes, R. 1993. Crustáceos. In *Zoologia dos invertebrados*, eds. S. Neves, F., Borges, M. A. Z., Corgosinho, P. H. C. Roca, p. 659–777.
- Sanders, M. B., Billingham, Z., Depledge, M. H., e Clare, A. S. 2005. Larval development and vitellin-like protein expression in *Palaemon elegans* larvae following xeno-oestrogen exposure. *Integr. Comp. Biol.* 45:51–60.
- Segner, H., e Baumann, L. 2016. What constitutes a model organism in ecotoxicology? *Integr. Environ. Assess. Manag.* 12:591.
- Shiau, S. 1998. Nutrient requirements of penaeid shrimps. *Aquaculture.* 168:14–17.
- Short, J. W. 2004. A Revision of Australian River Prawns, *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Hydrobiologia.* 525:1–100.
- Silva, J. S. V., e Abdon, M. M. 1998. Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 33:1703–1711.
- Silva, J. S. V., Abdon, M. M., Sillva, S. M. A., e Moraes, J. A. 2011. Evolution of deforestation in the Brazilian Pantanal and surroundings in the timeframe 1976–2008. *Geografia.* 36:35–55.
- Silva, R. R., Sampaio, C. M. S., e Santos, J. A. 2004. Fecundity and fertility of *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, Palaemonidae). *Brazilian J. Biol.* 64:489–500.
- Silvia, C. G. P., Gaiotto, J. R., Ribeiro, F. de A. S., e Nunes, A. J. P. 2012. Boas práticas de fabricação e formulação de rações para peixes. In *Nutriaqua: nutrição e alimentação de espécies de interesse para aquicultura brasileira.*, eds. D. M. Fracalossi e J. E. P. Cyrino. Florianópolis, SC: Sociedade Brasileira de Aquicultura e Biologia Aquática, p. 295–346.
- Soares, M. R. S. 2015. Biologia reprodutiva de *Macrobrachium jelskii* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) na eepresa de Três Marias e no Rio São Francisco, MG, Brasil. *Iheringia Série Zool.* 105:307–315.

- Soares, M. R. S., Oshiro, L. M. Y., Toledo, J. C., Soares, M. R. da S., Oshiro, L. M. Y., e Toledo, J. C. 2015. Biologia reprodutiva de *Macrobrachium jelskii* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) no Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia. Série Zool.* 105:307–315 [December 15, 2017].
- Soares, M. P. 2016. Organismos aquáticos como modelo para avaliação ecotoxicológica no Pantanal Sul- Matogrossense. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, UEMS. p 78.
- Soares, M. P., Jesus, F., Almeida, A. R., Zlabek, V., Grabic, R., Domingues, I., et al. 2017. Endemic shrimp *Macrobrachium pantanalense* as a test species to assess potential contamination by pesticides in Pantanal (Brazil). *Chemosphere.* 168:1082–1092.
- Soeiro, R. K. S., Rocha, C. P., Maciel, M., Abrunhosa, F. A., e Maciel, C. R. 2016. Relação entre a origem costeira de *Macrobrachium amazonicum* e o nível de salinidade na larvicultura. *Bol. do Inst. Pesca.* 42:691–703.
- Sorgeloos, R. O. C. P. L. P. 1999. Performance of *Macrobrachium rosenbergii* broodstock fed diets with different fatty acid composition. *Aquaculture.* 179:387–402.
- Sorte, C. J. B., Pandori, L. L. M., Cai, S., e Davis, K. A. 2018. Predicting persistence in benthic marine species with complex life cycles : linking dispersal dynamics to redistribution potential and thermal tolerance limits. *Mar. Biol.*
- Spalding, M., Kainuma, M., and Collins, L. 2010. *World atlas of mangroves.* 1st ed. M. Spalding. Routledge. p 306.
- Sperling, E. V. 1993. Considerações sobre a saúde de ambientes aquáticos. *Bio.* 2:53–63.
- Stumpf, L., Calvo, N. S., Pietrokovsky, S., e López Greco, L. S. 2010. Nutritional vulnerability and compensatory growth in early juveniles of the “red claw” crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Aquaculture.* 304:34–41.
- Stumpf, L., Greco, L. S. L., e Lazzari, C. R. 2015. Compensatory growth in juveniles of freshwater redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* reared at three different temperatures: Hyperphagia and food efficiency as primary mechanisms. *PLoS One.* 10:1–19.
- Taylor, P., Singh, R. K., e Balange, A. K. 2008. Compensatory growth and changes in nutrient composition in post-larvae of Giant Prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, following starvation. *J of Appl Aqua.*, 19:39-49
- Teshima, S., Koshio, S., Ishikawa, M., Alam, M. S., and Hernandez Hernandez, L. H. 2006. Protein requirements of the Freshwater Prawn *Macrobrachium rosenbergii* evaluated by the factorial method. *J. World Aquac. Soc.* 37:145–153.
- Testa, J. M., Kemp, W. M., Harris, L. A., Woodland, R. J., e Boynton, W. R. 2017. Challenges and directions for the advancement of estuarine ecosystem science. *Ecosystems.* 20:14–22.
- Thomas, C. D., Thomas, C. D., Cameron, A., Cameron, A., Green, R. E., Green, R. E., et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature.* 427:145–8.
- Thornton, P. K., Ericksen, P. J., Herrero, M., and Challinor, A. J. 2014. Climate variability and vulnerability to climate change: A review. *Glob. Chang. Biol.* 20:3313–3328.
- Valenti, W. C., Mello, J. de T. C. de, Lobão, V. L. 1989. Fecundidade em *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Rev. Bras. Zool.* 6:9–15.

- Valenti, W. C. 1993. Freshwater prawn culture in Brazil. *World Aquac. Rouge*. 24:30–30.
- Valenti, W. C., Hayd, L. A., Vetorelli, M. P., e Martins, M. I. E. G. 2008. Viabilidade econômica da produção de iscas e juvenis de *Macrobrachium amazonicum* no Pantanal. In *Aquaciência Tópicos Essenciais em Biologia Aquática e Aquicultura II*, Bento Gonçalves - RS, p. 2.
- Valenti, W. C., Mallasen, M., e Barros, H. P. 2009. Sistema de recirculação e rotina de manejo para larvicultura de camarões de água doce *Macrobrachium rosenbergii* em pequena escala. *Bol. do Inst. Pesca*. 35:141–151.
- Valenti, W. C., Hayd, L. D. A., Vetorelli, M. P., Inez, M., Geraldo, E., Federal, P., et al. 2011. Economic analysis of Amazon River prawn farming to the markets for live bait and juveniles in Pantanal, Brazil. *Bol. do Inst. Pesca*. 37:165–176.
- Vega Perez, L. A. 1984. Desenvolvimento larval de *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann, 1836), *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) e *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1868) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae), em laboratório. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, USP. p 277.
- Vercesi, K. 2014. Avaliação da perda de embriões e efeito da inanição na sobrevivência de larvas de *Macrobrachium pantanalense* em diferentes salinidades. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, UEMS. p 50.
- Vercesi, K., e Hayd, L. 2015. Avaliação do número de ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário de *Macrobrachium pantanalense*. *Bol. do Inst. Pesca*. 41:655–663.
- Vergamini, F. G., Pileggi, L. G., and Mantelatto, F. L. 2011. Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Contrib. to Zool*. 80:67–83.
- Verhoeven, J. T., e Tim, L. S. 2009. Agricultural use of wetlands: opportunities and limitations. *Ann. Bot*. 105:155–163.
- Vetorelli, M. P. 2004. Viabilidade técnica e econômica da larvicultura do camarão-da-amazônia, *Macrobrachium amazonicum* em diferentes densidades de estocagem. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, UNESP. p 90.
- Vetorelli, M. P. 2008. Salinidade e composição iônica da água na larvicultura do camarão-da-amazônia *Macrobrachium amazonicum*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, UNESP. p 132.
- Vieira, R. 2003. *Fundamentos de Bioquímica*. 1st ed. Ricardo Vieira. Belém - PA: UFPA. p 159.
- Wang, X. 2013. Low Salinity decreases the tolerance to two pesticides, beta-cypermethrin and acephate, of white-leg Shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *J. Aquac. Res. Dev*. 4:190.
- Weiss, R., Klaus, A., Hayd, L., e Schubart, C. D. 2015. Interpreting genetic distances for species recognition: the case of *Macrobrachium amazonicum* and the recently described *M. pantanalense* (Decapoda, Palaemonidae) from Brazilian freshwaters. *Crustaceana*. 88:1111–1126.
- Wickins, J. F., e Lee, D. O. 2002. *Crustacean Farming: ranching and culture*. 2nd eds. Wikins J e D Lee. Oxford: Blackwell Science Ltd. 269-270.
- WoRMS. 2018a. WoRMS - World Register of Marine Species - *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862):1.

WoRMS. 2018b. WoRMS - World Register of Marine Species - *Macrobrachium pantanalense* (Dos Santos, Hayd e Anger, 2013). 1.

WoRMS, WoRMS - World Register of Marine Species - *Palaemon varians* Leach, 1813 [in Leach, 1813-1814]. 1.

Wu, L., Dong, S., Wang, F., e Tian, X. 2000. Compensatory growth response following periods of starvation in Chinese shrimp, *Penaeus chinensis* Osbeck. J. Shellfish Res. 19:717–722.

Wu, L., Dong, S., e Tian, X. 2001. The compensatory growth in the Chinese shrimp (*Penaeus chinensis*) following starvation. Acta Ecol. Sin. 21:452–457.

Wu, L., and Dong, S. 2002. Compensatory growth responses in juvenile chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*, at different temperatures. J. Crustac. Biol. 22:511–520.

Zagatto, P. A., e Bertolotti, E. 2006. *Ecotoxicologia Aquática. Princípios e Aplicações*. 1st ed. ed. P Zagatto. São Carlos - SP: Rima. p 478.

Zimmermann, S. 1998. Manejo de alimentos e alimentação dos camarões. In *Carcinicultura de água doce: tecnologia para produção de camarões.*, eds. W. C. Valenti. Brasília / DF: Instituto brasileiro do meio ambiente e dos recursos naturais renováveis, p. 386.