



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ISIS CAMPOS DE LUCENA

**EFEITOS DA VARIAÇÃO SAZONAL E DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL
NAS RESPOSTAS ECOLÓGICAS DE CAMARÕES PALAEMONIDAE EM UM
RESERVATÓRIO DO NORDESTE MÉDIO-ORIENTAL BRASILEIRO**

FORTALEZA

2024

ISIS CAMPOS DE LUCENA

EFEITOS DA VARIAÇÃO SAZONAL E DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL NAS
RESPOSTAS ECOLÓGICAS DE CAMARÕES PALAEMONIDAE EM UM
RESERVATÓRIO DO NORDESTE MÉDIO-ORIENTAL BRASILEIRO

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e conservação de águas doce e de estuários.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Cascon
Coorientador: Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro

FORTALEZA

2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- L968e Lucena, Isis Campos de.
Efeitos da variação sazonal e da heterogeneidade ambiental nas respostas ecológicas de camarões palaemonidae em um reservatório do nordeste médio-oriental brasileiro / Isis Campos de Lucena. – 2024.
97 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais , Fortaleza, 2024.
Orientação: Prof. Dr. Paulo Cascon.
Coorientação: Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro.
1. Decapoda. 2. Camarões de água doce. 3. Temporal. 4. Estrutura do habitat. 5. Influência abiótica. I.
Título.

CDD 577

ISIS CAMPOS DE LUCENA

EFEITOS DA VARIAÇÃO SAZONAL E DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL NAS
RESPOSTAS ECOLÓGICAS DE CAMARÕES PALAEMONIDAE EM UM
RESERVATÓRIO DO NORDESTE MÉDIO-ORIENTAL BRASILEIRO

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e conservação de águas doce e de estuários.

Aprovada em: 28/ 01/ 2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Cascon (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Cristiane Xerez Barroso
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dra. Tânia Marcia Costa
Universidade Estadual Paulista (UNESP)

Prof. Alexandre Ribeiro da Silva
Universidade Estadual do Norte do Paraná (UENP)

Prof. Dr. Alexandre Oliveira Almeida
Universidade Federal do Pernambuco (UFPE)

Dedico este trabalho à minha mãe, Maria Lourdes, cujo apoio incondicional, incentivo constante e amor fez tudo possível. Minha eterna gratidão por tudo que fez e continua a fazer por mim.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Ceará e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais por proporcionarem o ambiente propício para o desenvolvimento deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela concessão da bolsa de doutorado, fundamental para a realização deste estudo. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Ao Prof. Orientador Paulo Cascon, manifesto minha sincera gratidão pela orientação cuidadosa, pela confiança depositada em mim e pela supervisão ética ao longo desta jornada acadêmica. Agradeço por seu incentivo incansável nos momentos mais desafiadores, mesmo não sendo especialista em crustáceos, e por sua generosidade em acolher minha pesquisa.

Ao Professor Coorientador Allysson Pinheiro, expresso minha gratidão pela atenção dedicada, pela confiança em meu trabalho e pelo apoio constante à minha formação profissional. Suas conversas, parceria e estímulo ao longo dos anos foram fundamentais para meu crescimento acadêmico e pessoal.

À Universidade Regional do Cariri - URCA e ao Laboratório de Crustáceos do Semiárido - LACRUSE, por toda infraestrutura e materiais disponibilizados durante o período da minha pesquisa.

À Companhia de Gestão dos Recursos Hídricos do Ceará - COGERH, em especial a Alberto Medeiros de Brito (Gerente Regional do Crato) e ao Antônio (Barqueiro), que sempre nos apoiaram e não mediram esforços para que nossas coletas pudessem ser realizadas.

Ao Professor Doutor Fúlvio Freire pelas correções e sugestões estatísticas essenciais na elaboração do projeto de pesquisa. Aos demais professores que participaram das bancas de qualificação e tese, Professores Alexandre Oliveira de Almeida, Cristina de Almeida Rocha Barreira, Cristiane Xerez Barroso, Tânia Marcia Costa, Alexandre Ribeiro da Silva, Daniel Lima e Jessica Colavite, agradeço pelas recomendações, críticas e correções que contribuíram significativamente para o aprimoramento deste trabalho.

Aos amigos de curso, Rosa Hermina, Edenilce Peixoto, Soraya Macêdo e Darcia Vieira, manifesto minha gratidão pelo apoio, pela força nos momentos difíceis e pelo companheirismo ao longo desta jornada acadêmica. Em especial, agradeço ao meu amigo Livanio Cruz pela amizade e pelo apoio constante durante o doutorado. Te admiro e prezo muito a nossa amizade!

À Dayse Leone pela amizade, carinho, incentivo e pela ajuda na identificação e quantificação das plantas aquáticas.

Aos integrantes do LACRUSE: Damaris Alencar, Ana Letícia, Gustavo Ale, Dennis Bezerra, Rayury Shimizu, Maria Eduarda e Juliana Gonçalves por todos os bons momentos e auxílio no trabalho de campo e laboratório. Especialmente, agradeço a Whanderson Machado e Lucineide dos Santos pelo apoio nas análises estatísticas, no trabalho de campo e pelo suporte inestimável durante toda a pesquisa. Sou eternamente grata pela amizade de vocês!

A Elderson Jorge por todo cuidado, amor, incentivo e paciência ao longo deste percurso acadêmico. Um parceiro inestimável, que compreendeu minha ausência em muitos momentos, compartilha comigo a felicidade de cada conquista e tanto me ajudou nos momentos de grande ansiedade.

A todos que estiveram ao meu lado, direta ou indiretamente, oferecendo suporte e encorajamento, expresso minha profunda gratidão.

RESUMO

As variações sazonais alteram a dinâmica da água em reservatórios, influenciando diretamente as condições ecológicas, a disponibilidade de recursos e a estrutura física do ambiente. Essas mudanças afetam significativamente os organismos aquáticos, dependendo da intensidade e frequência com que ocorrem. Este estudo avaliou se a variação sazonal dos fatores abióticos e a complexidade estrutural do habitat afetam as respostas ecológicas de duas espécies de camarões Palaemonidae, *Macrobrachium amazonicum* e *Macrobrachium jelskii*, em um reservatório do semiárido nordestino. No Capítulo 1, “Respostas ecológicas de duas populações de camarões (Palaemonidae) à variação sazonal de fatores abióticos em um reservatório do semiárido brasileiro”, foi investigada a influência de fatores abióticos (pluviosidade, profundidade, temperatura, oxigênio dissolvido, potencial hidrogeniônico, amônia e condutividade elétrica) nas variações de abundância e estrutura populacional de *M. amazonicum* e *M. jelskii*. Os dados, coletados de outubro de 2016 a setembro de 2017, mostraram que a abundância dessas espécies foi maior durante o período seco, sendo *M. amazonicum* sempre mais abundante. As variáveis mais influentes para *M. amazonicum* foram pluviosidade, profundidade e amônia, enquanto temperatura e sólidos totais dissolvidos foram mais relevantes para *M. jelskii*. No Capítulo 2, “Complexidade estrutural e o uso do habitat por duas populações de camarões (Palaemonidae) em um reservatório na região semiárida do Nordeste brasileiro”, analisou-se a relação entre a complexidade estrutural do habitat, fornecida por diferentes composições de bancos de macrófitas, e a abundância, distribuição e estrutura populacional de *M. amazonicum* e *M. jelskii*. Concluiu-se que a estruturação das assembleias de macrófitas, mediada pela variação sazonal dos fatores abióticos, causou variações indiretas na abundância das populações de camarões. A morfologia e o adensamento das macrófitas foram mais importantes para a abundância dos camarões do que bancos de macrófitas de arquitetura complexa. *Egeria densa* e *Nymphoides indica* foram as espécies de macrófitas mais importantes para a abundância dos camarões. Esses resultados destacam que as diferenças nas respostas ecológicas entre *M. amazonicum* e *M. jelskii* são cruciais para garantir oportunidades de nicho e uma coexistência estável das duas espécies.

Palavras-chave: decapoda; camarões de água doce; temporal; estrutura do habitat; influência abiótica; coexistência.

ABSTRACT

Seasonal variations alter the water dynamics in reservoirs, directly influencing ecological conditions, resource availability, and the physical structure of the environment. These changes significantly affect aquatic organisms, depending on their intensity and frequency. This analysis evaluated if seasonal variations of abiotic factors and habitat structural complexity affect the ecological responses of two Palaemonidae shrimp species, *Macrobrachium amazonicum* and *Macrobrachium jelskii*, in a semi-arid northeastern water reservoir. In Chapter 1, "Ecological responses of two shrimp populations (Palaemonidae) to seasonal variation of abiotic factors in a semi-arid Brazilian reservoir," the influence of abiotic factors (rainfall, depth, temperature, dissolved oxygen, hydrogen potential, ammonia, and electrical conductivity) on the abundance and population structure of *M. amazonicum* and *M. jelskii* was scrutinized. Data gathered from October 2016 to September 2017 showed that the abundance of these species was higher during the dry period, with *M. amazonicum* always being more abundant. The most influential variables for *M. amazonicum* were rainfall, depth, and ammonia, while temperature and total dissolved solids were more relevant for *M. jelskii*. In Chapter 2, "Structural complexity and habitat use by two shrimp populations (Palaemonidae) in a water reservoir in the semi-arid region of Northeast Brazil," the relationship between habitat structural complexity, provided by different macrophyte bank compositions, and the abundance, distribution, and population structure of *M. amazonicum* and *M. jelskii* was analyzed. It was concluded that the structuring of macrophyte assemblages, mediated by the seasonal variation of abiotic factors, caused indirect variations in shrimp population abundance. The morphology and density of macrophytes were more significant for shrimp abundance than macrophyte banks with complex architecture. *Egeria densa* and *Nymphoides indica* were the most important macrophyte species for shrimp abundance. These results highlight that the differences in ecological responses between *M. amazonicum* and *M. jelskii* are crucial to ensuring niche opportunities and stable coexistence of these two species.

Keywords: decapoda; freshwater prawns; temporal; habitat structure; abiotic influence; coexistence.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
1.1	Heterogeneidade Ambiental.....	12
1.2	Ecorregião Hidrográfica Nordeste Médio Oriental (MNCE).....	14
1.3	Reservatórios da Região Hidrográfica do Rio Jaguaribe.....	15
1.4	Modelos biológicos do estudo.....	16
1.4.1	<i>Macrobrachium amazonicum</i> (Heller, 1862) e <i>Macrobrachium jelskii</i> (Miers, 1877)	16
1.5	Organização e síntese da tese.....	18
2	CAPÍTULO 1- ECOLOGICAL RESPONSES OF TWO SHRIMP POPULATIONS (PALAEMONIDAE) TO SEASONAL ABIOTIC FACTOR VARIATIONS IN A BRAZILIAN SEMIARID RESERVOIR.....	20
2.1	Introduction	22
2.2	Material and methods.....	23
2.2.1	<i>Description of the Study area</i>	23
2.2.2	<i>Physical and chemical analyses</i>	24
2.2.3	<i>Collection and processing of biological samples</i>	25
2.2.4	<i>Abiotic data and statistical analyses</i>	26
2.2.5	<i>Biotic data and statistical analyses</i>	27
2.3	Results	28
2.3.1	<i>Seasonal environmental variability</i>	29
2.3.2	<i>Abundance vs abiotic factors</i>	32
2.4	Discussion	33
2.4.1	<i>Abiotic factors vs seasonal variation</i>	34
2.4.2	<i>Seasonal variation vs abundance</i>	36
2.4.3	<i>Seasonal distribution and population structure vs abiotic factors</i>	39
3	CAPÍTULO 2 - COMPLEXIDADE ESTRUTURAL E O USO DO HABITAT POR DUAS POPULAÇÕES DE CAMARÕES (PALAEMONIDAE) EM UM RESERVATÓRIO NA REGIÃO SEMIÁRIDA DO NORDESTE BRASILEIRO	54
3.1	Introdução.....	56

3.2	Material e métodos	57
3.2.1	<i>Área de estudo</i>	58
3.2.2	<i>Desenho experimental</i>	58
3.2.3	<i>Quantificação da complexidade estrutural dos bancos de macrófitas</i>	59
3.2.4	<i>Coleta e processamento de amostras biológicas</i>	60
3.2.5	<i>Análises estatísticas</i>	61
3.3	Resultados	62
3.3.1	<i>Quantificação da complexidade estrutural dos bancos de macrófitas aquáticas</i>	63
3.3.2	<i>Relação entre a complexidade estrutural das macrófitas e a distribuição, abundância e estrutura populacional dos camarões</i>	65
3.4	Discussão	69
3.4.1	<i>Estrutura das assembleias de macrófitas vs. variação sazonal</i>	70
3.4.2	<i>Estrutura das assembleias de macrófitas vs. Abundância</i>	71
3.4.3	<i>O papel da complexidade estrutural do habitat no uso e estruturação das populações de camarões</i>	74
3.5	Material suplementar	77
4	CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS	87
	REFERÊNCIAS	89

1 INTRODUÇÃO GERAL

Compreender a dinâmica das populações biológicas e suas relações com as características ambientais é uma questão fundamental na ecologia (CHASE; LEIBOLD, 2003; MAY, 1999; SUTHERLAND et al., 2013). Entretanto, não há uma resposta única para essa questão, pois os mecanismos que explicam os padrões de distribuição das espécies são influenciados pela interação hierárquica entre processos históricos e contemporâneos (FRITZ et al., 2013; WIENS; DONOGHUE, 2004).

Entre os fatores relacionados aos processos históricos, estão o conservadorismo de nicho filogenético e a história geológica ou climática (FRASER; CURRIE, 1996; WIENS; DONOGHUE, 2004). O conservadorismo de nicho filogenético engloba os atributos compartilhados que as espécies relacionadas filogeneticamente adquiriram, devido à tendência de ocupar nichos semelhantes ao longo do tempo evolutivo (DESDEVISES et al., 2003; WIENS et al., 2010). A história geológica ou climática inclui os efeitos da glaciação, altas taxas de especiação, baixas taxas de extinção e padrões favoráveis de dispersão (FRASER; CURRIE, 1996). Por outro lado, os processos contemporâneos referem-se às condições ambientais atuais, envolvendo diversos fatores abióticos e bióticos em escala temporal curta, como energia, clima, hidrologia, interações bióticas e heterogeneidade ambiental (CURRIE, 1991; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014; TUMINI et al., 2016; WILSON, 1990).

Esses processos atuam em uma ampla diversidade de escalas, e podem afetar a forma como os ecossistemas respondem a distúrbios em diferentes escalas espaciais e temporais (NASH et al., 2014; PIANKA, 2011). As escalas temporais e espaciais são forças motrizes por trás da dinâmica ecológica observada, inerentes tanto às espécies quanto aos fatores externos que constituem a "matéria-prima" dessa dinâmica (HASTINGS, 2010). Portanto, é crucial considerar essas escalas conforme o processo ecológico de interesse (GUSTAFSON, 2019).

Além disso, as condições ambientais atuam em pequenas escalas de tempo, e as espécies enfrentam variações nessas condições ao longo de sua distribuição. Nesse contexto, os distúrbios são definidos como quaisquer fenômenos externos, naturais ou antrópicos, espacial e temporalmente discretos, que alteram a estrutura dos sistemas ecológicos (sejam eles populações, comunidades ou ecossistemas) (JENTSCH, 2007; WILLIG; PRESLEY, 2018). Dentre os fenômenos externos que afetam os ecossistemas de água doce, as secas sazonais são eventos naturais, que desempenham um papel significativo na estruturação e distribuição espacial da biota aquática (LAKE, 2003). A variação sazonal desses fatores ambientais pode alterar tanto a disponibilidade de recursos no ambiente quanto a intensidade das interações intraespecíficas e interespecíficas das espécies nesses ecossistemas (CHESSON; HUNTLY,

1997). Além disso, essa variação sazonal pode modificar as características físicas do ambiente e, por consequência, a heterogeneidade ambiental (BUNN; ARTHINGTON, 2002; DEWSON; JAMES; DEATH, 2007).

De forma simplificada, a heterogeneidade ambiental proporcionada pela dinâmica temporal e espacial atua em conjunto, gerando diferenças nos padrões e dinâmica ecológica (COLLINS et al., 2018). Segundo Hall et al. (1997), *habitat* é definido como os recursos e condições presentes em uma área que produzem ocupação — incluindo sobrevivência e reprodução — por um determinado organismo. O estudo do *habitat*, portanto, envolve uma abordagem ecológica voltada para entender as interações entre as populações e os diferentes *habitats*, bem como os fatores que podem permitir ou limitar a coexistência das espécies (HALL; KRAUSMAN; MORRISON, 1997). Assim, a heterogeneidade ambiental exerce um papel central nas hipóteses que explicam as distribuições de espécies, estando profundamente relacionada ao padrão e função do ecossistema, que dependem de fatores individuais, físicos, biológicos e suas combinações (BELL et al., 1993; GUO; GAN; LI, 2003; ORTEGA; THOMAZ; BINI, 2018).

1.1 Heterogeneidade Ambiental

A hipótese da heterogeneidade ambiental presume que ambientes mais heterogêneos, tanto em condições abióticas quanto bióticas, sustentam uma maior riqueza e diversidade de espécies devido à disponibilidade ampliada de nichos e variedade de recursos ambientais a serem explorados (ORTEGA; THOMAZ; BINI, 2018; PIANKA, 1966; TEWS et al., 2004). Portanto, ambientes ecologicamente heterogêneos geralmente oferecem mais refúgios durante condições ambientais adversas, como em períodos de mudanças sazonais (ÁRVA et al., 2017; ROBSON et al., 2013), além de reduzir a predação (KOVALENKO; THOMAZ; WARFE, 2012).

A estrutura do *habitat* condiz com a existência de estruturas físicas de um sistema ecológico, ou seja, os *habitats* mais estruturados correspondem aos *habitats* mais complexos em um determinado local e a heterogeneidade do *habitat* refere-se a uma dimensão (ou característica) da complexidade estrutural do *habitat* (CARVALHO; BARROS, 2017; TOKESHI; ARAKAKI, 2012). Em ecossistemas aquáticos, cinco características multidimensionais da estrutura do ambiente devem ser ponderadas na análise da complexidade do *habitat*: (1) a escala; (2) a diversidade de componentes físicos (estruturais) geradores de complexidade, também conhecida como a heterogeneidade do *habitat*; (3) o arranjo espacial dos elementos que compõem o ambiente; (4) os tamanhos de elementos; e (5) a abundância / densidade dos elementos (CARVALHO; BARROS, 2017; TOKESHI; ARAKAKI, 2012).

A escala de complexidade de *habitat* diz respeito a dimensão espacial na qual as condições e recursos são observados no campo ou modelo, uma vez que a percepção dos padrões e processos ecológicos varia conforme o grupo taxonômico e as características estruturais que ocorrem em um contexto ambiental específico (JENKINS; WHITE; HURLBERT, 2018; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014; TEWS et al., 2004). No que se refere aos atributos qualitativos da estrutura do *habitat*, a diversidade de elementos geradores de complexidade, ou a heterogeneidade de *habitat* representa os diferentes componentes estruturais do *habitat*, por exemplo, rochas, fendas, frações de sedimentos e vegetação (CARVALHO; BARROS, 2017; TOKESHI; ARAKAKI, 2012). Do mesmo modo, o arranjo espacial dos elementos geradores de complexidade refere-se à distribuição dos componentes estruturais dentro de uma determinada área, que pode ser de forma aleatória, sequência “ordenada” como agrupamento do mesmo elemento, manchas de diferentes elementos e zoneamento de elementos (TOKESHI; ARAKAKI, 2012). Enquanto as medidas quantitativas da estrutura do *habitat* incluem os tamanhos, a abundância ou densidade de diferentes elementos estruturais (TOKESHI; ARAKAKI, 2012).

Ambientes aquáticos têm sido cenários para o avanço na compreensão das relações entre a complexidade do *habitat* e os padrões e processos de comunidades biológicas (TOKESHI; ARAKAKI, 2012). Nesses ecossistemas, os organismos são altamente suscetíveis às estruturas físicas do ambiente, e a disponibilidade de estruturas adequadas tende a influenciar diretamente a abundância de organismos aquáticos (TOKESHI; ARAKAKI, 2012). Isso oferece uma via fértil para examinar questões relevantes sobre a funcionalidade e organização das comunidades aquáticas (TOKESHI; ARAKAKI, 2012).

Em pequenas escalas espaciais, essa complexidade pode ser gerada pelas estruturas das plantas aquáticas. Nos ecossistemas aquáticos continentais, as macrófitas aquáticas colonizam a maioria dos ambientes lóticos e lênticos, proporcionando estrutura física e exercendo grande influência na estruturação de comunidades faunísticas (THOMAZ; CUNHA, 2010). Dessa maneira, as macrófitas aquáticas aumentam a heterogeneidade de *habitats* para diversos organismos associados, como invertebrados, ictiofauna jovem e aves aquáticas (KOVALENKO; THOMAZ; WARFE, 2012; POTT; POTT, 2000; THOMAZ; BINI, 2003). Esse padrão geralmente é atribuído a maior disponibilidade de alimento e refúgio (WARFE; BARMUTA, 2006).

No presente estudo, adotamos o uso do termo “complexidade estrutural” como uma perspectiva integrativa, referindo-se a abordagem multidimensional descrita na metanálise de

Carvalho e Barros (2017). Além disso, utilizamos uma pequena escala espacial (*micro-habitat*) para uma melhor estimativa da dinâmica das populações analisadas.

1.2 Ecorregião Hidrográfica Nordeste Médio Oriental (NEMO)

A Ecorregião Hidrográfica do Nordeste Médio-Oriental (NEMO) abrange a maior parte dos estados do Ceará, Rio Grande Norte, Paraíba, e parte de Pernambuco e Alagoas (ANA, 2015). Seus cursos d'água, predominantemente, atravessam áreas de caatinga e eventualmente drenam áreas de brejos de altitude (ROSA et al., 2003). Os rios mais significativos dessa ecorregião são o Jaguaribe, no Ceará; o Piranhas-Açu, que nasce na Paraíba e deságua no Rio Grande do Norte; e o Paraíba do Norte, na Paraíba (ANA, 2015; LANGEANI et al., 2009). Destes, os rios Jaguaribe e Piranhas-Açu são os que comportam os principais reservatórios da ecorregião (ANA, 2015).

O clima predominante na maior parte da NEMO, de acordo com a classificação de Köppen, é quente e semiárido (BSh) (ANDRADE-LIMA, 1981). As baixas quantidades de precipitação anual e secas periódicas favorecem o regime intermitente dos rios, exceto nos baixos cursos e cabeceiras situadas em matas serranas (VELLOSO et al., 2002). Entre os estados que compõem essa Região Hidrográfica (RH), o Ceará destaca-se pelo maior número de reservatórios em regularização, com a bacia do rio Jaguaribe apresentando um elevado número de barramentos com capacidade de acumulação superior a 10 hm³, como os reservatórios Orós, Banabuiú e Castanhão (ANA, 2015). Esses reservatórios foram construídos pelo barramento de rios e riachos altamente intermitentes, principalmente para acumular água para uso humano e preservar parte das bacias hidrográficas em que estão instalados.

A NEMO possui uma diversidade extraordinária de ambientes, proporcionada por um mosaico de diferentes vegetações, solos e disponibilidade de água (VELLOSO et al., 2002). Do ponto de vista ambiental, as zonas litorâneas desta ecorregião são severamente impactadas pela alta densidade demográfica, crescente atividade antrópica, poluição, desmatamento das matas ripárias e introdução de espécies exóticas para fins de piscicultura (ANA, 2015; LANGEANI et al., 2009).

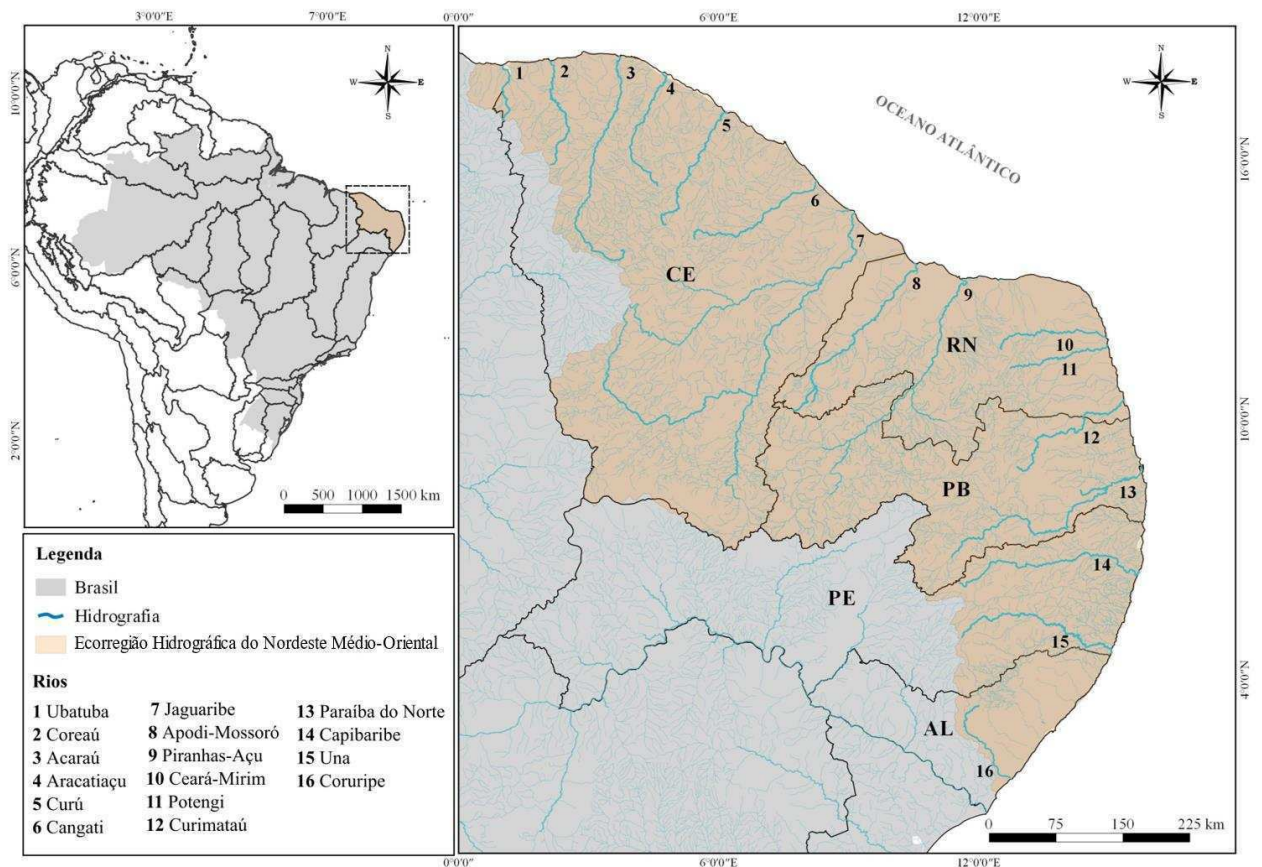


Figura 1- Ecorregiões hidrográficas, segundo Albert & Reis (2011), da América do Sul com destaque no Brasil e nos principais rios da Ecorregião de Água Doce do Nordeste Médio-Oriental. Fonte: elaborado pelo autor.

1.3 Reservatórios da Região Hidrográfica do Rio Jaguaribe

A Região Hidrográfica (RH) do Rio Jaguaribe é a maior da ecorregião Hidrográfica do Nordeste Médio-Oriental e a principal do Ceará. Predominantemente localizada no Ceará, ela abrange uma área de cerca de 74.000 km², com uma pequena parte estendendo-se para o estado de Pernambuco (ANA, 2017). A RH do Rio Jaguaribe é delimitada ao norte pelas bacias dos rios Acaraú e Curú e pela bacia metropolitana do Ceará, ao sul pelas bacias e afluentes do Rio São Francisco (Brígida, Terra Nova e Pajeú), a oeste pela bacia do rio Parnaíba e a leste pelas bacias dos rios Apodi e Piranhas, além do Oceano Atlântico (ANA, 2017). Devido à sua grande extensão, foi dividida em cinco regiões hidrográficas: RH do Alto Jaguaribe, RH do Rio Salgado, RH do Médio Jaguaribe, RH do Banabuiú e RH do Baixo Jaguaribe.

Entre os cursos d'água da bacia, destacamos a RH do Rio Salgado, formada pela junção dos riachos Batateiras e dos Porcos, cujas nascentes estão na Chapada do Araripe e que deságua no Rio Jaguaribe, no município de Icó (ANA, 2017). A oferta hídrica superficial da RH do Rio

Salgado é determinada pelos reservatórios monitorados pela Companhia de Gestão dos Recursos Hídricos (COGERH), sendo eles: Atalho (108,25 hm³), Cachoeira (34,33 hm³), Gomes (2,39 hm³), Junco (2,03 hm³), Jenipapeiro II (41,40 hm³), Lima Campos (66,38 hm³), Manoel Balbino (37,18 hm³), Olho D'Água (21,00 hm³), Prazeres (32,50 hm³), Quixabinha (31,78 hm³), Rosário (47,21 hm³), São Domingos II (2,25 hm³), Tatajuba (2,72 hm³), Thomás Osterne (28,78 hm³) e Ubaldinho (31,80 hm³) (ANA, 2017; COGERH, 2020).

1.4 Modelos biológicos do estudo

Neste estudo, foram utilizadas duas espécies de camarões palaemonídeos como modelos biológicos: *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) e *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877). A seguir, apresenta-se um resumo dessas duas espécies com ênfase em pesquisas científicas oriundas da região Nordeste do Brasil.

1.4.1 *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) e *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877)

A espécie *Macrobrachium amazonicum* é endêmica da América do Sul, distribuindo-se nas principais bacias hidrográficas como Orinoco, Amazônica, São Francisco, Araguaia-Tocantins, Baixo Rio Paraná, Paraguai, além de águas interiores e costeiras do Norte da América do Sul (Venezuela, Colômbia, Guianas), norte da Argentina e Paraguai, e sopé dos Andes (Equador, Peru, Bolívia) (BIALETZKI et al., 1997; HAYD; ANGER, 2013; PILEGGI et al., 2013). A ocorrência dessa espécie nos estados do nordeste, sudeste e sul do Brasil é resultado da introdução antropogênica para fins de aquicultura (MAGALHÃES et al., 2005).

Com relação ao ciclo de vida dos camarões, as espécies anfíromas, como *M. amazonicum*, geralmente exibem desenvolvimento larval prolongado e necessitam de água salobra para completar a metamorfose (BAUER, 2013; JALIHAI; SANKOLLI; SHENOY, 1993; VOGT, 2013). No entanto, *M. amazonicum* ajusta-se a diferentes *habitats*, pois apresenta desenvolvimento larval prolongado (9-11 etapas) tanto em água doce para populações continentais, quanto em água salobra para populações costeiras (MAGALHÃES, 1985). Ou seja, algumas populações de *M. amazonicum* habitam rios próximos a estuários e dependem de água salobra para completar seu ciclo, em contraste com as populações continentais que vivem em águas interiores sem contato com o litoral (MACIEL; VALENTI, 2009). Outro aspecto relevante das espécies que possuem desenvolvimento larval prolongado, é o fato destes animais gerarem uma grande quantidade de ovos pequenos, que eclodem em um estágio larval menos avançado do que os das espécies com desenvolvimento abreviado ou direto (BAUER, 2011, 2013). Adicionalmente, alguns estudos evidenciam que populações dessa espécie podem ter

variações no tamanho dos ovos influenciadas pela proximidade do oceano, quanto maior a distância, maior tamanho do ovo (MEIRELES; VALENTI; MANTELATTO, 2013; PANTALEÃO et al., 2018; SILVA; JACOBUCCI; MOSSOLIN, 2017).

No que se refere à variabilidade morfológica intraespecífica existente em *M. amazonicum*, são identificados quatro morfotipos diferentes de machos associados à dominância social (MORAES-RIODADES; VALENTI, 2004). Os quatro morfotipos são denominados Garra Translúcida (TC), Garra de Canela (CC), Garra Verde 1 (GC1) e Garra Verde 2 (GC2), destes, os adultos de GC1 e GC2 atingem maiores tamanhos e os TC tamanhos menores (MORAES-RIODADES; VALENTI, 2004). Cada morfotipo desempenha um papel diferente na população ou ambiente que habita, além das diferenças na coloração, e proporção de cada articulação do quelípodo (MORAES-RIODADES; VALENTI, 2004). Logo, alguns morfotipos masculinos podem se desenvolver ou não em uma população, fato que pode estar relacionado às características ecológicas dos ambientes onde estão inseridas (PANTALEÃO; HIROSE; COSTA, 2014; VERGAMINI; MANTELATTO, 2009).

Para o Nordeste do Brasil, destacam-se estudos com *M. amazonicum* abordando temas como: seu potencial como bioindicador, respostas a diferentes concentrações de herbicidas e a ameaça para espécies bentônicas, realizados em reservatórios do estado da Paraíba (COLER et al., 1999; MEDEIROS et al., 2001; WATANABE; COLER; PAZ, 1999). Além desses, registram-se estudos biológicos e ecológicos de *M. amazonicum* abordando aspectos da biologia reprodutiva em uma barragem do estado da Paraíba (BRAGAGNOLI; GROTTA, 1995); fecundidade e fertilidade (DA SILVA; SAMPAIO; SANTOS, 2004); estrutura populacional de machos (SANTOS; SAMPAIO; FILHO, 2006) e ciclo reprodutivo (SAMPAIO et al., 2007), realizados com uma população do rio Jaguaribe (Ceará) e, a relação do comprimento-peso e fator de condição para machos e fêmeas em um reservatório da Bahia (ROCHA et al., 2015). Algumas de suas relações ecológicas foram analisadas por Brilhante et al. (2015), enfocando patógenos associados a *M. amazonicum*, bem como Castelo-Branco et al. (2016), que ressaltaram o uso de extratos vegetais para o controle desses patógenos. Por fim, Guerra et al. (2019) analisaram a produção de *M. amazonicum* alimentado com ração suplementada com óleo de buriti (*Mauritia flexuosa*) no Rio São Francisco e Ventura et al. (2019) que avaliaram a plasticidade fenotípica de *M. amazonicum* em relação ao desenvolvimento gonadal para determinar o tipo de desova em um reservatório no estado de Pernambuco.

A segunda espécie modelo, *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877), ou “camarão-sossego” é endêmica da América do Sul, com ocorrência na Venezuela, Trinidad, Suriname,

Guianas, Peru, Bolívia, Brasil e Argentina (COLLINS, 2000; MAGALHÃES et al., 2005; PILEGGI et al., 2013). Sua distribuição, seja natural ou introduzida, é semelhante à de *M. amazonicum* e ocorre predominantemente em ambientes dulcícolas das grandes bacias hidrográficas brasileiras (BARROS; BRAUN, 1997; MELO, G, A, 2003; VERA-SILVA; CARVALHO; MANTELATTO, 2016). Sugere-se que a atividade humana tenha contribuído para a presença dessa espécie em áreas não nativas (GURGEL; OLIVEIRA, 1987; MAGALHÃES et al., 2005; VERA-SILVA; CARVALHO; MANTELATTO, 2016).

Embora *M. jelskii* seja uma espécie de larga ocorrência sul-americana, há uma escassez de estudos científicos sobre sua biologia e ecologia no Brasil, especialmente no Nordeste brasileiro (LIMA; SILVA; LIRA, 2013). Os trabalhos de Cirilo et al. (2011), analisaram os componentes físicos, químicos e o valor nutricional das formas usuais de comercialização em Sergipe; Nery et al. (2015), abordaram a fecundidade de *M. jelskii* na porção sul do estado do Ceará; Rocha e Barbosa (2017), a biologia populacional reprodutiva dessa espécie na Bahia; e Silva et al. (2019), analisaram as preferências de *micro-habitat* de machos e fêmeas também em açude urbano na Bahia. Estudos realizados por Moraes et al. (2020), investigaram as variações da forma corporal das populações de *M. jelskii* nas ecorregiões Nordeste Médio-Oriental, Maranhão-Piauí e São Francisco do Nordeste, além da influência de cenários pretéritos e ambientais locais; e Nascimento et al. (2020), analisaram a relação entre o dimorfismo sexual de tamanho com a regra de Rensch, bem como abordaram sobre o crescimento relativo entre os sexos, para subpopulações no sul do estado do Ceará, merecem destaque.

1.5 Organização e síntese da tese

A presente tese foi desenvolvida para responder aos seguintes questionamentos centrais: de que forma a variação sazonal de fatores abióticos afetam a abundância, distribuição e estrutura populacional dos organismos? Como a complexidade estrutural fornecida pelos bancos de macrófitas influencia na distribuição e uso do *habitat* pelas populações de camarões? Qual seria a resposta das duas populações de camarões que coexistem nesses diferentes *micro-habitats*?

Para responder a essas questões, o estudo foi estruturado em dois capítulos. O Capítulo 1, intitulado de “**Ecological responses of two shrimp populations (Palaemonidae) to sazonal variation in abiotic factors in a Brazilian semiarid reservoir**”, foi publicado na revista *Ethology Ecology & Evolution*, 2020. Este capítulo investigou se as variações dos fatores abióticos (pluviosidade, profundidade, temperatura, oxigênio dissolvido, potencial

hidrogeniônico, amônia e condutividade elétrica) em um reservatório do semiárido nordestino influenciam a abundância e a estrutura populacional dos camarões Palaemonidae *Macrobrachium amazonicum* e *M. jelskii*.

O Capítulo 2, intitulado de “**Complexidade estrutural e o uso do *habitat* por duas populações de camarões Palaemonidae em um reservatório na região semiárida do Nordeste brasileiro**”, analisou se a variação da complexidade estrutural do *habitat*, fornecida pelas diferentes composições de bancos de macrófitas, afeta a abundância, distribuição e estrutura populacional de *M. amazonicum* e *M. jelskii*.

O objetivo geral desta tese foi avaliar se a variação sazonal dos fatores abióticos (pluviosidade, profundidade, temperatura, oxigênio dissolvido, potencial hidrogeniônico, amônia e condutividade elétrica) e a complexidade estrutural do *habitat* afetam as respostas ecológicas de duas populações de camarões Palaemonidae em um reservatório do semiárido brasileiro.

**2 CAPÍTULO 1- ECOLOGICAL RESPONSES OF TWO SHRIMP POPULATIONS
(PALAEMONIDAE) TO SEASONAL ABIOTIC FACTOR VARIATIONS IN A
BRAZILIAN SEMIARID RESERVOIR¹**

¹ Este capítulo corresponde ao artigo científico publicado na revista *Ethology Ecology & Evolution* 32(5): 409-432, 2020.

Ecological responses of two shrimp populations (Palaemonidae) to seasonal abiotic factor variations in a Brazilian semiarid reservoir

ISIS C. DE LUCENA ^{1,2,*}, WHANDENSON M. DO NASCIMENTO ^{2,3}, ALLYSSON P. PINHEIRO ^{2,3} and PAULO CASCON ¹

¹Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará, UFC, Av. Mister Hull s/n, 60455-760 Fortaleza, CE, Brazil

²Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), Departamento de Ciências Físicas e Biológicas, Universidade Regional do Cariri, URCA, 63100-000 Crato, CE, Brazil

³Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Departamento de Química Biológica, Universidade Regional do Cariri, URCA, Rua Coronel Antônio Luiz 1161, 63100-000 Crato, CE, Brazil

Received 27 January 2020, accepted 24 February 2020

The objective of this study was to evaluate if seasonal abiotic factor variations (pluviosity, depth, temperature, dissolved oxygen, hydrogen potential, ammonia and electrical conductivity) in a northeastern semiarid reservoir influence abundance and population structure variations in Palaemonidae *Macrobrachium amazonicum* and *M. jelskii* shrimp. Data were collected bimonthly from thirty reservoir sampling sites from October 2016 to September 2017 during the dry and rainy seasons. A principal component analysis determined the abiotic factors that explained most of the data variations, then a multivariate permutational variance analysis showed significant differences in abiotic variables between the dry and rainy periods. The shrimp were more abundant during the dry season compared to the rainy season, and the *M. amazonicum* species was more abundant than the *M. jelskii* species across both periods. Additionally, redundancy analysis for each seasonal period indicated that seasonal abiotic factor variations caused different responses in the abundance of intrapopulation groups (females, males and juveniles) in the two studied shrimp species. The present results suggest that related shrimp species may present different responses to seasonal abiotic factor variations, suggesting these ecological differences may be crucial to ensure a stable coexistence. Moreover, high plasticity appears to provide *M. amazonicum* and *M. jelskii* a good adaptation, especially to life in reservoirs, which are unstable environments.

KEY WORDS: decapod, temporal, *Macrobrachium amazonicum*, *Macrobrachium jelskii*, Mid-Northeastern.

2.1 INTRODUCTION

The semiarid region of Brazil, characterized by significant temporal variability (inter and intra-annual), with irregular and spatially heterogeneous pluviosity, houses the second highest reservoir density in the world (Bouvy et al. 2003). The reservoirs in this region are constructed by damming a river or stream and are considered transitional systems between rivers and natural lakes (Straskraba et al. 1993; Irz et al. 2006; Barbosa et al. 2012). However, the relevance of its surface water is recognized much more for its human benefit than for its broader ecological significance (Box et al. 2008; Junk et al. 2014).

These artificial ecosystems are sensitive to the region's spatiotemporal climate variability (high levels of solar radiation, high evapotranspiration rates and low precipitation rates), since their flux is constantly altered by fluctuations in water level (Agostinho et al. 2008; Junk et al. 2014). Thus, natural disturbances such as dry and rainy seasons play a widespread influential role on the distribution, abundance and life histories of aquatic biota (Chellappa et al. 2009b; Chessman 2015; Leigh et al. 2016).

Similarly, these fluctuations in water level play a determining role in abiotic factor dynamics such as nutrient availability, water temperature, salinity and pH, which can directly affect aquatic communities (Hering et al. 2006; McEwen & Butler 2010). In addition, the history of floods and droughts may affect phytoplankton productivity and thus may have an effect on the abundance and distribution of aquatic invertebrates (Dejen et al. 2004). These abiotic factors not only affect the survival, growth and reproduction of an organism in a given habitat, but also interact with their physiology and behavior, and may act in combination with intra and interspecific interactions (Chesson & Huntly 1997; Baumart et al. 2015).

Palaemonidae shrimp belonging to the genus *Macrobrachium* Spence Bate 1868, genus stand out among the various biological communities that inhabit these artificial aquatic ecosystems for their importance in ecological processes, acting at different levels of the trophic chain (Rodd & Reznick 1991; Lima et al. 2014). Representatives from this genus have great economic value for human consumption, in addition to being used as live bait in sport fishing (Moraes-Riodades & Valenti 2001; ChongCarrillo et al. 2015; De Grave et al. 2015).

Macrobrachium amazonicum (Heller 1862) and *M. jelskii* (Miers 1877) are two of the 45 *Macrobrachium* species found in the American continent (De Grave & Fransen 2011). *M. amazonicum* popularly known as “camarão do rio Amazonas” or “camarão-canela” is originally endemic to South American Amazonian rivers that flow into the Atlantic Ocean (Holthuis 1952; Anger 2013). *M. jelskii* or “camarão sossego” is native to South America, occurring in Brazil,

Suriname, Guyana, Venezuela, Peru, Bolivia and Argentina (Collins 2000; Magalhães et al. 2005; Pileggi et al. 2013). The widespread distribution of these species, whether natural or introduced, is similar and suggests that anthropogenic dispersal for aquaculture purposes is responsible for their presence in non-native areas (Magalhães et al. 2005; Vera-Silva et al. 2016).

Understanding the response of organisms to environmental fluctuations between different aquatic habitats in environments with seasonal variation is essential to understanding population persistence (Chesson & Huntly 1997; Stein et al. 2014). Therefore, expanding the existing knowledge on the response of freshwater shrimp to hydrological changes and abiotic factor variations in habitats with a hydrodynamic profile, such as those in the semiarid region of northeastern Brazil are crucial. Thus, the objective of this study was to evaluate whether abiotic factor variations (pluviosity, depth, temperature, dissolved oxygen, hydrogen potential, ammonia and electrical conductivity) during the dry and rainy periods in a Brazilian semiarid reservoir affect the ecological responses of Palaemonidae *Macrobrachium amazonicum* and *M. jelskii* shrimp. Thus, the present study aimed to address questions such as: (i) Do species that share the same habitat respond in the same way to abiotic factors during the dry and rainy season? (ii) Which abiotic factors affect the abundance and population structure of each species? The present hypotheses assume that (a) shrimp abundance will increase as pluviosity increases due to increased phytoplankton productivity, as well as zooplanktonic organisms, yielding a greater supply of available resources; (b) Palaemonid populations show temporal changes in their abundance and population structure, mainly due to changes in abiotic factors such as temperature and dissolved oxygen that are affected by the regional climate.

2.2 MATERIAL AND METHODS

2.2.1 Description of the study area

In the Caatinga domain, the Northeast-Central-Eastern hydrographic ecoregion encompasses the Jaguaribe, Piranhas-Assú, Mamanguape, Paraíba do Norte, Capibaribe and Beberibe rivers (Langeani et al. 2009). The collections took place in the Rosário reservoir (6°53'17.3"S, 39° 04'39.9"W), located in the municipality of Lavras da Mangabeira in the Rio Salgado basin, a tributary of the Jaguaribe river basin in the southern state of Ceará. The rainy season in the region is characterized by pre-season rains that occur from December to January, with seasonal rains from February to May, followed by a dry season from June to November

([FUNCEME] Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos 2018). Samples were collected bimonthly from October 2016 to September 2017 and were grouped into dry season (October 2016, and July and September 2017) and rainy season (December 2016, and February and April 2017) groups for data evaluation.

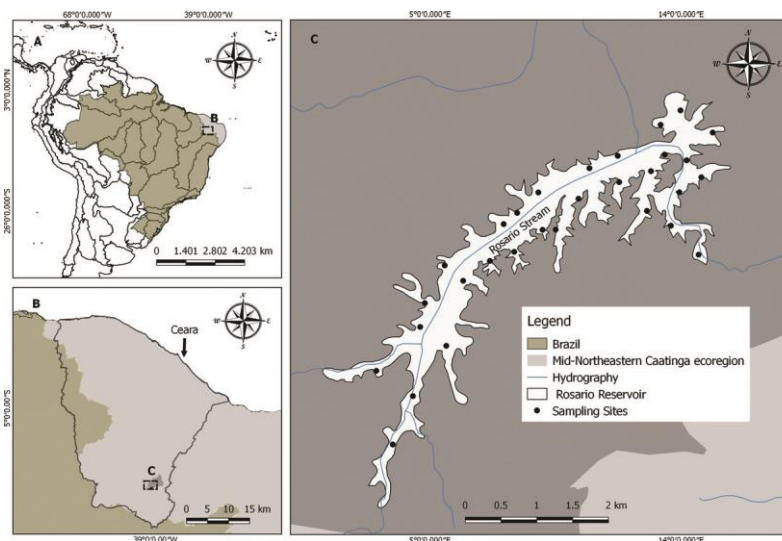
Initially, 30 sample areas were marked along the coastal region of the reservoir, being equidistant (300 m) from each other (Fig. 2). During each round of sampling, five sample areas were randomly chosen by draw. In each area, five transects (15 m long) were arranged perpendicularly to the reservoir margin, aligned in parallel and 10 m apart from each other, starting from the coastal zone to the limnetic zone in the water column. For each transect, abiotic measurements (depth, temperature, dissolved oxygen, hydrogen potential, ammonia and electrical conductivity), as well as *M. amazonicum* and *M. jelskii* shrimp biological samples were collected from the reservoir margin and replicated at 5 m intervals towards the deeper areas. The number of replicates for the biological samples was variable since deeper sites, for example, limited the reach of the sieves.

The shrimp were generally associated with aquatic vegetation. The coastal vegetation present in the reservoir was mainly composed of aquatic plants such as *Cleome spinosa* Jacq, *Polygonum ferrugineum* Wedd, *Egeria densa* Planch and *Nymphoides indica* (L.) Kuntze, while *Salvinia auriculata* Aubl, *Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara and *Utricularia foliosa* L. were common at greater depths over 1 m.

2.2.2 Physical and chemical analyses

Prior to biological sampling, site depth was measured in situ with a Speedtech Instruments meter, while the temperature (°C) and dissolved oxygen (mg/L) levels were measured using a Hanna HI 9146 oximeter thermal sensor. The ionic hydrogen potential (pH) was measured with a Hanna HI 8424 digital pH meter, while total dissolved solids (ppm) and electrical conductivity ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) were measured with a Hanna HI 99,300 conductivity meter.

Figure 2- Representation of specimen sampling. (A) Hydrographic ecoregions, according to Albert & Reis (2011), from South America highlighting Brazil and the “Mid-Northeastern Caatinga” ecoregion. (B) Location of the Rosário Reservoir in the state of Ceará. (C) Map of the Rosário Reservoir showing the sampling distribution areas.



The samples were taken from a 0.50 m depth in each transect sample replica. Water samples were collected, preserved, transported to the laboratory and analyzed to quantify ammonia concentration (NH_3) based on standard APHA methodology procedures ([APHA] American Public Health Association 2005). For the statistical analysis of abiotic factors, the overall mean of the replicates sampled from each transect was calculated. Total pluviosity indices for each month of the studied region were obtained from the Cearense Foundation of Meteorology and Water Resources (FUNCEME).

2.2.3 Collection and processing of biological samples

The shrimps were collected from the reservoir's coastal vegetation through diurnal collections with sieves (diameter 50 cm; 2 mm mesh) throughout the length of each transect. The capture effort was performed by two researchers in a 4 m² area for a period of 5 min for each transect replica. Displacement took place from the interior of the reservoir towards the margin. After the active search was completed for each sample replica, the researchers waited 20 min out of the water, 15 m away from the shore, to control the effects of the displacement influence produced by the previous collection on subsequent catches. The collected animals were stored in a crushed ice box, cryo-anesthetized and subsequently preserved in 70% ethyl

alcohol. These were later identified and deposited in the Semi-arid Crustacean Laboratory collection of the Regional University of Cariri-LACRUSE/URCA.

The specimens were identified using specific dichotomous keys (Holthuis 1952; García-Dávila & Magalhães 2003; Melo 2003; Vera-Silva et al. 2017). The shrimp were then sexed following identification at the species level. Sexing was performed under a stereoscopic microscope by observing the presence/absence of the male appendix (Mantelatto & Barbosa 2005). Oviparous females were identified by the presence of eggs adhered to their pleopods. Individuals smaller than the smallest male found in the study period were considered undefined juveniles.

2.2.4 Abiotic data and statistical analyses

For the environmental variables, the compared treatment levels consisted of the dry and rainy periods. Prior to the analysis, each variable from the environmental matrix (pluviosity, depth, temperature, dissolved oxygen, pH, NH₃, total dissolved solids and electrical conductivity) was examined for the presence of outliers through the Cleveland graph (Cleveland 1993) and by a preliminary Principal Component Analysis (Kohler & Luniak 2005). Then, given the sampled abiotic factors exhibited different scalar values, the data were transformed by the z-score standardizing method, conserving the data with a central tendency and deviation value, mean of 0 (zero) and variance of 1 (one) (Gotelli & Ellison 2011). To assess the multicollinearity of the abiotic data, a Spearman-ranked correlation matrix was used to avoid assumptions of linearity between variables (Zar 2010). A modular value greater than 0.5 for the Spearman's correlation coefficient was accepted as indicative of a high collinearity between variables (Booth et al. 1994). Additionally, abiotic data were evaluated by calculating the variable inflation factor (vif). Thus, values greater than 3 were considered indicators of collinearity (Zuur et al. 2010). Variables that violated this limit were excluded from the environmental matrix and the following analyzes.

Abiotic variables that fulfilled the low collinearity assumptions were tested for their multivariate normality by the multivariate symmetry and kurtosis test (Mardia 1980, changed by Doornik & Hansen 2008, omnibus test). Concurrently, data which obeyed normality and/or homogeneity were reported, respectively, by measuring central tendency and dispersion, mean and standard deviation. When data did not reach normality and/or heterogeneity, these were reported, respectively, by measuring central tendency and dispersion, median and standard error.

Following these initial steps, the data were inspected using a principal component analysis (PCA), a discriminant function analysis (DFA) and a nonparametric Multivariate Variance Analysis (PERMANOVA) to compare the two sampled periods (dry and rainy seasons).

The PCA was performed in order to verify which abiotic factors in the data obtained greater explanatory variation for each period (dry and rainy season). The number of principal components evaluated was determined by the parallel analysis method (Peres-Neto et al. 2005). Taking into account the variance weight of the abiotic factors (loadings), modular values greater than 0.5 were taken as indicative of variance relevant to the components indicated by parallel analysis. The variables identified by the aforementioned PCA criteria were then submitted to a functional discriminant analysis, namely a Stepwise regression. The Stepwise regression method combines the Forward and Backward selection procedures to check whether a newly added variable becomes redundant in the presence of the previously added variable (Rencher 2002).

The multivariate difference hypothesis testing between the dry and rainy seasons was performed by a PERMANOVA with 9999 permutations, using only those variables in which the functional discriminant indicated a significant influence on its model ($P < 0.05$).

2.2.5 Biotic data and statistical analyses

The ecological attributes of the two palaemonid species were analyzed using measures of absolute (number of individuals) and relative abundance. Absolute data were evaluated by a chisquared test (Zar 2010), testing the hypothesis of equal abundances for each species in each period.

Median and average difference tests were performed using standard size data between both sexes for each species and each period. Initially, the data were tested for normality using the Shapiro-Wilk test and Levene's homogeneity of variance test (Sokal & Rohlf 1995). Following the tests, the data were logarithm (log base 10), square root, log base 10 + 1 and square root + 1 transformed, as proposed by Zar (2010). Normality and homogeneity tests were repeated after each respective data transformation. When data presented normality and homogeneity of variance, a Student's t-test was used, and when data did not follow these assumptions these were then tested using the Mann-Whitney test (Zar 2010).

A redundancy analysis (RDA) (Legendre & Legendre 2003) was performed for each period (dry and rainfall), in a general assessment, to investigate the influence of the sampled abiotic factors on the abundance of shrimp species. For this, two matrices were created, a biotic

matrix with the abundance data and an abiotic matrix with the sampled abiotic factor data. The biotic matrix was standardized using the Hellinger transformation (Bocard et al. 2011) due to its asymmetric character. Subsequently, abiotic factors were standardized to an average of 0 and variance of 1 using the z-score standardization method. The abiotic factors that obtained significance according to the PCA criteria were correlated with the biotic matrix using a method that describes the maximum correlation of abiotic variables with a data ordination in order to adjust the environmental vectors in the RDA (Oksanen et al. 2018). Evaluation of the environmental vector significance adjustments occurred by permutations ($n = 9999$), using the Goodness-of-fit statistic from the square of the correlation coefficient (r^2). For the abiotic factors, the coefficient was determined as $r^2 = 1 - SS_w/SS_t$, where: SS_w – Sum of squares within groups and, SS_t – Sum of total squares (Oksanen et al. 2018).

A Procrust Randomization Test (Protest; Peres-Neto & Jackson 2001) was performed to compare the RDA of the dry and rainy periods. The comparison between the shrimp populations and the sampling points, for each period (dry and rainy), was tested with a Similarity Analysis (ANOSIM) (Legendre & Legendre 2003).

All statistical analyzes were performed using the R software (R Development Core Team 2019), adopting a significance level of 5% (Zar 2010). The following R software statistical packages were used: “faraway” (VIF; Faraway 2016), “Hmisc” (Spearman’s Multivariate Collinearity; Harrell 2018), “MASS” (AFD; Venables & Ripley 2002), “MVN” (Multivariate Normality; Korkmaz et al. 2014), “psych” (Parallel Analysis; Revelle 2017) and “vegan” (PCA and PERMANOVA; Oksanen et al. 2018).

2.3 RESULTS

2.3.1 Seasonal environmental variability

The abiotic temporal factors from the Rosário reservoir are shown in Table 1. The Mann-Whitney test indicated a statistically significant difference in pluviosity between the seasonal periods ($Z = -8.96$, $P < 0.01$). As expected, pluviosity (Pluvi) measurements were higher in the rainy period than in the dry period ($Z = -2.59$, $P < 0.001$). The lowest average temperature value (Temp) was registered during the dry period compared to the rainy period ($Z = -2.29$, $P < 0.05$). Both the minimum and maximum dissolved oxygen (DO) concentrations were observed in the dry period with a statistical difference being detected by a Student’s t test ($t =$

2.43, $P < 0.05$). The highest hydrogen potential (pH) values were observed in the dry period. The pH median presented statistically different values according to the Mann-Whitney test ($Z = -2.07$, $P < 0.05$). Ammonia (NH_3) levels were slightly higher during the rainy season than during dry season levels ($Z = -1.97$, $P < 0.048$, marginally significant). The highest total dissolved solid (TDS) values occurred during the rainy season and showed only a statistical equality between the study periods ($t = -0.58$, $P > 0.05$). The median electrical conductivity (EC) value was similar during the dry and rainy periods ($t = -0.66$, $P > 0.05$)

The TDS variable violated the high collinearity assumption with the EC variable ($R = 0.99$, $P < 0.001$, $\text{VIF} > 3$) in the multivariate environmental factor set. Thus, TDS was the only environmental factor excluded from statistical investigations.

The first three principal components (PCs) summed up 69.26% of the data variation (PC1: 30.18%, PC2: 21.59% and PC3: 17.49%). The PC1 (Principal Component 1), which included the variables Temp (-0.58) and NH_3 (-0.51), PC2 (DO variable; 0.60) and PC3 (Depth variable; 0.77) presented a significant variation in weighted variance (loadings) (Table 2). The PCA biplot showed a strong trend for two seasonal profiles (classified a priori as: Dry Period and Rainy Period). The variables Temp, Pluvi, NH_3 and P, in a decreasing order, showed a positive association with the rainy season, while pH, EC and DO showed variation over each seasonal period (variation along the second principal component). Although the latter variables presented variation over the study period, DO presented a positive variation trend associated with the dry period compared to the point cloud of the rainy period in the region to the left of the first principal component.

Table 1- Descriptive statistics of the general variation of environmental variables (EVs) sampled in situ in the two periods (Dry/Rainy). Standard Deviation (SD); Standard Error (SE); Minimum (Min); Maximum (Max); Environmental Variables (EVs); Pluviosity (Pluvi); Depth (Depth); Water Temperature (Temp); Dissolved Oxygen (DO); Hydrogen ion potential (pH); Ammonia (NH₃); Total Dissolved Solids (TDS); Electrical Conductivity (EC).

EVs	Dry period						Rainy period					
	Median	SD	Mean	SE	Min	Max	Median	SD	Mean	SE	Min	Max
Pluvi	5.0	19.8	15.7	2.17	0	45.5	202.6	91.6	168.0	10.4	39.0	254.0
Depth	0.63	26.7	0.66	2.94	0.26	1.27	0.79	30.8	0.79	3.49	0.30	1.71
Temp	25.4	2.76	26.2	0.30	22.4	32.0	29.5	3.89	28.0	0.44	22.4	34.0
DO	9.76	2.60	9.03	0.28	3.25	14.0	8.58	2.71	7.99	0.31	3.54	13.1
pH	7.70	0.38	7.69	0.04	6.96	8.92	7.47	0.41	7.50	0.05	6.18	8.17
NH ₃	0.009	0.009	0.014	0.104	0.003	0.03	0.009	0.009	0.012	0.110	0.006	0.05
TDS	107.0	8.48	108.7	0.93	83.0	121.0	114.0	8.82	109.5	1.00	83.0	126.0
EC	214.0	16.9	217.3	1.85	166.0	241.0	227.5	17.6	219.1	1.99	167.0	252.0

Although the latter variables presented variation over the study period, DO presented a positive variation trend associated with the dry period compared to the point cloud of the rainy period in the region to the left of the first principal component.

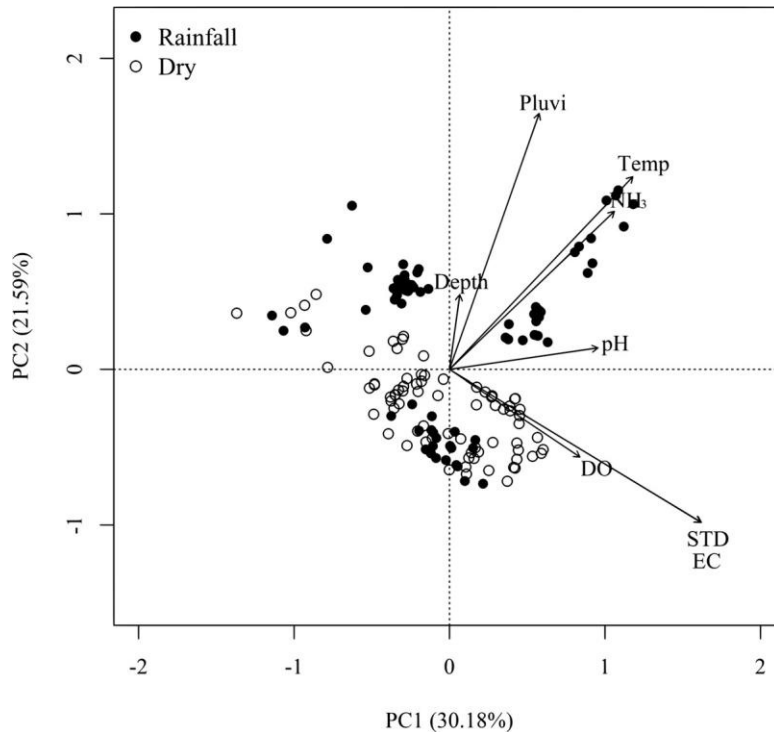
When observing the sample distances from their distribution center (that is, the centroid of the points dispersion), the point variations in the dry profile are seen to be more concise; while the rainy season presented a temporal gradient profile along the principal component 1 (Fig. 3). This gradient profile presented three very concise areas in terms of data variation: an area with characteristics similar to the dry period variations (December), an intermediate area (April) and a more distant area (February) from the dry period, in a Temp, Pluvi and NH₃ positive gradient (Fig. 3). The discriminant functional analysis indicated Pluvi (Wilk's lambda = 0.44, F = 184.71, P < 0.001), Temp (Wilk's lambda = 0.33, F = 147.75, P < 0.001) and EC (Wilk's lambda = 0.30, F = 108.45, P < 0.001) as the discriminating variables between the dry and rainy periods (F = 59.28, P < 0.001). Thereafter, the discriminatory variables were used in a PERMANOVA, which indicated a significant difference in abiotic factors between the sampled periods (Dry and Rainy; df = 1, F = 180.60, R² = 0.54, P < 0.001).

Table 2- Principal component analysis of the environmental variables collected in situ in the two periods (Dry/Rainy). Principal Component (PC), Pluviosity (Pluvi); Depth (Depth); Water Temperature (Temp); Dissolved Oxygen (DO); Hydrogen ion potential (pH); Ammonia (NH₃); Electrical Conductivity (EC).

PCs	PC1*	PC2*	PC3*	PC4	PC5	PC6	PC7
Eigenvalues	2.11	1.51	1.22	0.86	0.57	0.51	0.21
Proportion explained (%)	0.30	0.22	0.17	0.12	0.08	0.07	0.03
Cumulative proportion (%)	0.30	0.52	0.69	0.82	0.90	0.97	1.00
<i>Loadings</i>							
Pluvi	0.49	-0.46	0.00	0.10	-0.07	0.38	-0.62
Depth	0.12	-0.13	0.78**	-0.05	0.59	-0.02	0.11
Temp	0.58**	-0.11	-0.33	0.04	0.18	0.25	0.67
DO	0.13	0.60**	0.35	-0.17	-0.34	0.60	0.04
pH	0.32	0.44	-0.29	-0.52	0.42	-0.23	-0.34
NH ₃	0.51**	0.01	0.29	-0.05	-0.52	-0.61	0.08
EC	0.18	0.45	-0.03	0.83	0.21	-0.12	-0.15

*Main principal components indicated in the parallel analysis; **Explanatory variables.

Figure 3- Biplot of the principal component analysis for the first two components (PC1: 30.2%; PC2: 21.66%; Cumulative variance: 51.86%) for the dry (open circles) and rainy (dark circles) periods. *Discriminant variables according to the discriminant function analysis. Pluviosity (Pluvi); Depth (Depth); Water Temperature (Temp); Dissolved Oxygen (DO); Hydrogen ion potential (pH); Ammonia (NH₃); Total Dissolved Solids (TDS); Electrical Conductivity (EC).



2.3.2 Abundance vs abiotic factors

A total of 5,241 individuals were sampled in the two studied periods. Of these, 4,304 (82.12%) were *Macrobrachium amazonicum* and 937 (17.88%) were *M. jelskii* ($\chi^2 = 2163.1$, $P < 0.05$). Both species were more abundant during the dry period compared to the rainy period, and *M. amazonicum* was more abundant than *M. jelskii* in both periods (dry period: *M. amazonicum* $n = 2,325$ (76.71%) and *M. jelskii* $n = 706$ (23.29%); rainy season, *M. amazonicum* $n = 1,979$ (89.55%), and *M. jelskii* $n = 231$ (10.45%).

In the dry season, the total number of male *M. amazonicum* shrimp ($n = 1,191$ or 39.29%) exceeded the number of females ($n = 584$ or 19.27%), followed by juveniles ($n = 487$ or 16.06%) and ovigerous females ($n = 63$ or 2.08%). For *M. jelskii*, the total number of males ($n = 260$ or 8.58%) also surpassed the number of females ($n = 200$ or 6.60%), followed by juveniles ($n = 218$ or 7.19%) and ovigerous females ($n = 28$ or 0.93%).

In the rainy season, the total number of male *M. amazonicum* shrimp (n = 535 or 24.18%) was similar to the number of females (n = 425 or 19.23%), followed by juveniles (n = 990 or 44.71%) and ovigerous females (n = 29 or 1.34%). On the other hand, the total number of female *M. jelskii* shrimp (n = 81 or 3.67%) was slightly higher than the number of juveniles (n = 46 or 2.09%) and males (n = 104 or 4.72%). No *M. jelskii* ovigerous females were collected in this period.

The first two axes in the Redundancy Analysis (RDA) accounted for 90.17% of the variation in the data from the dry period (RDA 1: 65.11%, RDA 2: 25.06%). Along the first axis, the positive and negative influences of specific abiotic factors for each species were evident, with Pluvi, Depth and NH₃ positively correlating (left region of RDA1) with the abundance of *M. amazonicum* intrapopulation groups, in an increasing order of males, females and juveniles. The *M. jelskii* intrapopulation groups were positively influenced by the Temp and EC variables in an increasing association with females and males (Table 3, Fig. 4). The DO and pH variables were not influential in the population structure (Envfit, P > 0.05). The ovigerous females from both species and *M. jelskii* juveniles positioned themselves close to the graph's center of origin, which represents little or no evident relationship with the evaluated environmental factors (Table 3, Fig. 4).

The first two axes in the RDA accounted for 79.24% of the variation in the rainy season data (RDA 1: 46.26%, RDA 2: 32.97%). The most evident associations were related to *M. amazonicum* males and juveniles from both species, which positively correlated with the variable Depth, while *M. amazonicum* females correlated with Pluvi and Temp. On a secondary scale, taking into account the variation in axis 2 (RDA2), Pluvi and Temp presented a positive association with *M. amazonicum* adults and a negative association with juveniles from both species (Table 3, Fig. 5). The Procrustes test did not present a statistical difference between the two RDA models (Procrustes SS = 0.81, P > 0.05). The Similarity Analysis (ANOSIM) indicated a difference in populational structures (P < 0.05) between the two periods.

2.4 DISCUSSION

Our results indicate that variations in environmental parameters were seasonal. *Macrobrachium amazonicum* and *M. jelskii* abundances in the Rosário Reservoir presented seasonal fluctuations, with a reduction during the rainy season. Different responses to seasonal abiotic factor variations were observed in the populations of the two studied shrimp species. In general, pluviosity, depth and ammonia may be considered the variables responsible for

variations in *M. amazonicum* abundance, whereas temperature and total dissolved solids seem to explain variations in *M. jelskii* abundance in the Rosário Reservoir.

2.4.1 Abiotic factors vs seasonal variation

Arid and semi-arid regions are characterized by seasonal fluctuations due to long periods of drought and short periods of rain, which alter the limnological characteristics of aquatic ecosystems (de Castro Medeiros et al. 2015). These hydrological dynamics directly and indirectly affect the structuring of aquatic communities, as well as biotic interactions and species distribution (Jackson et al. 2001; Barbosa et al. 2012). In the Rosário reservoir, temperatures were on average higher in the rainy period than in the dry period. Similar results were also verified by Chellappa et al. (2009a) and Vieira et al. (2015) in semi-arid reservoirs. This temperature increase may be associated with an increase in effluent inflow from pisciculture and exogenous nutrients brought by regional rains. Thermal pollution from effluent discharge can increase the temperature of aquatic ecosystems, which may pose a threat to aquatic biota (Hester & Doyle 2011; Matta et al. 2017; Reid et al. 2019). This effect may have a harmful or stimulatory effect on the local biota and is a factor that deserves to be better evaluated. EC is directly related to TDS (Marandi et al. 2013; van Niekerk et al. 2014), which may explain the high statistical collinearity between the TDS and EC variables in the present study. In general, high values are observed in semi-arid reservoirs, where there is evidence to

Table 3- Statistical results from the RDA for each analyzed period. Axes highlighted in bold are significant for interpretation, according to permutation tests for each axis of the RDAs. Pluviosity (Pluvi); Depth (Depth); Water Temperature (Temp); Dissolved Oxygen (DO); Hydrogen ion potential (pH); Ammonia (NH₃); Electrical Conductivity (EC).

	Dry period				Rainy period				
	RD1	RD2	<i>R</i> ²	<i>P</i>	RD1	RD2	<i>R</i> ²	<i>P</i>	
Pluvi	-0.9180	0.3965	0.2522	0.0002	Pluvi	0.2860	0.9582	0.1354	0.0063
Depth	-0.9972	0.0753	0.1299	0.0062	Depth	-0.9753	-0.2209	0.1630	0.0018
Temp	0.9729	-0.2312	0.4217	0.0001	Temp	0.4149	0.9099	0.1187	0.0131
DO	0.5697	-0.8218	0.0778	0.0602	DO	-0.5340	-0.8455	0.0845	0.0412
pH	0.8894	-0.4571	0.0582	0.1118	pH	-0.8707	-0.4918	0.0018	0.9393
NH ₃	-0.8034	-0.5955	0.2417	0.0001	NH ₃	0.9995	-0.0320	0.0007	0.9753
EC	0.9407	-0.3393	0.2131	0.0001	EC	0.7374	-0.6755	0.0934	0.0257

support the notion that the original source of the ions may be associated with the region's pedological and geological characteristics (Chaves et al. 2019). Conductivity and TDS values were higher in the rainy season of the present study. However, precipitation generally acts as a dilution factor in semi-arid reservoirs, resulting in low electrical conductivity values (Chellappa et al. 2009b). In addition to the influence of the pedological and geological characteristics of the region, electrical conductivity may have shown elevated values as a result of effluent discharge from anthropic activity, which can raise EC values regardless of seasonality. Thus, a combination of higher temperatures and greater nutrient availability in the rainy season can favor organic matter degradation, which increases electrical conductivity (Hayashi 2004; Griffiths & Tiegs 2016).

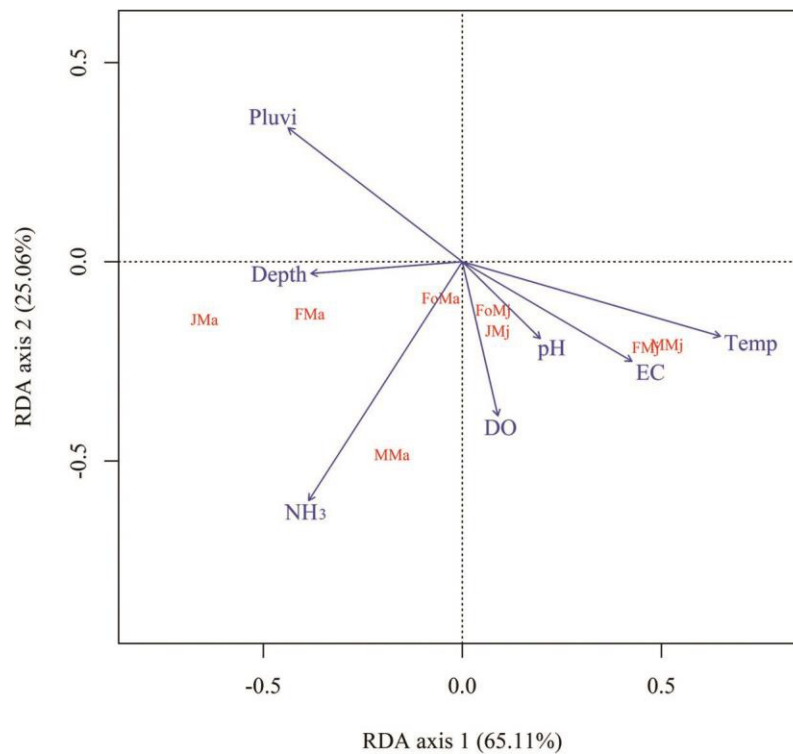
Pisciculture activity in net tanks is said to be responsible for increasing the concentration of ammonia and TDS in water bodies (Devi et al. 2017). Some studies have highlighted that cultivation in net-tanks can interfere with the dynamics of aquatic ecosystems due to the large amounts of organic wastes thrown directly in the environment in the form of excretions and uneaten feed (eg. Guo et al. 2009; Venturoti et al. 2016; Chi et al. 2017). These residues reach the aquatic environment, especially in the form of nitrogen, phosphorus and particulate matter that can contribute to the eutrophication process (Guo et al. 2009).

2.4.2 Seasonal variation vs abundance

Macrobrachium amazonicum and *M. jelskii* abundances in the Rosário Reservoir showed seasonal fluctuations, with both species' abundances declining during the rainy season. Therefore, the present results do not support the original hypothesis that there would be a greater abundance of shrimp in the rainy season due to greater food source availability with the increase in phytoplankton productivity. Variations in planktonic productivity can be of crucial effect to the reproductive behavior of crustaceans, this being associated with periods of greater food availability (VegaPérez 1993). The fact that such a pattern was not observed may be explained for two reasons.

Firstly, a greater quantity of suspended materials during the rainy season may have limited light for primary producers, negatively interfering with zooplankton density (Dejen et al. 2004; Chellappa et al. 2009a; Zhou et al. 2018). This process may indirectly affect shrimp through a negative influence on primary producers, which could explain the observed responses for the studied species. Chellappa et al. (2009a), when studying three reservoirs in the semi-arid region

Figure 5- Redundancy analysis for the Rainy Period for the first two axes (RD1: 46.26%, RD2: 32.97%; Cumulative variance: 79.24%). *Variables with significant correlation with the biotic matrix ($P < 0.05$) according to the RDA environmental vector adjustment procedure (F = Females, Fo = Ovigerous females, M = Males and J = Juveniles) for *Macrobrachium amazonicum* (Ma) and *Macrobrachium jelskii* (Mj). Pluviosity (Pluvi); Depth (Depth); Water Temperature (Temp); Dissolved Oxygen (DO); Hydrogen ion potential (pH); Ammonia (NH_3); Electrical Conductivity (EC).



or decrease phytoplankton biomass and cyanobacteria dominance, depending on the depth and concentration of inorganic suspended solids (da Costa et al. 2016). Therefore, a possibility that there was no direct relationship between the high sediment input in the rainy season and phytoplankton/zooplankton abundance exists, where the correlations between these may have resulted from seasonality alone in both. However, as seasonal changes in Temp, TDS and EC in the rainy season were greater, it is unlikely that these had no profound effects on the functioning of the ecosystem's water column, including zooplankton.

The second possibility concerns a lower abundance associated with a large spatial dispersion of individuals, given the increase in water volume in the rainy season. During the rainy season, the increase in the water volume may have facilitated the dispersion of the species

to other microhabitats, while during the dry period the environments became more restricted, making it easier to catch the shrimp. This pattern has been reported by Collart and Moreira (1993), Bentes et al. (2011) and Gualberto et al. (2012) for palaemonid abundance in the Amazon region, which according to these studies, this second explanation is more plausible.

2.4.3 Seasonal distribution and population structure vs abiotic factors

The set of abiotic variables measured in the present study was significantly associated with temporal changes in shrimp populational structure. Despite this, other factors are known to be able to drive the population dynamics of benthic organisms. Biotic factors such as prey-predator relationships were not considered in this study, nor were intraspecific relationships, reproductive issues, sexual segregation and seedling cycles that may possibly affect *M. amazonicum* and *M. jelskii* distribution in the Rosário Reservoir.

The hypothesis that the abiotic factors temperature and dissolved oxygen would be the main influences on the abundance and population structure of palaemonids in the Rosário reservoir was only partially corroborated. In the dry season, temperature was positively correlated with the abundance of *M. jelskii* females and males. The ideal temperature for most shrimps is in the 28 to 32 °C range, while for dissolved oxygen a range between 5 to 8 mgL⁻¹ is ideal (Bastos et al. 2018). Therefore, given that in the dry period the maximum water temperature values reached were 32 °C and the DO values were adequate, *M. jelskii* was not negatively affected in the present study.

In addition, only female and male *M. amazonicum* shrimp were positively correlated with temperature in the rainy season, while juveniles from both species were negatively correlated. In aquaculture, a water temperature of 28 °C is considered ideal for the cultivation of *M. amazonicum* shrimp, while temperatures of 30 to 32 °C can compromise its growth and survival (Bastos et al. 2018). However, the maximum temperature reached in the rainy season of 34 °C indicates the *M. amazonicum* species can cope with large seasonal thermal fluctuations, allowing it to survive increases in temperature caused by anthropogenic influences. Subtropical and tropical species, such as palaemonid shrimps, have broader tolerance ranges to survive greater fluctuations and relatively rapid changes in water temperature (Hernandez Sandoval et al. 2018a).

The negative relationship between water temperature and the abundance of *M. amazonicum* and *M. jelskii* juveniles in the rainy season indicates that temperatures above 30 °C may affect the survival of juvenile shrimp in the Rosário reservoir. In a laboratory study, a

temperature range between 20 and 25 °C is ideal for *M. borellii* and *Palaemon argentinus* juveniles, in terms of survival and growth rate (Montagna 2011), whereas *M. occidentale* juveniles showed a thermal preference for 27.7 °C, which is within the 25–28 °C range in which better growth was observed (Hernández Sandoval et al. 2018b). An individual's thermal tolerance is a specific response for each species, which may vary according to the season, food availability, age, weight, water quality, light intensity, or the presence of pathogens (Manush et al. 2004; Montagna 2011; Raman et al. 2013).

The correlation between DO and shrimp abundance was not significant in the present study, indicating the availability of dissolved oxygen, even when the water temperature was elevated, remained within the appropriate range for the species biology, thus not being a limiting factor. This is mainly due to the fact that DO concentrations affect shrimp generally only at much lower concentrations ($< 1,75 \text{ mgL}^{-1}$) (Cheng et al. 2003). The ability of aquatic animals to deal with high temperatures is closely correlated with the ability of the cardiorespiratory system to maintain a sufficient oxygen supply (Pörtner 2010). However, the cardiorespiratory system is adjusted to function at elevated temperatures in tropical species such as *M. rosenbergii* and, consequently, these do not experience a gradual reduction in aerobic performance at high temperatures (Ern et al. 2014).

In the dry season, pluviosity and depth were significantly correlated with, in a crescent order, the abundance of *M. amazonicum* males, females and juveniles, which may be attributable to their use of shallower habitats due to a greater availability of food resources. New habitats become available due to seasonal flooding of the water body banks, where organisms associated with substrates are continually destabilized (shallow water) and re-established (deep water), colonizing new areas in response to continuous changes (Arrington & Winemiller 2006). The habitat patterns for some species seem to reflect the availability of food resources (Carassou et al. 2017). Taddei et al. (2017) observed this same relationship in periods of shallower water, where *M. amazonicum* shrimp were possibly attracted to the Amazon River banks due to a greater availability of food and refuge. On the other hand, when the water volume in the reservoir increased in the rainy season, most organisms presumably experienced a greater limitation of resources with the displacement of food items consumed in the habitat.

The presence of *M. amazonicum* adult shrimp has been associated with substrates that are permanently submerged or covered by water in the rainy season and patches of floating aquatic vegetation (Magalhães 2000; Maciel & Valenti 2009). In contrast, *M. jelskii* shrimp have been associated with shallow coastal zones, which are a microhabitat conducive of lower locomotion energy costs, compared to the energy costs of dislodging in open water zones (Williner &

Collins 2002). The *M. jelskii* association with shallow locations and the absence of a relationship with pluviosity or depth in the present study indicates the investigated species used the habitat differently. The influence of hydrological extremes (dry and rainfall) in seasonally intermittent environments are often reported as having the potential to affect aquatic organisms differently due to their different life histories (Kushlan & Kushlan 1980; Leigh et al. 2016; Datry et al. 2017). In agreement with the above, a positive relationship between pluviosity and *M. amazonicum* female abundance was observed, similarly, depth showed a positive association with *M. amazonicum* males in the rainy season.

In the present study, ecological responses differences seem to be associated with food availability, inducing greater levels of exploratory behavior, that is, the interaction of the shrimp with its environment is adjusted according to feeding conditions. However, the strong negative relationship observed between pluviosity and juvenile shrimp abundance, with an increase in pluviosity and a consequent increase in depth in the Rosário Reservoir, may be related to the presence of aquatic vegetation. Waters with greater depths are not favorable habitats for the macrophytes growth (Fu et al. 2018). Aquatic plants are recognized for influencing the distribution and density of *M. amazonicum* larvae along the Mata Fome stream in Belém do Pará (Brazil), in addition to serving as spawning and vivarium areas (Quaresma et al. 2019). Therefore, the presence of this vegetation is likely to be a more influential factor for juvenile individuals, and may explain the low or unobserved relationship between ovigerous females in both species (and consequently, *M. jelskii* juveniles) with the environmental factors assessed in this study. In this case, ovigerous females and juveniles remained in areas especially close to the margins, in order to avoid currents and to bury themselves in the (muddy) substrate or to settle in the marginal vegetation present in the Rosário Reservoir.

The abundance and physiological responses of aquatic organisms, including decapod crustaceans, can be affected by excess ammonia in the water. In the dry period, ammonia concentration was positively correlated with *M. amazonicum* distribution, moreover, ammonia was within the tolerance limits for shrimp species since it apparently did not interfere with the continuity of their physiological processes in this study. Ammonia induces oxidative stress in aquatic organisms, leading to changes in metabolism and immunity in shrimp, resulting in physiological disturbances and increased mortality (Alcaraz et al. 1999). In addition, ammonia toxicity levels vary between shrimp species and developmental stages, with *M. amazonicum* adult individuals being more resistant to ammonia than the juvenile stages (Dutra et al. 2016). Therefore, the negative relationship between juvenile shrimp abundance and water temperature may partly reflect the high ammonia solubility found in the rainy season. During the same

period, a large fish mortality was observed, possibly because these are more sensitive than shrimp to increases in ammonia levels together with increases in temperature in the Rosário Reservoir (I.C. De Lucena personal communication).

In the present study, the significant correlation between EC and *M. jelskii* female and male abundances during the dry period may indicate an adjustment of this species to the wide range of salinity found in reservoirs in the semiarid region. *M. jelskii* is physiologically independent to brackish or saltwater to complete its life cycle (Montoya 2003). Therefore, a wide distribution across a wide variety of aquatic bodies may allow *M. jelskii* to be well prepared for different conditions due to their high tolerance levels to different environmental variables.

The present results reject the hypothesis that a greater abundance of shrimp would be observed in the rainy season. The increase in water volume allowed shrimp populations to spread to other microhabitats, in addition to displacing food items consumed by these species causing a lower shrimp abundance to be observed in the present study. Although *M. amazonicum* and *M. jelskii* share the same habitat in the body of water, the intrapopulation groups (females, males and juveniles) from both species correlated differently to the abiotic factors analyzed in each period. In addition, the hypothesis that temperature and dissolved oxygen would be the main influences on abundance and population structure was partially accepted for the studied species. Different thermal tolerance limits were observed between adult and juvenile individuals from both shrimp species. *M. amazonicum* adults seemed to cope better with the increase in water temperature in the rainy season, while the survival of juvenile shrimp from both species was negatively affected. However, oxygen demand was not limiting for *M. amazonicum* and *M. jelskii* as it did not affect shrimp abundance in the present study.

A species' physiological response to abiotic factors determines the conditions under which one species competitively dominates another or two species coexist (Dunson & Travis 1991). In this context, environmental fluctuations can offer temporal niche opportunities, allowing two similar species to differentiate amongst themselves in their relationships with specific environmental conditions that occur over time. Therefore, species can coexist, having complementary relationships with the temporally variable environment (Dunson & Travis 1991). In addition, environmental fluctuations provide opportunities for niche temporal partition, however, these do not fundamentally alter the impact of interspecific competition (Chesson & Huntly 1997). The results presented herein support this statement, concluding that fluctuations in abiotic factors provide conditions for differences between species to become niche opportunities for a stable coexistence. Thus, shrimp populations must be understood as a

spatially well-structured and dynamic system that requires a combination of abiotic and biotic explanatory factors to better perceive their ecology.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the Regional University of Cariri (URCA) for granting the material and transportation used during the development of this study. We thank the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) for providing collection permits (SISBIO/4659049). The authors would also like to thank the Companhia de Gestão de Recursos Hídricos do Ceará (COGERH/CRATO) and the regional manager Alberto Medeiros, and Antônio for their valuable help. The authors extend their thanks to the many colleagues from the Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE) who helped with the fieldwork and laboratory analysis. This study was partially financed by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior — Brazil (CAPES) — Finance Code 001.

REFERENCES

- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC. 2008. Dams and the fish fauna of the neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol.* 68(4 suppl):1119–1132. doi:[10.1590/S1519-69842008000500019](https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000500019).
- Albert JS, Reis RE. 2011. Historical biogeography of neotropical freshwater fishes. Berkeley (CA): University of California Press.
- Alcaraz G, Chiappa-Carrara X, and V, Vanegas C. 1999. Acute toxicity of ammonia and nitrite to white shrimp *Penaeus setiferus* postlarvae. *J World Aquac Soc.* 30(1):90–97. doi:[10.1111/jwas.1999.30.issue-1](https://doi.org/10.1111/jwas.1999.30.issue-1).
- [APHA] American Public Health Association. 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater. 21st ed. Washington (DC): American Public Health Association, American Water Works Association, Water Environment Federation.
- Anger K. 2013. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *J Crust Biol.* 33(2):151–183. doi:[10.1163/1937240X-00002124](https://doi.org/10.1163/1937240X-00002124).

- Arrington DA, Winemiller KO. 2006. Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *J North Am Benthol Soc.* 25 (1):126–141. doi:[10.1899/0887-3593\(2006\)25\[126:HATSFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[126:HATSFP]2.0.CO;2).
- Barbosa JEDL, Medeiros ESF, Brasil J, Cordeiro RDS, Crispim MCB, Silva GHGD. 2012. Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. *Acta Limnol Bras.* 24 (1):103–118. doi:[10.1590/S2179-975X2012005000030](https://doi.org/10.1590/S2179-975X2012005000030).
- Bastos AM, Lima JF, Tavares-Dias M. 2018. Effect of increase in temperature on the survival and growth of *Macrobrachium amazonicum* (Palaemonidae) in the Amazon. *Aquat Living Resour.* 31:21. doi:[10.1051/alr/2018010](https://doi.org/10.1051/alr/2018010).
- Baumart JS, Dalosto MM, Gonçalves AS, Palaoro AV, Santos S. 2015. How to deal with a bad neighbor? Strategies of sympatric freshwater decapods (Crustacea) for coexistence. *Hydrobiologia.* 762(1):29–39. doi:[10.1007/s10750-015-2331-0](https://doi.org/10.1007/s10750-015-2331-0).
- Bentes BS, Martinelli JM, Souza LS, Cavalcante DV, Almeida MC, Isaac VJ. 2011. Spatial distribution of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in two perennial creeks of an estuary on the northern coast of Brazil (Guajará Bay, Belém, Pará). *Braz J Biol.* 71(4):925–935. doi:[10.1590/S151969842011000500013](https://doi.org/10.1590/S151969842011000500013).
- Bocard D, Gillet F, Legendre P. 2011. *Numerical ecology with R.* New York (NY): Springer.
- Booth GD, Niccolucci MJ, Schuster EG. 1994. *Identifying proxy sets in multiple linear regression: an aid to better coefficient interpretation.* Ogden (UT): Intermountain Research Station.
- Bouvy M, Nascimento SM, Molica RJ, Ferreira A, Huszar V, Azevedo SM. 2003. Limnological features in Tapacurá reservoir (northeast Brazil) during a severe drought. *Hydrobiologia.* 493(1/3):115–130. doi:[10.1023/A:1025405817350](https://doi.org/10.1023/A:1025405817350).
- Box JB, Duguid A, Read RE, Kimber RG, Knapton A, Davis J, Bowland AE. 2008. Central Australian waterbodies: the importance of permanence in a desert landscape. *J Arid Environ.* 72(8):1395–1413. doi:[10.1016/j.jaridenv.2008.02.022](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.02.022).
- Carassou L, Whitfield AK, Moyo S, Richoux NB. 2017. Dietary tracers and stomach contents reveal pronounced alimentary flexibility in the freshwater mullet (*Myxus capensis*, Mugilidae) concomitant with ontogenetic shifts in habitat use and seasonal food availability. *Hydrobiologia.* 799(1):327–348. doi:[10.1007/s10750-017-3230-3](https://doi.org/10.1007/s10750-017-3230-3).
- Chaves LCG, Lopes FB, Maia ARS, Meireles ACM, Andrade EMD. 2019. Water quality and anthropogenic impact in the watersheds of service reservoirs in the Brazilian semi-arid region. *Rev Ciênc Agron.* 50(2):223–233. doi:[10.5935/1806-6690.20190026](https://doi.org/10.5935/1806-6690.20190026).

- Chellappa NT, Chellappa T, Câmara FR, Rocha O, Chellappa S. 2009a. Impact of stress and disturbance factors on the phytoplankton communities in Northeastern Brazil reservoir. *Limnologica*. 39(4):273–282. doi:[10.1016/j.limno.2009.06.006](https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.06.006).
- Chellappa S, Bueno RM, Chellappa T, Chellappa NT, Almeida E Val VMF. 2009b. Reproductive seasonality of the fish fauna and limnoecology of semi-arid Brazilian reservoirs. *Limnologica*. 39(4):325–329. doi:[10.1016/j.limno.2009.06.003](https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.06.003).
- Cheng W, Liu C-H, Kuo C-M. 2003. Effects of dissolved oxygen on hemolymph parameters of freshwater giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *Aquaculture*. 220(1–4):843–856. doi:[10.1016/S0044-8486\(02\)00534-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00534-3).
- Chessman BC. 2015. Relationships between lotic macroinvertebrate traits and responses to extreme drought. *Freshw Biol*. 60(1):50–63. doi:[10.1111/fwb.2014.60.issue-1](https://doi.org/10.1111/fwb.2014.60.issue-1).
- Chesson P, Huntly N. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *Am Nat*. 150(5):519–553. doi:[10.1086/286080](https://doi.org/10.1086/286080).
- Chi S, Zheng Z, Zhang Z, Hu J, Zheng J, Zhao X, Hu J, Dong F, Peng J. 2017. Comparative effects of aquaculture and water level fluctuations on macroinvertebrate communities in Three Gorges Reservoir, China. *Pol J Ecol*. 65(4):390–404. doi:[10.3161/15052249PJE2017.65.4.008](https://doi.org/10.3161/15052249PJE2017.65.4.008).
- Chong-Carrillo O, Vega-Villasante F, Arencibia-Jorge R, Akintola S, Michán-Aguirre L, Cupul-Magaña F. 2015. Research on the river shrimps of the genus *Macrobrachium* (Bate, 1868) (Decapoda: caridea: palaemonidae) with known or potential economic importance: strengths and weaknesses shown through scientometrics. *Lat Am J Aquat Res*. 43 (4):684–690.
- Cleveland WS. 1993. *Visualizing data*. Summit (NJ): Hobart Press.
- Collart OO, Moreira LC. 1993. Potencial pesqueiro de *Macrobrachium amazonicum* na Amazônia Central (Ilha do Careiro): variação da abundância e do comprimento. [Fishery potencial of *Macrobrachium amazonicum* in Central Amazonia (Careiro Island): abundance and size variation]. *Amazoniana*. 12(4):399–413. Portuguese.
- Collins PA. 2000. A new distribution record for *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) in Argentina (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*. 73(9):1167–1169. doi:[10.1163/156854000505065](https://doi.org/10.1163/156854000505065).
- da Costa MRA, Attayde JL, Becker V. 2016. Effects of water level reduction on the dynamics of phytoplankton functional groups in tropical semi-arid shallow lakes. *Hydrobiologia*. 778 (1):75–89. doi:[10.1007/s10750-015-2593-6](https://doi.org/10.1007/s10750-015-2593-6).

- Datry T, Vander VR, Goitia E, Moya N, Campero M, Rodriguez F, Zubieta J, Oberdorff T. 2017. Context-dependent resistance of freshwater invertebrate communities to drying. *Ecol Evol.* 7(9):3201–3211. doi:[10.1002/ece3.2017.7.issue-9](https://doi.org/10.1002/ece3.2017.7.issue-9).
- de Castro Medeiros L, Mattos A, Lüring M, Becker V. 2015. Is the future blue-green or brown? The effects of extreme events on phytoplankton dynamics in a semi-arid man-made lake. *Aquat Ecol.* 49(3):293–307. doi:[10.1007/s10452-015-9524-5](https://doi.org/10.1007/s10452-015-9524-5).
- De Grave S, Fransen CHJM. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: decapoda). *Zool Meded Leiden.* 85:195–589.
- De Grave S, Smith KG, Adeler NA, Allen DJ, Alvarez F, Anker A, Cai Y, Carrizo SF, Klotz W, Mantelatto FLM, et al. 2015. Dead shrimp blues: a global assessment of extinction risk in freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea). *PLoS One.* 10(3):1–14. doi:[10.1371/journal.pone.0120198](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120198).
- Dejen E, Vijverberg J, Nagelkerke LAJ, Sibbing FA. 2004. Temporal and spatial distribution of microcrustacean zooplankton in relation to turbidity and other environmental factors in a large tropical lake (L. Tana, Ethiopia). *Hydrobiologia.* 513(1):39–49. doi:[10.1023/B:hydr.0000018163.60503.b8](https://doi.org/10.1023/B:hydr.0000018163.60503.b8).
- Devi PA, Padmavathy P, Aanand S, Aruljothi K. 2017. Review on water quality parameters in freshwater cage fish culture. *Int J Appl Res.* 3(5):114–120.
- Doornik JA, Hansen H. 2008. An omnibus test for univariate and multivariate normality. *Oxford Bulletin of Economics and Statistics.* 70:927–939. doi:[10.1111/obes.2008.70.issue-s1](https://doi.org/10.1111/obes.2008.70.issue-s1).
- Dunson WA, Travis J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *Am Nat.* 138 (5):1067–1091. doi:[10.1086/285270](https://doi.org/10.1086/285270).
- Dutra FM, Forneck SC, Brazão CC, Freire CA, Ballester ELC. 2016. Acute toxicity of ammonia to various life stages of the Amazon river prawn, *Macrobrachium amazonicum*, Heller, 1862. *Aquaculture.* 453:104–109. doi:[10.1016/j.aquaculture.2015.11.038](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.11.038).
- Ern R, Phuong DTT, Phuong T, Wang T, Bayley M. 2014. Oxygen delivery does not limit thermal tolerance in a tropical eurythermal crustacean. *J Exp Biol.* 217(5):809–814. doi:[10.1242/jeb.094169](https://doi.org/10.1242/jeb.094169).
- Faraway J 2016. faraway: functions and datasets for books by Julian Faraway. R package. Available from: <https://cran.r-project.org/package=faraway> [Accessed 2018 Dec 9]
- [FUNCEME] Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. 2018. Calendário das chuvas no estado do Ceará. [Rainy season calendar in the state of Ceará]. Available from:

<http://www.funceme.br/app/calendario/produto/municipios/maxima/diario?data=hoje>.

[Accessed 2018 Jan 9]. Portuguese

- Fu H, Yuan G, Lou Q, Dai T, Xu J, Cao T, Ni L, Zhong J, Fang S. 2018. Functional traits mediated cascading effects of water depth and light availability on temporal stability of a macrophyte species. *Ecol Indic.* 89:168–174. doi:10.1016/j.ecolind.2018.02.010.
- García-Dávila CR, Magalhães C. 2003. Revisão taxonômica dos camarões de água doce (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae, Sergestidae) da Amazônia Peruana. [Taxonomic revision of the freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae, Sergestidae from the Peruvian Amazonia)]. *Acta Amazonica.* 33(4):663–686. Portuguese. doi:10.1590/S0044-59672003000400013.
- Gotelli NJ, Ellison AM. 2011. *Princípios de estatística em ecologia*. [Principles of statistics in ecology]. Porto Alegre: Artmed. Portuguese.
- Griffiths NA, Tiegs SD. 2016. Organic-matter decomposition along a temperature gradient in a forested headwater stream. *Freshw Sci.* 35(2):518–533. doi:10.1086/685657.
- Gualberto TL, Almeida LO, Menin M. 2012. Population structure, fecundity and ecological aspects of freshwater shrimp species (Decapoda, Palaemonidae) of an urban forest fragment in Central Amazonia, Brazil. *Crustaceana.* 85:1205–1219.
- Guo L, Li Z, Xie P, Ni L. 2009. Assessment effects of cage culture on nitrogen and phosphorus dynamics in relation to fallowing in a shallow lake in China. *Aquac Int.* 17(3):229–241. doi:10.1007/s10499-008-9195-5.
- Harrell FE Jr. 2018. Hmisc: Harrell miscellaneous. R package version 3.0-12. Available from: <https://cran.r-project.org/web/packages/Hmisc/Hmisc.pdf> [Accessed 2018 Dec 9]
- Hayashi M. 2004. Temperature-electrical conductivity relation of water for environmental monitoring and geophysical data inversion. *Environ Monit Assess.* 96(1–3):119–128. doi:10.1023/B:EMAS.0000031719.83065.68.
- Hering D, Johnson RK, Kramm S, Schmutz S, Szoszkiewicz K, Verdonschot PF. 2006. Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshw Biol.* 51(9):1757–1785. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01610.x.
- Hernandez-Sandoval P, Díaz F, Re Araujo AD, LopezSanchez JA, Martinez-Valenzuela MDC, Garcia Guerrero M, Rosas C. 2018a. Thermal preference, critical thermal limits, oxygen routine consumption and active metabolic scope of *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) maintained at different acclimation temperatures. *Lat Am J Aquat Res.* 46(3):558–569. doi:10.3856/vol46-issue3-fulltext-9.

- Hernández-Sandoval P, Díaz-Herrera F, Díaz-Gaxiola JM, Martínez-Valenzuela C, García-Guerrero M. 2018b. Effect of temperature on growth, survival, thermal behavior, and critical thermal maximum in the juveniles of *Macrobrachium occidentale* (Holthuis, 1950) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from Mexico. *J Crustacean Biol.* 38(4):483–488. doi:10.1093/jcbiol/ruy024.
- Hester ET, Doyle MW. 2011. Human impacts to river temperature and their effects on biological processes: a quantitative synthesis 1. *J Am Water Resour Assoc.* 47(3):571–587. doi:10.1111/j.1752-1688.2011.00525.x.
- Holthuis LB. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. *Allan Hancock Found Publ Occas Pap.* 12:1–335.
- Irz P, Odion M, Argillier C, Pont D. 2006. Comparison between the fish communities of lakes, reservoirs and rivers: can natural systems help define the ecological potential of reservoirs? *Aquat Sci.* 68(1):109–116. doi:10.1007/s00027-005-0812-3.
- Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities—the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can J Fish Aquat Sci.* 58:157–170.
- Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD, Bozelli RL, Esteves FA, Nunes da Cunha C, Maltchik L, et al. 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquat Conserv.* 24(1):5–22. doi:10.1002/aqc.2386.
- Kohler U, Luniak M. 2005. Data inspection using biplots. *Satata J.* 5(2):208–223. doi:10.1177/1536867X0500500206.
- Korkmaz S, Goksuluk D, Zararsiz G. 2014. MVN: an R package for assessing multivariate normality. *R J.* 6(2):151–162. doi:10.32614/RJ-2014-031.
- Kushlan JA, Kushlan MS. 1980. Population fluctuations of the prawn, *Palaemonetes paludosus*, in the Everglades. *Am Midl Nat.* 103(2):401–403. doi:10.2307/2424641.
- Langeani F, Buckup PA, Malabarba LR, Py-Daniel LHR, Lucena CAS, Rosa RS, Zuanon JAS, Lucena ZMS, Britto MR, Oyakawa OT, Gomes-Filho G. 2009. Peixes de água doce. [Freshwater fishes]. Portuguese Da Rocha RM, Boeger WA, editors. *Estado da arte e perspectivas para a zoologia no Brasil.* [State of the art and perspectives for zoology in Brazil]. Curitiba (Brazil): Editora UFPR; 211–230.
- Legendre P, Legendre L. 2003. *Numerical ecology.* Amsterdam: Elsevier.

- Leigh C, Boulton AJ, Courtwright JL, Fritz K, May CL, Walker RH, Datry T. 2016. Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. *Freshw Biol.* 61(8):1181–1199. doi:[10.1111/fwb.12646](https://doi.org/10.1111/fwb.12646).
- Lima JDF, Garcia JDS, Silva TC. 2014. Natural diet and feeding habits of a freshwater prawn (*Macrobrachium carcinus*: Crustacea, Decapoda) in the estuary of the Amazon River. *Acta Amazonica.* 44(2):235–244. doi:[10.1590/S0044-59672014000200009](https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200009).
- Maciel CR, Valenti WC. 2009. Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*: A review. *Nauplius.* 17:61–79.
- Magalhães C. 2000. Diversity and abundance of decapod crustaceans in the Rio Negro Basin, Pantanal, Mato Grosso Do Sul, Brasil. *Rap Bull Biol Assess.* 18:56–62.
- Magalhães C, Bueno SLS, Bond-Buckup G, Valenti WC, Melo Da Silva HL, Kiyohara F, Mossolin EC, Rocha SS. 2005. Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of São Paulo, Brazil: records and possible causes of their introduction. *Biodivers Conserv.* 14(8):1929–1945. doi:[10.1007/s10531-004-2123-8](https://doi.org/10.1007/s10531-004-2123-8).
- Mantelatto FLM, Barbosa LR. 2005. Population structure and relative growth of freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Decapoda, Palaemonidae) from São Paulo State, Brazil. *Acta Limnol Bras.* 17:245–255.
- Manush SM, Pal AK, Chatterjee N, Das T, Mukherjee SC. 2004. Thermal tolerance and oxygen consumption of *Macrobrachium rosenbergii* acclimated to three temperatures. *J Therm Biol.* 29(1):15–19. doi:[10.1016/j.jtherbio.2003.11.005](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2003.11.005).
- Marandi A, Polikarpus M, Jöeleht A. 2013. A new approach for describing the relationship between electrical conductivity and major anion concentration in natural waters. *Appl Geochem.* 38:103–109. doi:[10.1016/j.apgeochem.2013.09.003](https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2013.09.003).
- Mardia KV. 1980. Tests of univariate and multivariate normality. *Handb Stat.* 1:279–320.
- Matta G, Srivastava S, Pandey RR, Saini KK. 2017. Assessment of physicochemical characteristics of Ganga Canal water quality in Uttarakhand. *Environ Dev Sustain.* 19(2):419–431. doi:[10.1007/s10668-015-9735-x](https://doi.org/10.1007/s10668-015-9735-x).
- McEwen DC, Butler MG. 2010. The effects of water-level manipulation on the benthic invertebrates of a managed reservoir. *Freshw Biol.* 55(5):1086–1101. doi:[10.1111/fwb.2010.55.issue-5](https://doi.org/10.1111/fwb.2010.55.issue-5).
- Melo GAS. 2003. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil. [Identification manual of freshwater Crustacea Decapoda in Brazil]. Portuguese. São Paulo (Brazil): Edições Loyola, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

- Montagna MC. 2011. Effect of temperature on the survival and growth of freshwater prawns *Macrobrachium borellii* and *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae). *Iheringia Sér Zool.* 101(3):233–238. doi:[10.1590/S0073-47212011000200011](https://doi.org/10.1590/S0073-47212011000200011).
- Montoya JV. 2003. Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). *Caribb J Sci.* 39:155–159.
- Moraes-Riodades PMC, Valenti WC. 2001. Freshwater prawn farming in Brazilian Amazonia shows potential for economic and social development. *Glob Aquac Advocate.* 4:73–74.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H, Oksanen MJ 2018. *Vegan: community ecology package.* R Package version 2.4-6. Available from: <https://cran.r-project.org/package=vegan> [Accessed 2018 Dec 9]
- Peres-Neto PR, Jackson DA. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia.* 129(2):169–178. doi:[10.1007/s004420100720](https://doi.org/10.1007/s004420100720).
- Peres-Neto PR, Jackson DA, Somers KM. 2005. How many principal components? Stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. *Comput Stat Data Anal.* 49(4):974–997. doi:[10.1016/j.csda.2004.06.015](https://doi.org/10.1016/j.csda.2004.06.015).
- Pileggi LG, Magalhães C, Bond-Buckup G, Mantelatto FLM. 2013. New records and extension of the known distribution of some freshwater shrimps in Brazil. *Rev Mex Biodivers.* 84(2):563–574. doi:[10.7550/rmb.30504](https://doi.org/10.7550/rmb.30504).
- Pörtner H-O. 2010. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *J Exp Biol.* 213(6):881–893. doi:[10.1242/jeb.037523](https://doi.org/10.1242/jeb.037523).
- Quaresma MC, Nóbrega PSV, Sarpedonti V, Costa-Tavares VB, Martinelli-Lemos JM. 2019. Prawn larvae of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae) in contaminated oligohaline creeks on the Amazon estuary. *J Nat Hist.* 53(3–4):209–219. doi:[10.1080/00222933.2019.1582814](https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1582814).
- R Development Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing.* Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing; [Accessed 2019 Jan 11]. <https://www.r-project.org/>
- Raman RP, Prakash C, Makesh M, Pawar NA. 2013. Environmental stress mediated diseases of fish: an overview. *Adv Fish Res.* 5:141–158.

- Reid AJ, Carlson AK, Creed IF, Eliason EJ, Gell PA, Johnson PTJ, Kidd KA, MacCormack TJ, Olden JD, Ormerod SJ, et al. 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol Rev.* 94(3):849–873. doi:10.1111/brv.2019.94.issue-3.
- Rencher AC. 2002. *Methods of multivariate analysis*. New York (NY): Wiley Interscience.
- Revelle W. 2017. *psych: procedures for personality and psychological research*. R Package. Evanston (IL): Northwestern University; [accessed 2018 Feb 4]. <http://personalityproject.org/r/psych-manual.pdf>.
- Rodd FH, Reznick DN. 1991. Life history evolution in Guppies: III. The impact of prawn predation on Guppy life histories. *Oikos*. 62(1):13–19. doi:10.2307/3545440.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3th ed. New York (NY): Freeman WH.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H, Arita H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett.* 17(7):866–880. doi:10.1111/ele.2014.17.issue-7.
- Straskraba M, Tundisi JG, Duncan A. 1993. State of the art of reservoir limnology and water quality management. In: Straskraba M, et al., editor. *Comparative reservoir limnology and water quality management*. Dordrecht (The Netherlands): Springer; p. 213–288.
- Taddei FG, Reis SDS, David FS, Da Silva TE, Fransozo V, Fransozo A. 2017. Population structure, mortality, and recruitment of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae) in the eastern Amazon region, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*. 37(2):131–141. doi:10.1093/jcbiol/rux006.
- van Niekerk H, Silberbauer MJ, Maluleke M. 2014. Geographical differences in the relationship between total dissolved solids and electrical conductivity in South African rivers. *Water SA*. 40(1):133–138. doi:10.4314/wsa.v40i1.16.
- Vega-Pérez LA. 1993. Estudo do zooplâncton da região de Ubatuba, Estado de São Paulo. [Zooplankton study in the Ubatuba region, São Paulo State]. *Publção Esp. Inst. Oceanogr.* 10:65–84. Portuguese.
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern applied statistics with S*. New York (NY): Springer.
- Venturoti GP, Veronez AC, Salla RV, Gomes LC. 2016. Phosphorus, total ammonia nitrogen and chlorophyll a from fish cages in a tropical lake (Lake Palminhas, Espírito Santo, Brazil). *Aquac Res.* 47(2):409–423. doi:10.1111/are.12502.

- Vera-Silva AL, Carvalho FL, Mantelatto FLM. 2017. Redescription of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Caridea, Palaemonidae). Zootaxa. 4269(1):44–60. doi:[10.11646/zootaxa.4269.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4269.1).
- Vieira PCS, Cardoso MML, Costa IAS. 2015. Vertical and temporal dynamics of phytoplanktonic associations and the application of index assembly in tropical semi-arid eutrophic reservoir, northeastern Brazil. Acta Limnol Bras. 27(1):130–144. doi:[10.1590/S2179975X2614](https://doi.org/10.1590/S2179975X2614).
- Williner V, Collins P. 2002. Variación espacio-temporal de la actividad del camarón dulceacuícola *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae). [Spatial and temporal variation in the activity of freshwater prawn *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae)]. Ecol Austral. 12:3–10. Spanish.
- Zar JH. 2010. Biostatistical analysis. 5th ed. Upper Saddle River (NJ): Pearson Prentice-Hall.
- Zhou J, Qin B, Han X. 2018. The synergetic effects of turbulence and turbidity on the zooplankton community structure in large, shallow Lake Taihu. Environ Sci Pollut Res Int. 25 (2):1168–1175. doi:[10.1007/s11356-017-0262-1](https://doi.org/10.1007/s11356-017-0262-1).
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. Methods Ecol Evol. 1(1):3–14. doi:[10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x).

**3 CAPÍTULO 2 - COMPLEXIDADE ESTRUTURAL E O USO DO HABITAT POR
DUAS POPULAÇÕES DE CAMARÕES (PALAEMONIDAE) EM UM
RESERVATÓRIO NA REGIÃO SEMIÁRIDA DO NORDESTE BRASILEIRO²**

² Este capítulo corresponde ao artigo científico a ser submetido para a revista Hydrobiologia (ISSN 1573-5117).

Complexidade estrutural e o uso do *habitat* por duas populações de camarões (Palaemonidae) em um reservatório na região semiárida do Nordeste brasileiro

Isis Campos de Lucena • Whanderson Machado do Nascimento • Allysson Pontes Pinheiro • Paulo Cascon

I.C. Lucena

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Campus Pici, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza - CE Zip Code 60440-900, Brasil

e-mail: isislucena@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-2282-7020>

W.M. Nascimento

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rêgo 1235, Cidade Universitária, Recife, PE CEP 50670-901, Brasil

A.P. Pinheiro

Departamento de Ciências Físicas e Biológicas, Universidade Regional do Cariri (URCA), Rua Cel. Antônio Luís 1161, Crato, CE CEP 63100-000, Brasil

P. Cascon

Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará (UFC), Av Mister Hull 000, Fortaleza, CE CEP 60455-900, Brasil

Resumo Este estudo investigou se a variação na complexidade estrutural dos habitats fornecidos por diferentes composições de bancos de macrófitas influencia a abundância, distribuição e estrutura populacional de *Macrobrachium amazonicum* e *M. jelskii* em um reservatório semiárido no Nordeste brasileiro. Dados foram coletados bimestralmente em trinta locais durante períodos secos e chuvosos entre outubro de 2016 e setembro de 2017. A complexidade estrutural foi calculada através do índice de cobertura (ICi), indicando a dominância das espécies de macrófitas. A abundância de *M. amazonicum* e *M. jelskii* foi maior durante o período seco, possivelmente devido ao menor risco de predação no ambiente formado entre as macrófitas. A morfologia e o adensamento das macrófitas foram mais relevantes para a abundância das espécies de camarões do que a diversidade de formas de vida das macrófitas. *Egeria densa* e *Nymphoides indica* foram as espécies de macrófitas mais importantes para a abundância dos camarões. Esses resultados sugerem que as espécies congênicas de camarões

diferem suficientemente na forma de uso e ocupação do mesmo habitat para coexistirem durante o ciclo sazonal.

Palavras-chave Macrófitas; Sazonalidade; Variação interespecífica; Coexistência; Predação

3.1 Introdução

Em regiões semiáridas, como o Nordeste do Brasil, a irregularidade das chuvas e as altas taxas de evaporação contribuem para a perda de água superficial, tornando essencial a construção de reservatórios artificiais (Barbosa et al., 2012; Santos et al., 2017). Estes reservatórios desempenham um papel fundamental na mitigação dos impactos das secas, prioritariamente para apoiar o desenvolvimento humano, mais do que por questões ecológicas (Okada et al., 2005; Junk et al., 2014; Gunkel et al., 2015). A dinâmica desses ecossistemas artificiais é marcada por flutuações no nível de água, que podem ter uma influência importante na composição biótica, distribuição e diversidade da vida aquática (Bunn & Arthington, 2002; Lake, 2003; Barbosa et al., 2012).

As macrófitas aquáticas são conhecidas por proporcionar estrutura física na maioria dos ecossistemas aquáticos continentais (Thomaz & Cunha, 2010; Walker et al., 2013). Em ambientes sazonais, as flutuações no nível de água são um fator determinante na mudança estrutural das assembleias de macrófitas aquáticas, aumentando a complexidade dos habitats aquáticos (Bunn & Arthington, 2002; Lacoul & Freedman, 2006; Boschilia et al., 2008). A diversidade dessas macrófitas se reflete em diferentes estruturas, formas de vida e fisiologia, proporcionando diversos *micro-habitats* que influenciam a dinâmica populacional e a estrutura de uma comunidade (Dunning et al., 1992; Hansen et al., 2011; Yasuko & Ana, 2021).

Dentre as diversas comunidades biológicas associadas as macrófitas aquáticas, os camarões Palaemonidae do gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 são componentes relevantes dos ecossistemas de água doce e estuarinos distribuídos em águas tropicais e subtropicais ao redor do mundo (De Grave & Fransen, 2011a). Esses crustáceos ocupam diferentes níveis tróficos e desempenham variadas funções ecológicas (Rodd & Reznick, 1991; Lima et al., 2014; Riisgård, 2015). Além disso, possuem potencial econômico significativo, sendo utilizados tanto para consumo humano quanto como iscas vivas na prática de pesca esportiva (Valenti, 1984; Moraes-Riudades & Valenti, 2001; De Grave et al., 2015).

Macrobrachium amazonicum (Heller, 1862) e *M. jelskii* (Miers, 1877) são duas das 21 espécies do gênero encontradas no Brasil (De Grave & Fransen, 2011; Pileggi & Mantelatto, 2012;

Vera-Silva et al., 2016; Rossi et al., 2020). Ambas compartilham habitats similares nos estados do nordeste, sudeste e sul do Brasil, áreas onde foram introduzidas para fins de aquicultura (Magalhães et al., 2005; Vera-Silva et al., 2016). Essas espécies são encontradas em ambientes aquáticos, tanto naturais quanto resultantes de introduções antropogênicas, demonstrando ampla adaptabilidade (Barros & Braun, 1997; Melo, G, A, 2003; Vera-Silva et al., 2016).

Ecossistemas com variação sazonal são modelos ideais para estudar a variação na estrutura populacional de plantas e animais devido à sua dinâmica e diversidade de *habitats* (Vesipa & Ridolfi, 2017). Entender a relação entre habitat e fauna associada é crucial para a pesquisa ecológica e a conservação de habitats cada vez mais degradados (Hansen et al., 2011; Kovalenko et al., 2012). Além disso, a estrutura e o arranjo espacial dos habitats influenciam substancialmente os processos ecológicos, incluindo predação e competição, que moldam os padrões de sucesso de espécies congêneres (Dunning et al., 1992); (Garvey et al., 1994).

Considerando a relevância da complexidade estrutural dos habitats proporcionada pelas macrófitas aquáticas na influência sobre a fauna aquática (Thomaz & Cunha, 2010), partimos da premissa de que a estrutura de bancos de macrófitas aquáticas com diferentes composições influencia na abundância, estrutura populacional e distribuição das populações de camarões *M. amazonicum* e *M. jelskii* de maneiras distintas. Para tal, testamos a hipótese de que bancos de macrófitas compostos por plantas dominantes com arquitetura simples, em meio a um estande de vegetação composta por diferentes formas de vida, suportam maior abundância de camarões. Para verificar essa hipótese, analisamos a abundância, estrutura populacional e distribuição de *M. amazonicum* e *M. jelskii* em diferentes composições de bancos de macrófitas. Adicionalmente, examinamos os padrões sazonais de uso de habitat por essas espécies de camarões.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Área de estudo

As coletas foram realizadas no reservatório do Rosário, no município de Lavras da Mangabeira (6°53'17.3"S, 39°04'39.9"W). Esse reservatório está localizado na ecorregião da Caatinga Médio-Nordeste, na bacia hidrográfica do Rio Salgado, afluente da bacia do Rio Jaguaribe na região sul do estado do Ceará (Fig. 1a, Fig. 1b). O clima da região é semiárido com precipitação média anual variando de 541,1 a 1190,4 mm, com período chuvoso

caracterizado por chuvas de pré-estação (dezembro a janeiro), chuvas da estação (fevereiro a maio) e período seco (junho a novembro) (FUNCEME, 2018).

3.2.2 *Desenho experimental*

As amostragens foram realizadas em seis coletas bimestrais de outubro/2016 a setembro/2017, agrupadas em período seco (outubro de 2016 e julho e setembro de 2017) e período chuvoso (dezembro de 2016 e fevereiro e abril de 2017). Foram selecionadas 30 áreas amostrais no reservatório, equidistantes 300 metros entre si (Fig. 1c). Durante cada amostragem, cinco áreas amostrais foram escolhidas aleatoriamente por sorteio. Em cada uma dessas áreas, foram alocados cinco transectos (15 m de comprimento) perpendiculares à margem do reservatório, alinhados paralelamente e distantes 10 m entre si, começando na zona litorânea e estendendo-se até a zona limnética na coluna d'água. A mensuração das medidas de estrutura física fornecidas pelas macrófitas foi realizada em todo o transecto e, posteriormente, os camarões *M. amazonicum* e *M. jelskii* foram coletados. Para os fins do nosso estudo, a determinação de macrófitas aquáticas incluiu qualquer espécie de planta aquática vascular que cresce ativamente de forma permanente ou periodicamente submersa, flutuando ou crescendo através da superfície da água (Chambers et al., 2008). Todas as amostras foram coletadas a partir da margem do reservatório e replicadas em intervalos de cinco metros em direção às áreas mais profundas. O número de réplicas para as amostras de camarões variou conforme a profundidade, com locais mais profundos limitando o alcance das peneiras.

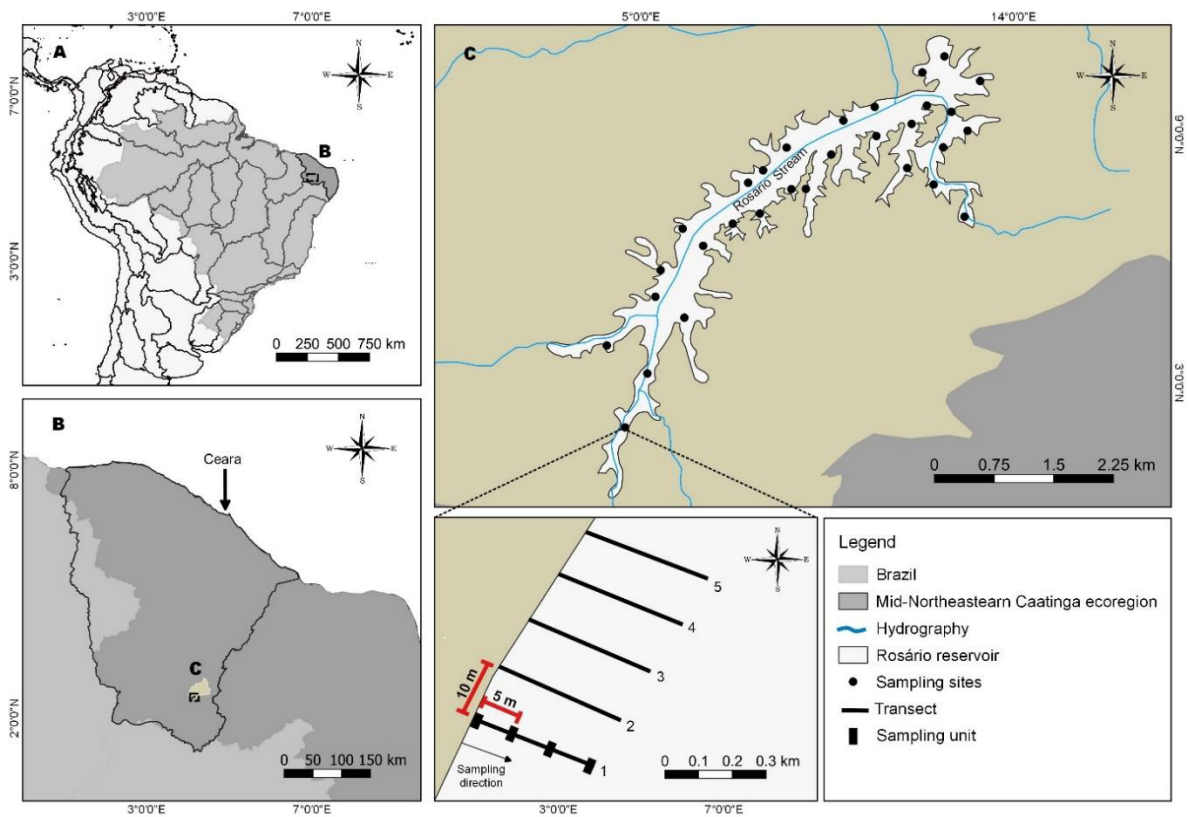


Fig. 1 Representação da amostragem dos espécimes. (A) Ecorregiões hidrográficas da América do Sul segundo Albert & Reis (2011), destacando o Brasil e a ecorregião “Mid-Northeastern Caatinga”. (B) Localização do Reservatório do Rosário, no estado do Ceará. (C) Mapa do Reservatório do Rosário e distribuição das áreas de amostragem, incluindo uma perspectiva ampliada das unidades amostrais. Os mapas foram criados usando o software QGIS 3.8 (QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>).

3.2.3 Quantificação da complexidade estrutural dos bancos de macrófitas aquáticas

Para examinar a composição e a variação da estrutura do habitat oferecido pelas assembleias de macrófitas aquáticas, aplicamos o método de pontos (Yarranton, 1966). Esse método é indicado para o estudo de comunidades herbáceas de pequenas áreas, com benefícios como rapidez, menor perturbação na vegetação e redução da influência do método em amostragens sazonais (Levy & Madden, 1933; Goodall, 1952; Mantovani & Martins, 1990). Dentre as variantes do método, utilizamos um amostrador com uma estrutura de metal retrátil, acoplada a um cano de PVC com níveis de bolha horizontal e vertical, para manter a estrutura de metal perpendicular ao solo e evitar a superestimação das espécies (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Para tocar a vegetação, foi usada uma agulha isolada na posição vertical com 0,5 mm de

diâmetro, semelhante ao método usado por (Tabosa et al., 2012). O uso de agulhas ou estruturas de maior diâmetro pode superestimar os dados, sendo recomendado o uso de agulhas de menor diâmetro possível (Goodall, 1952). Em cada ponto, além de anotar todas as espécies presentes, registramos o número do ponto, a espécie tocada pela agulha e o número de toques por espécie.

Para cada transecto, calculamos a soma da Frequência Absoluta (FAi) e o Vigor Absoluto (VAi) de cada espécie de macrófita aquática. A FAi corresponde à porcentagem de cobertura de cada espécie na amostra (Levy & Madden, 1933). O VAI é a frequência relativa de cada espécie na amostra (Levy & Madden, 1933). Este resultado indica a estratificação e/ou cobertura vertical de cada uma das espécies, ligada à sua forma de crescimento e ramificação (Levy & Madden, 1933; Matteucci & Colma, 1982; Mantovani & Martins, 1990). A soma dos dados de FAi e VAI foi empregada para calcular o Índice de Cobertura (ICi), que indica a dominância de uma determinada espécie na comunidade (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974; Matteucci & Colma, 1982; Mantovani & Martins, 1990). Os pontos de amostragem foram escolhidos para englobar um gradiente de complexidade estrutural e uma sucessão de espécies de macrófitas.

As macrófitas aquáticas foram classificadas de acordo com as formas de crescimento propostas por (Sculthorpe, 1967) em hidrófitas enraizadas emergentes ou emersas (**A1**), hidrófitas aquáticas enraizadas com folhas flutuantes (**A2**), hidrófitas enraizadas submersas (**A3**) e hidrófitas flutuantes livres (**B**). As pontuações do ICi foram distribuídas nas seguintes classes para indicar a dominância das espécies: dominantes ($ICi \geq 50$), comuns ($ICi < 50$) e raras ($ICi \leq 10$).

3.2.4 Coleta e processamento de amostras biológicas

Os camarões foram coletados em meio à vegetação litorânea do reservatório, através de coletas diurnas, com o uso de peneiras (diâmetro 50 cm; malha entre nós 2 mm) por toda extensão de cada transecto. O esforço de captura consistiu em dois pesquisadores em uma área de 4 m² durante 5 minutos para cada réplica do transecto. O deslocamento foi do interior do reservatório em direção à margem. Após o término da busca ativa para cada réplica amostral, 15 m distante da margem, os pesquisadores aguardaram um período de 20 minutos fora da água, a fim de minimizar a eventual perturbação causada pela amostragem anterior sobre as capturas seguintes. Os animais coletados foram acondicionados em caixa térmica com gelo picado, crioanestesiados e, subsequentemente, preservados em álcool etílico 70%. Posteriormente, foram identificados e depositados na coleção do Laboratório de Crustáceos do Semiárido da Universidade Regional do Cariri (LACRUSE/URCA).

Em laboratório, os espécimes foram identificados com o auxílio de chaves dicotômicas e artigos especializados (Holthuis, 1952; García Dávila & Magalhães, 2003; Melo, G, A, 2003; Vera-Silva et al., 2017). Após a identificação em nível de espécie, os camarões foram sexados em um microscópio estereoscópico por meio de observação da presença/ausência do apêndice masculino localizado no segundo par de pleópodes. As fêmeas ovígeras foram identificadas pela presença de ovos aderidos aos pleópodes. Os espécimes foram mensurados quanto ao comprimento do cefalotórax (CC), definido neste estudo como o intervalo entre o ângulo pós-orbital e a margem posterior dorsal da carapaça, com o uso de um paquímetro digital com precisão de 0,1 mm. Os indivíduos menores do que o menor macho encontrado no período de estudo foram considerados juvenis indefinidos.

Exemplares das espécies de macrófitas em cada área amostral foram coletadas manualmente, processadas e elaboradas exsiccatas para posterior catalogação no Herbário Prisco Bezerra (EAC /UFC). A identificação taxonômica foi realizada utilizando a literatura especializada (Cook, 1996).

3.2.5 Análises estatísticas

Para testar a hipótese de variação dos ICis das espécies de macrófitas entre os períodos seco e chuvoso, realizamos uma análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA), com 10.000 permutações. Em seguida, usamos a análise de componentes principais (ACP) para verificar se houve agrupamentos em relação aos valores dos ICis das macrófitas aquáticas entre as áreas do reservatório, considerando os componentes principais (PCs) que apresentaram uma explicação cumulativa de pelo menos 70% da variação total. Na análise da composição das macrófitas, foram excluídas as espécies raras com $ICi \text{ médio} \leq 10$ das análises inferenciais.

Os atributos ecológicos das duas espécies de palaemonídeos foram analisados através de medidas de abundância absoluta (número de indivíduos) e relativa. Os dados absolutos foram avaliados por um teste de qui-quadrado (Zar 2010), testando a hipótese de abundâncias iguais para cada espécie em cada período. Realizamos a técnica de regressão multivariada Partial Least Squares (PLS) para relacionar a matriz dependente (composta pela abundância de machos, fêmeas, fêmeas ovígeras e juvenis de *M. amazonicum* e *M. jelskii*) à matriz independente (composta pelo ICis das macrófitas nas 30 áreas do reservatório). Entre suas vantagens, a regressão PLS permite construir modelos com elevado número de variáveis independentes e/ou variáveis de resposta, mesmo com poucas amostras ou observações (Höskuldsson, 1988). Além

disso, permite analisar sistemas representados por variáveis altamente correlacionadas, sendo capaz de eliminar os efeitos de colinearidade dessas variáveis (Abdi, 2010). A regressão PLS produz o cálculo das variáveis importantes na projeção (VIP), que determina a contribuição de cada medida no conjunto de dados e permite identificar quais são os valores dos ICis das macrófitas mais relevantes na abundância, distribuição e estrutura populacional de *M. amazonicum* e *M. jelskii*. Os valores de VIP foram utilizados conforme (Vale et al., 2017) e (Ferreira et al., 2019), onde variáveis com $VIP < 0,8$ foram consideradas não relevantes para o modelo, variáveis com VIP entre 0,8 e 1 foram consideradas relevantes, e variáveis com $VIP > 1$ foram consideradas muito relevantes para o modelo.

As análises foram realizadas usando o software R (R Development Core Team, 2019) e os pacotes “vegan” para a realização da ACP (Oksanen et al., 2019) e “plsdepot” para a PLS (Sanchez, 2012).

3.3 Resultados

3.3.1 Quantificação da complexidade estrutural dos bancos de macrófitas aquáticas

Durante o período de estudo, foram encontrados 10 táxons de macrófitas aquáticas, sendo que oito deles foram observados simultaneamente durante os períodos seco e chuvoso (Tabela 1). As macrófitas classificadas como hidrófitas enraizadas emergentes ou emersas (**A1**) foram: Asteraceae, *Cleome spinosa* Jacq., *Ipomoea* sp., Poaceae e *Polygonum ferrugineum* Wedd. A espécie *Nymphoides indica* (L.) Kuntze foi classificada como hidrófita aquática enraizada com folhas flutuantes (**A2**); *Egeria densa* Planch como hidrófita enraizada submersa (**A3**); e as espécies *Salvinia auriculata* Aubl, *Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara e *Utricularia foliosa* L. como hidrófitas flutuantes livres (**B**).

Tabela 1 Macrófitas amostradas no reservatório do Rosário no período seco e chuvoso (outubro/2016 a setembro/2017). Formas de vida (LF) de acordo com Sculthorpe (1967): Hidrófitas enraizadas emergentes ou emersas (A1), enraizadas com folhas flutuantes (A2), enraizadas submersas (A3) e flutuantes livres (B).

Família Espécies	Abreviação	Formas de vida	Período	
			Seco	Chuvoso
Asteraceae	Astera	A1	X	X
<i>Cleome spinosa</i>	Clespi	A1		X
<i>Egeria densa</i>	Egeden	A3	X	
<i>Ipomoea</i> sp.	Ipomoe	A1	X	X
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	Ludhel	B	X	X
<i>Nymphoides indica</i>	Nymind	A2	X	X
Poaceae	Poacea	A1	X	X
<i>Polygonum ferrugineum</i>	Polfer	A1	X	X
<i>Salvinia auriculata</i>	Salaur	B	X	X
<i>Utricularia foliosa</i>	Utrfol	B	X	X

Polygonum ferrugineum (Polfer) exibiu maior dominância em termos de cobertura (horizontal e vertical) em 19 locais de amostragem. Igualmente, *Ipomoea* sp. (Ipomoe), *Utricularia foliosa* (Utrfol) e *Nymphoides indica* (Nymind) exibiram dominância em 15, 10 e 7 locais de amostragem, respectivamente. Outras espécies apresentaram dominâncias esporádicas como *Egeria densa* (Egeden) e *Salvinia auriculata* (Salaur). Um total de quatro espécies de plantas foram consideradas inconsistentes (ICi médio ≤ 10), sendo elas Asteraceae (Astera), *Cleome spinosa* (Clespi), *Ludwigia helminthorrhiza* (Ludhel) e Poaceae (Poacea). Além disso, os ICis da vegetação não diferiram significativamente entre os períodos seco e chuvoso ($df = 1$; $F = 1,071$; $R^2 = 0,03$; $P = 0,34$), indicando que o ciclo sazonal não alterou a estrutura das assembleias de macrófitas aquáticas. Os dados adicionais sobre os Índices de Cobertura (ICis) das macrófitas, com suas áreas de amostragem em diferentes períodos sazonais, podem ser encontrados na tabela suplementar (Recurso Online 1).

A análise de componentes principais (ACP) explicou 74% da variação total dos dados nos três primeiros componentes principais (PC1 = 34,80%; PC2 = 20,41%; PC3 = 18,79%). A análise mostrou associações relevantes entre os ICis dos bancos de macrófitas e as áreas de amostragem (Tabela 2; Fig. 2a, b). Na ordenação espacial dos PCs 1 e 2, identificamos três agrupamentos distintos (Fig. 2a). O PC1 foi influenciado principalmente pelos ICis de *Ipomoea* e Polfer, indicando uma forte associação positiva dessas macrófitas na caracterização das áreas agrupadas (Tabela 2). Observamos um agrupamento de quatro áreas no eixo negativo do PC2

(Fig. 2a), influenciado pela maior carga de variação dos ICis de Salaur e Egeden (Tabela 3). Os PCs 1 e 3 também apresentaram um padrão de agrupamento influenciado pelas maiores cargas de variação dos ICis de Ipomoe e Polfer, indicando que essas macrófitas foram dominantes na caracterização dos bancos de macrófitas ao longo do estudo.

Tabela 2 Resultados da Análise de Componentes Principais das mudanças estruturais das assembleias pela variação do índice de cobertura (ICi) amostradas nos períodos seco e chuvoso em diferentes áreas do Reservatório do Rosário, no estado do Ceará, Brasil. PC, Componente Principal; Egeden, *Egeria densa*; Ipomoe, *Ipomoea* sp.; Nymind, *Nymphoides indica*; Polfer, *Polygonum ferrugineum*; Salaur, *Salvinia auriculata* e Utrfol, *Utricularia foliosa*; *Variáveis explicativas.

PCs	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Autovalores	2.088	1.225	1.127	0.955	0.444	0.161
Proporção explicada (%)	0.348	0.204	0.188	0.159	0.074	0.027
Proporção cumulativa (%)	0.348	0.552	0.740	0.899	0.973	1.000
<i>Variáveis</i>						
Egeden	0.201	-0.709*	0.177	0.413	0.467	0.195
Ipomoe	-0.582*	0.013	-0.204	0.398	-0.266	0.625
Nymind	0.482	0.022	0.335	0.435	-0.682	-0.009
Polfer	0.588*	0.195	-0.268	-0.276	0.106	0.676
Salaur	0.043	-0.628*	-0.545	-0.301	-0.448	-0.125
Utrfol	-0.203	-0.254	0.668*	-0.562	-0.185	0.314

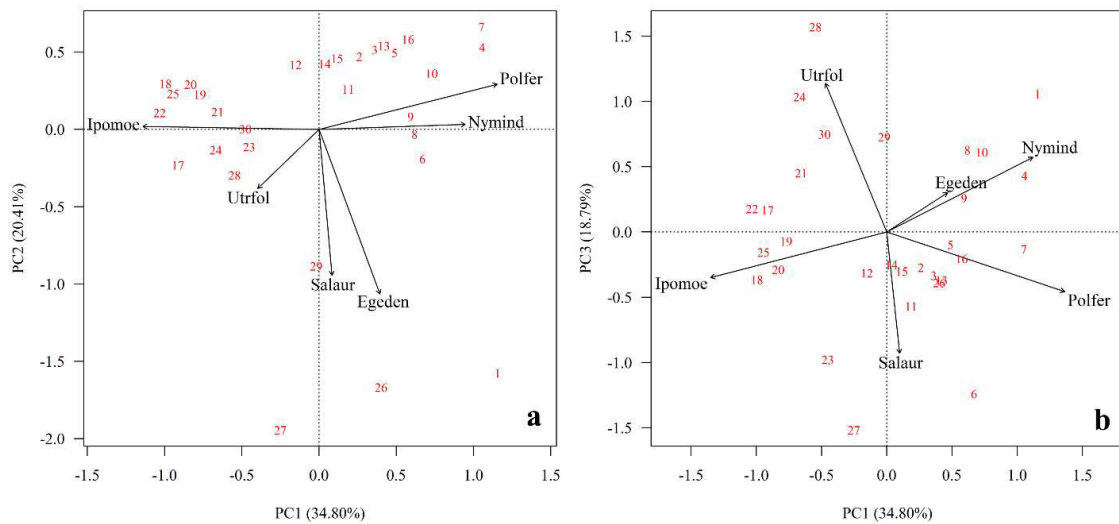


Fig. 2 Biplots da análise de componentes principais: PC1 vs. PC2 (a) e PC1 vs. PC3 (b) da relação dos ICis das macrófitas aquáticas e as 30 áreas de amostragem no reservatório do Rosário, estado do Ceará, Brasil. Egeden, *Egeria densa*; Ipomoc, *Ipomoea* sp.; Nymind, *Nymphoides indica*; Polfer, *Polygonum ferrugineum*; Salaur, *Salvinia auriculata* e Utrfol, *Utricularia foliosa*.

3.3.2 Relação entre a complexidade estrutural das macrófitas e a distribuição, abundância e estrutura populacional dos camarões

Foram capturados um total de 5.241 indivíduos ao longo dos dois períodos de amostragens, dos quais 4.304 (82,12%) foram da espécie *M. amazonicum* e 937 (17,88%) da espécie *M. jelskii* (qui-quadrado = 2163,1, $p < 0,05$). No período seco, ambas as espécies foram mais abundantes em comparação com o período chuvoso. *Macrobrachium amazonicum* foi mais abundante que *M. jelskii* em ambos os períodos (período seco: *M. amazonicum* $n=2.325$ (76,71%) e *M. jelskii* $n=706$ (23,29%); período chuvoso, *M. amazonicum* $n=1.979$ (89,55%), e *M. jelskii*, $n=231$ (10,45%)).

Tabela 3 Valores de abundância total e relativa de *Macrobrachium amazonicum* (M. a) e *Macrobrachium jelskii* (M. j) nas áreas amostradas no período seco no reservatório do Rosário de outubro/2016 a setembro/2017. (M– Machos, F– Fêmeas, Fo- Fêmeas ovígeras e J- Juvenis).

Áreas	Período seco																Total	
	Machos				Fêmeas								Juvenis					
	MM.j	%	MM.a	%	FM.j	%	OvM.j	%	FM.a	%	OvM.a	%	JMj	%	JMa	%	N	%
01	91	3,00	593	19,56	60	1,98	2	0,1	362	11,95	26	0,86	164	5,4	201	6,63	1499	49,5
02	0	0	29	0,96	0	0	0	0	3	0,10	0	0	0	0	1	0,03	33	1,09
03	2	0,07	175	5,77	0	0	0	0	30	0,99	22	0,73	7	0,23	90	2,97	326	10,8
04	10	0,33	151	4,99	6	0,20	1	0,03	64	2,11	5	0,16	10	0,33	114	3,76	361	11,9
05	0	0	13	0,43	0	0	0	0	14	0,46	0	0	1	0,03	14	0,46	42	1,38
21	1	0,03	28	0,93	1	0,03	0	0	17	0,56	0	0	0	0	9	0,30	56	1,85
22	0	0	13	0,43	1	0,03	0	0	16	0,53	0	0	2	0,1	22	0,73	54	1,79
23	0	0	41	1,35	0	0	0	0	34	1,12	2	0,1	0	0	35	1,15	112	3,69
24	4	0,13	7	0,23	2	0,1	0	0	9	0,30	0	0	0	0	0	0	22	0,73
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	58	1,91	29	0,96	31	1,02	22	0,73	8	0,26	3	0,10	14	0,46	0	0	165	5,44
27	11	0,37	65	2,14	11	0,37	1	0,03	14	0,46	4	0,13	0	0	0	0	106	3,50
28	12	0,40	15	0,49	8	0,26	0	0	6	0,20	0	0	1	0,03	0	0	42	1,38
29	47	1,55	18	0,59	61	2,01	2	0,1	3	0,10	0	0	19	0,63	1	0,03	151	4,98
30	24	0,79	14	0,46	19	0,63	0	0	4	0,13	1	0,03	0	0	0	0	62	2,04
Total	260	8,58	1191	39,29	200	6,60	28	0,93	584	19,27	63	2,08	218	7,20	487	16,06	3031	100

Tabela 4 Valores de abundância total e relativa de *Macrobrachium amazonicum* (M. a) e *Macrobrachium jelskii* (M. j) nas áreas amostradas no período chuvoso no reservatório do Rosário de outubro/2016 a setembro/2017. (M– Machos, F– Fêmeas, Fo- Fêmeas ovígeras e J- Juvenis).

Áreas	Período chuvoso																Total	
	Machos				Fêmeas								Juvenis					
	MM.j	%	MM.a	%	FM.j	%	OvM.j	%	FM.a	%	OvM.a	%	JMj	%	JMa	%	N	%
06	6	0,27	47	2,12	3	0,14	0	0	44	1,99	1	0,1	8	0,36	70	3,17	179	8,10
07	7	0,31	41	1,85	4	0,2	0	0	21	0,95	1	0,1	7	0,31	85	3,84	166	7,49
08	0	0	16	0,72	0	0	0	0	9	0,41	0	0	10	0,45	28	1,26	63	2,84
09	5	0,23	9	0,41	0	0	0	0	8	0,36	0	0	3	0,14	20	0,90	45	2,04
10	1	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0,14	0	0	4	0,19
11	3	0,14	20	0,90	2	0,09	0	0	10	0,45	7	0,31	1	0,1	0	0	43	1,94
12	1	0,05	37	1,67	0	0	0	0	19	0,86	4	0,2	3	0,14	22	1,00	86	3,90
13	1	0,05	15	0,68	3	0,14	0	0	9	0,41	2	0,09	4	0,2	6	0,27	40	1,82
14	0	0	8	0,36	0	0	0	0	8	0,36	3	0,14	0	0	20	0,90	39	1,76
15	0	0	18	0,81	0	0	0	0	11	0,50	1	0,1	0	0	8	0,36	38	1,72
16	76	3,43	186	8,41	60	2,71	0	0	100	4,52	3	0,14	0	0	673	30,45	1098	49,66
17	2	0,09	51	2,31	2	0,09	0	0	44	1,99	3	0,14	6	0,27	46	2,08	154	6,97
18	1	0,05	71	3,21	5	0,23	0	0	74	3,35	3	0,14	0	0	2	0,09	156	7,07
19	1	0,05	1	0,05	2	0,09	0	0	5	0,23	0	0	0	0	0	0	9	0,42
20	0	0	15	0,68	0	0	0	0	63	2,85	1	0,1	1	0,1	10	0,45	90	4,08
Total	104	4,72	535	24,18	81	3,67	0	0	425	19,23	29	1,34	46	2,1	990	44,77	2210	100

A regressão PLS para macrófitas vs. *M. amazonicum* (Tabela 5a; Fig. 3a) mostrou que os dois primeiros fatores representaram 50,04% da variação dos dados de *M. amazonicum*. A macrófita Egeden foi classificada como muito relevante para ambos os fatores (Tabela 5a), apresentando correlação positiva mais elevada, em ordem decrescente, com as variáveis fêmeas, machos, fêmeas ovígeras e juvenis (Fig. 3a). Além disso, Nymind também foi classificada como muito relevante, com maior correlação positiva, em ordem decrescente, com as variáveis machos, fêmeas, fêmeas ovígeras e juvenis. Portanto, os respectivos VIPs indicam que os ICis das macrófitas Egeden e Nymind foram altamente relevantes nas suas contribuições para a abundância, distribuição e estrutura populacional de *M. amazonicum*.

Na regressão PLS para macrófitas vs. *M. jelskii* (Tabela 5b; Fig. 3b), os dois primeiros fatores PLS representaram 54,98% da variação dos dados de *M. jelskii*. A macrófita Egeden apresentou contribuintes muito relevantes, estando também positivamente correlacionada, em ordem decrescente, as variáveis juvenis, machos, fêmeas e fêmeas ovígeras (Tabela 5b). Além disso, a macrófita Nymind mostrou contribuintes relevantes, estando também positivamente correlacionada, em ordem decrescente, com as variáveis juvenis, machos e fêmeas e menos associada às fêmeas ovígeras em comparação aos outros grupos intrapopulacionais de *M. jelskii*. Os respectivos VIPs dos ICis da macrófita Egeden revelaram uma contribuição muito relevante para a abundância, distribuição e estrutura populacional de *M. jelskii*, enquanto Nymind teve contribuição relevante.

Tabela 5 Resultados da regressão Partial Least Square (PLS) analisando a correlação entre macrófitas vs. *Macrobrachium amazonicum* (a) e macrófitas vs. *Macrobrachium jelskii* (b). Egeden, *Egeria densa*; Ipomoe, *Ipomoea* sp.; Nymind, *Nymphoides indica*; Polfer, *Polygonum ferrugineum*; Salaur, *Salvinia auriculata*; Utrfol, *Utricularia foliosa*; VIP, Variáveis Importantes na Projeção em cada eixo; PLSw, Pesos das variáveis em cada eixo; (M– Machos, F– Fêmeas, Fo– Fêmeas ovígeras, e J– Juvenis) para *M. amazonicum* (Ma) e *M. jelskii* (Mj). Os valores em negrito sublinhado são para as variáveis de contribuição muito relevante; os valores em negrito são para as variáveis de contribuição relevante.

a) Macrófitas vs. <i>M. amazonicum</i>								
Variáveis	M _{Ma}	F _{Ma}	Fo _{Ma}	J _{Ma}	VIP1	VIP2	PLSw1	PLSw2
Egeden	0.647	0.675	0.494	0.135	<u>1.80</u>	<u>1.69</u>	0.734	0.380
Ipomoe	-0.023	0.024	-0.024	-0.106	0.48	0.66	-0.196	0.498
Nymind	0.351	0.324	0.274	0.164	<u>1.35</u>	<u>1.26</u>	0.552	-0.251
Polfer	-0.118	-0.184	-0.082	0.105	0.21	0.73	0.084	-0.722

Salaur	-0.101	-0.114	-0.076	-0.003	0.21	0.24	-0.084	-0.151
Utrfol	-0.246	-0.245	-0.190	-0.077	0.79	0.72	-0.322	-0.017

b) Macrófitas vs. *M. jelskii*

Variáveis	MMj	FMj	FoMj	JMj	VIP1	VIP2	PLSw1	PLSw2
Egeden	0.591	0.550	0.170	0.727	<u>2.17</u>	<u>2.00</u>	0.885	0.155
Ipomoe	-0.128	-0.101	-0.184	-0.065	0.60	0.62	-0.244	0.306
Nymind	0.257	0.247	0.008	0.357	0.88	0.84	0.361	0.219
Polfer	0.029	0.004	0.191	-0.079	0.27	0.47	0.109	-0.415
Salaur	-0.009	-0.049	0.328	-0.217	0.26	0.78	0.106	-0.766
Utrfol	0.008	-0.007	0.121	-0.064	0.13	0.29	0.055	-0.273

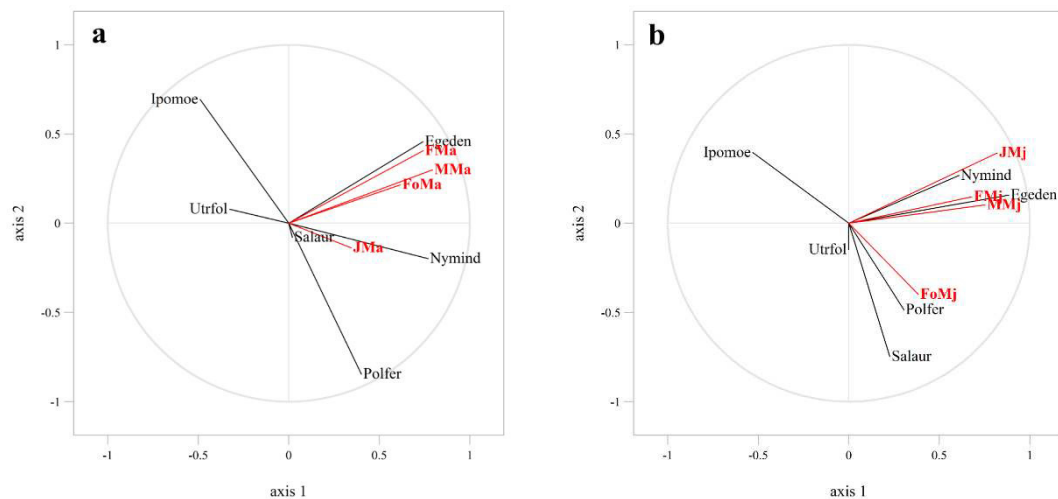


Fig. 3 Plots da regressão *Partial Least Square* (PLS) analisando a correlação entre macrófitas vs. *Macrobrachium amazonicum* (a) e macrófitas vs. *Macrobrachium jelskii* (b). Egeden, *Egeria densa*; Ipomoe, *Ipomoea* sp.; Nymind, *Nymphoides indica*; Polfer, *Polygonum ferrugineum*; Salaur, *Salvinia auriculata*; Utrfol, *Utricularia foliosa*; (M– Machos, F– Fêmeas, Fo– Fêmeas ovíferas, e J– Juvenis) para *M. amazonicum* (Ma) e *M. jelskii* (Mj).

3.4 Discussão

Nossos resultados demonstraram que as mudanças sazonais abióticas modificam as assembleias de macrófitas aquáticas e, conseqüentemente, podem induzir mudanças nas populações de camarões à medida que a estrutura do habitat fornecido pelas plantas é alterada.

Nossa hipótese inicial era que áreas com bancos de macrófitas compostos por plantas dominantes com arquitetura simples, em meio a um estande de vegetação composta por diferentes formas de vida, suportariam maior abundância de camarões. No entanto, observamos maior abundância de *M. amazonicum* e *M. jelskii* em áreas com a presença de bancos de macrófitas compostos por plantas de arquitetura simples com formas de vida semelhantes, o que contraria nossa hipótese. No geral, as duas espécies de camarões apresentaram maiores abundâncias no período seco. Além disso, as macrófitas *E. densa* e *N. indica* foram apontadas como as espécies mais importantes para a distribuição e estrutura populacional de *M. amazonicum* e *M. jelskii* no Reservatório do Rosário.

3.4.1 Estrutura das assembleias de macrófitas vs. variação sazonal

Em ambientes sazonais, o nível e a frequência da oscilação hidrológica determinam a estruturação da comunidade de macrófitas aquáticas (Van Der Valk, 2005; Maltchik et al., 2007). No nosso estudo, o índice de cobertura das assembleias de macrófitas aquáticas não apresentou diferença significativa entre os períodos seco e chuvoso. Isso indica que as flutuações do nível d'água podem não ter sido suficientes para modificar toda a estrutura das assembleias de macrófitas no reservatório do Rosário. De fato, observamos que a composição das assembleias de plantas foi alterada apenas pelo aparecimento de espécies esporádicas (*Egeria densa* e *Salvinia auriculata*) durante o ciclo sazonal. Essas espécies são consideradas oportunistas em diversos ambientes aquáticos continentais, ou seja, possuem maior habilidade de aproveitamento de luz, água e nutrientes, além de alta produção de sementes e mecanismos para disseminá-las (Pott & Pott, 2000; Verhofstad & Bakker, 2019).

As formas de vida das macrófitas respondem de forma diferente às mudanças ambientais (Schneider et al., 2018). Além disso, elas podem usar os recursos (por exemplo, luz e nutrientes) de maneiras específicas (De Moura et al., 2011; Alahuhta & Heino, 2013; Trindade et al., 2018). No reservatório do Rosário, observamos uma maior dominância de formas de vida enraizadas emergentes (*Ipomoea* sp. e *Polygonum ferrugineum*) compondo os bancos de macrófitas em todo o período de estudo. Normalmente, as espécies de macrófitas emergentes são influenciadas pela disponibilidade de luz somente no estágio inicial de desenvolvimento e obtêm nutrientes dos sedimentos, sendo menos dependentes da qualidade da água do que outras formas de vida (Lacoul & Freedman, 2006; Akasaka et al., 2010). Essas formas de vida tendem a ser mais tolerantes à profundidade da água ao longo de gradientes ambientais, pois têm acesso direto à luz, bem como a nutrientes do sedimento. Isso pode explicar a presença de bancos de macrófitas

compostos por formas de vida enraizadas emergentes (*Asteraceae*, *Cleome spinosa*, *Ipomoea* sp., Poaceae e *Polygonum ferrugineum*) e flutuantes livres (*Salvinia auriculata* e *Utricularia foliosa*) no período chuvoso, quando parte da área que ocupavam ficou praticamente submersa. Sabe-se que conforme a profundidade aumenta na coluna d'água, a quantidade de luz disponível para apoiar a fotossíntese diminui. Logo, águas mais profundas tendem a suportar espécies de flutuação livre que possuem a vantagem de captar a luz diretamente da superfície, porém são mais dependentes da disponibilidade de nutrientes na coluna d'água (Lacoul & Freedman, 2006; Giblin et al., 2014).

Com relação à variação dos fatores abióticos da água no reservatório do Rosário, foi evidente o aumento da profundidade, condutividade elétrica e concentração de sólidos totais dissolvidos nesse mesmo período (De Lucena et al., 2020). Esses fatores são altamente inter-relacionados, pois a profundidade exerce influência na distribuição das plantas devido à atenuação exponencial da luz, que também é afetada pela cor da água e da quantidade de matéria em suspensão (Lacoul & Freedman, 2006). A junção de uma maior profundidade e disponibilidade de nutrientes no período chuvoso, poderia ter favorecido a estruturação dessas formas de vida ao longo desse período. É importante ressaltar que, em épocas de chuva o volume de água aumenta e as plantas da margem são incorporadas temporariamente à área alagada. Portanto, é provável que a alta participação das espécies de macrófitas com formas enraizadas emergentes seja atribuída as suas adaptações morfológicas a flutuações intermitentes no nível de água, que lhes permitem sobreviver na *interface* aquático-terrestre (Henry-Silva et al., 2010; Sabino et al., 2015; de Moura Júnior et al., 2016).

3.4.2 Estrutura das assembleias de macrófitas vs. abundância

No reservatório do Rosário, a abundância dos camarões *M. amazonicum* e *M. jelskii* associados as macrófitas foram maiores durante o período seco, ao invés do período chuvoso. Esse resultado pode estar relacionado a um menor risco de predação no ambiente formado entre as macrófitas. No nosso estudo, não foram consideradas as relações intraespecíficas e reprodutivas, mas sabemos que provavelmente elas também influenciam na abundância, distribuição e estrutura populacional de *M. amazonicum* e *M. jelskii* no Reservatório do Rosário.

Durante o período seco, a serapilheira de macrófitas foi rapidamente decomposta aerobicamente (I. C. De Lucena comunicação pessoal). Isso pode ter gerado *habitats* mais ricos em recursos alimentares para *M. amazonicum* e *M. jelskii*. A decomposição de macrófitas gera matéria orgânica dissolvida e particulada, fornecendo nutrientes que aumentam o crescimento

do fitoplâncton (Flor-Arnau et al., 2013; Lu et al., 2018). Esse processo pode afetar indiretamente os camarões através da influência positiva nos produtores primários e pode explicar a maior abundância das espécies no período seco. Além disso, no período seco, o menor volume de água e a maior restrição do ambiente proporcionaram um maior agrupamento de macrófitas, que podem ter interferido fisicamente na velocidade de natação dos predadores em potencial, como os peixes.

Nos reservatórios do Nordeste do Brasil, espécies de peixes como *Cichla monoculus* (Spix and Agassiz, 1831), *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) e *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) têm uma dieta baseada no consumo de camarão do gênero *Macrobrachium*, caracterizando-os como carcinófagos (da Silva et al., 2010; Gurgel-Lourenço et al., 2015; De Oliveira et al., 2018). Em ambientes influenciados pela hidrologia sazonal, peixes apresentam diversas respostas tróficas, refletindo o *habitat* e o rastreamento de recursos disponíveis (McMeans et al., 2019). Isso é consistente com o observado no reservatório de Santa Cruz (Rio Grande do Norte), onde houve uma diminuição no consumo de camarões pela espécie *P. squamosissimus* e um aumento na contribuição de peixes e insetos nos períodos de menor precipitação (Oliveira et al., 2018).

No período chuvoso, a estrutura física mais aberta proporcionada pela dominância de macrófitas emergentes (por exemplo, presença de lacunas, conexão entre essas lacunas), somada a dispersão e saída dos camarões de seus refúgios, relativas ao aumento do volume de água, podem ter favorecido as atividades de forrageamento dos peixes consumidores de camarões no reservatório do Rosário. (Grenouillet et al., 2002) mostraram que o arranjo espacial mais complexo de macrófitas reduz as taxas de alimentação de peixes juvenis, devido à interferência física das plantas. Macrófitas com maior complexidade morfológica, como as altamente ramificadas com folhas compostas, fornecem mais recursos alimentares e refúgio contra a predação em comparação com plantas menos complexas (Lucena-Moya & Duggan, 2011; Walker et al., 2013; Choi et al., 2014).

A estrutura espacial das macrófitas emergentes é geralmente considerada simples em comparação com outras formas de vida (Debastiani-Júnior et al., 2016; Pettit et al., 2016). A redução significativa na abundância de *M. amazonicum* e *M. jelskii* na vegetação de macrófitas enraizadas emergentes durante o período chuvoso indica a dependência dos camarões pela complexidade estrutural fornecida pelas macrófitas como refúgio da predação.

A colonização de diferentes espécies de macrófitas com diferentes formas de vida gera estruturas de *micro-habitats* mais complexas na água (Gebrehiwot et al., 2017). No entanto, nossa hipótese de que a abundância das duas espécies de camarões seria maior em bancos de

macrófitas compostos por plantas dominantes com arquitetura simples em meio a um estande de vegetação composta por diferentes formas de vida, não foi corroborada. Em ecossistemas de água doce na Coreia do Sul, bancos de macrófitas compostos por diferentes formas de vida suportaram uma alta abundância e diversidade de espécies de zooplâncton (Choi et al., 2014). Nosso estudo, no entanto, aponta contextos em que houve maior abundância dos camarões em áreas com a presença de bancos de macrófitas compostos por plantas dominantes de arquitetura simples com formas de vida semelhantes. Essa discrepância pode ser explicada pela diferença na sobreposição espacial das diferentes formas de vida de macrófitas, que no reservatório do Rosário, parece ser limitada.

Por exemplo, no período seco, um total de 33 camarões foram registrados na área 02, composta apenas pela macrófita *P. ferrugineum* (ICi= 125), enquanto na área 03, também composta pela macrófita *P. ferrugineum* (ICi= 152), o número foi de 326 indivíduos. Isso indica que, por mais que os bancos de macrófitas compostos por formas de vida distintas sejam considerados mais complexos visualmente, as diferentes formas de vida podem não se sobrepor espacialmente no reservatório do Rosário. Na região semiárida do Nordeste do Brasil, as assembleias de macrófitas aquáticas tendem a apresentar espécies dominantes com formas de vida distintas, o que permite interações com menor sobreposição espacial, favorecendo a coexistência (Tabosa et al., 2012). Entre as macrófitas emergentes, constatou-se que o número de crustáceos planctônicos aumenta com a densidade das plantas (Gebrehiwot et al., 2017). A densidade das macrófitas pode fornecer maior sombra e proteção, criando um ambiente favorável para a proliferação de camarões.

Da mesma forma, a complexidade estrutural do *habitat* no reservatório do Rosário durante o período seco pode depender mais do alinhamento dessas macrófitas em termos do grau em que as hastes estão no plano vertical ou horizontal, do que do tipo estrutural da planta. Assim, o maior ICi de *P. ferruginem* relatado na área 03 reflete uma maior densidade de caule, que pode ter criado um ambiente altamente sombreado, maior abrigo e, portanto, pode explicar as diferenças de abundâncias observadas em *M amazonicum* e *M. jelskii*.

3.4.3 O papel da complexidade estrutural do habitat no uso e estruturação das populações de camarões

Durante o período seco, povoamentos da macrófita submersa *E. densa* foram encontrados em três pontos de amostragem no reservatório do Rosário. A regressão PLS demonstrou uma relação significativa entre essa macrófita e a abundância intrapopulacional de

M. amazonicum e *M. jelskii*. Macrófitas submersas são fundamentais para o funcionamento de ecossistemas de água doce, contribuindo para a saúde e integridade ecológica (Hilt et al., 2018; Janssen et al., 2020). Sua alta complexidade estrutural está frequentemente associada à maior diversidade e abundância de espécies, proporcionando *habitat* para a maioria dos grupos de organismos aquáticos (Hilt et al., 2017; Bolduc et al., 2020). A arquitetura complexa de *E. densa* cria um "fundo falso" que fornece abrigo estrutural para os camarões, protegendo-os contra predação por peixes.

Os resultados indicam um possível mecanismo que permite a coexistência entre *M. amazonicum* e *M. jelskii* no mesmo *micro-habitat*. A macrófita submersa *E. densa* foi mais relevante, em ordem decrescente, para as fêmeas, machos, fêmeas ovígeras e juvenis de *M. amazonicum*. Em contrapartida, *E. densa* foi positivamente correlacionada, em ordem decrescente, aos juvenis, machos, fêmeas e fêmeas ovígeras de *M. jelskii*. Em geral, a competição de interferência ocorre entre espécies com características ecológicas semelhantes, onde os indivíduos de espécies dominantes limitam o acesso a recursos pelos indivíduos de espécies menos comuns (Gherardi & Cioni, 2004; Baumart et al., 2015). Nesse contexto, as hierarquias de dominância em decápodes de água doce resumem-se à capacidade diferencial de competir pela aquisição de alimentos ou pela ocupação de um abrigo (Gherardi & Cioni, 2004). Estudos com *Macrobrachium rosenbergii* sugerem que os camarões fêmeas são menos agressivos e menos territoriais, não estabelecendo hierarquia morfotípica (Malecha, 2012; Levy et al., 2017). Assim, as fêmeas e fêmeas ovígeras de ambas as espécies encontradas nos bancos de macrófitas *E. densa* no reservatório do Rosário, provavelmente conseguem compartilhar os mesmos recursos com os demais grupos intrapopulacionais.

Apesar dos machos adultos de *M. amazonicum* serem frequentemente considerados territoriais (Moraes-Riodades & Valenti, 2004; Pantaleão et al., 2014), no reservatório do Rosário, eles pareceram tolerar melhor a presença de juvenis de *M. jelskii* dividindo o *micro-habitat* formado por *E. densa*. Em um experimento com juvenis de *M. rosenbergii*, foi relatada uma maior inatividade dos juvenis durante a fase de luz, minimizando o risco de predação e interações agonísticas com coespecíficos, podendo, também, aumentar a frequência de permanência em abrigos (de Souza Costa & de Fátima Arruda, 2016). No entanto, (Maciel & Valenti, 2009)) relataram que juvenis de *M. amazonicum* apresentam um hábito pelágico com natação rápida na coluna d'água, o pode explicar a correlação mais baixa observada no mesmo *micro-habitat* em nosso estudo. É importante ressaltar, também, que diferente dos adultos, os espécimes juvenis não têm boa capacidade de natação no início da vida (Bauer 2004).

Considerando o comportamento territorialista dos machos de *M. amazonicum*, supomos que eles foram mais dominantes e limitaram o uso dos recursos, principalmente dos machos adultos de *M. jelskii*. A ausência de hipertrofia nos quelípedes dos machos de *M. jelskii* sugere a ausência de comportamentos agonísticos entre os machos (Nascimento et al., 2020). Logo, é possível que os machos de *M. jelskii* apenas se aventurem no ambiente dominado por *M. amazonicum* em busca de recursos, como alimento e abrigo contra predação. As intrusões ocasionais no território de espécies dominantes, seguidas por recuos rápidos, podem ser uma estratégia adequada para espécies subordinadas obterem recursos, evitando confrontos potencialmente perigosos com espécies dominantes (Baumart et al., 2015).

Em alguns estudos, macrófitas enraizadas com folhas flutuantes são geralmente consideradas plantas com baixa complexidade estrutural (Raizer & Amaral, 2001; Dibble & Thomaz, 2006; Casartelli & Ferragut, 2018). No reservatório do Rosário, o uso da macrófita enraizada com folhas flutuantes *Nymphoides indica* seguiu a mesma tendência de distribuição observada nas macrófitas submersas, sendo também classificada como muito relevante, com maior correlação positiva, em ordem decrescente, com machos, fêmeas, fêmeas ovíferas e juvenis de *M. amazonicum*. Semelhantemente ocorreu para também, contribuintes relevantes, em ordem decrescente, com juvenis, machos e fêmeas e menos associada as fêmeas ovíferas de *M. jelskii*.

O padrão de ocupação se explica, em parte, pela preferência dos camarões *Macrobrachium* por refúgios durante o dia (Balasundaram et al., 2004; Lammers et al., 2009). Desse modo, apesar da estrutura física da macrófita *N. indica* não ser tão eficaz quanto a de *E. densa* para impedir a busca visual de predadores, o entrelaçamento e adensamento dos pecíolos, juntamente com o sombreamento fornecido por suas folhas flutuantes, podem ter proporcionado a ocupação observada de *M. amazonicum* e *M. jelskii*. Durante o período seco, os bancos de *N. indica* tiveram ICIs mais dominantes, formando um ambiente mais esparsos e suscetível a variações abióticas. Macroinvertebrados associados aos bancos pequenos e esparsos de *N. indica* foram mais sujeitos a variação abiótica em lagos no Rio Grande do Sul (Albertoni et al., 2007). Além disso, a variação sazonal dos fatores abióticos foi o mais forte condutor local da estrutura das populações de *M. amazonicum* e *M. jelskii* (De Lucena et al., 2020). Portanto, os fatores abióticos podem ter atuado como forças predominantes para os camarões no período seco.

No reservatório do Rosário, *M. amazonicum* e *M. jelskii* compartilharam o mesmo habitat e foram correlacionados semelhantemente às macrófitas *E. densa* (forma de vida enraizada submersa) e *N. indica* (forma de vida enraizada com folhas flutuantes). No entanto,

na ausência de refúgios de alta complexidade, como os proporcionados pela macrófita *E. densa*, os camarões ocupavam os bancos de macrófitas com *N. indica*. A morfologia específica das macrófitas na distribuição e estrutura populacional de *M. amazonicum* e *M. jelskii*, pode ser parcialmente explicada pelo refúgio gerado pelo adensamento e alinhamento dessas macrófitas na coluna d'água. Logo, as espécies de camarões podem ser menos vulneráveis à predação em ambientes com maior complexidade estrutural, que fornecem maior proteção (mais *microhabitats*).

Nosso estudo fornece evidências de que os camarões *M. amazonicum* e *M. jelskii*, podem ter sofrido efeitos de competição e predação compartilhando o mesmo habitat. Entretanto, estudos experimentais são necessários para comprovar essa evidência. A predação e competição são mecanismos inter-relacionados fortemente influenciados pela complexidade estrutural de um habitat (Menge & Sutherland, 1976). Habitats estruturalmente complexos permitem a coexistência de mais espécies por meio da especialização de habitat impulsionada por competição ou predação (Menge & Sutherland, 1976; Garvey et al., 1994). Quando a predação é baixa, a competição pode ser intensa, ocasionando a segregação de habitat como meio de coexistência (Menge & Sutherland, 1976). Esses resultados servem como base para investigações futuras sobre as diferenças e similaridades observadas para as duas populações de camarões, promovendo um melhor entendimento do efeito da variação do habitat e dos processos ecológicos envolvidos nessa interação. Além disso, nossos resultados sugerem que a competição por interferência entre *M. amazonicum* e *M. jelskii*, deve ser considerada uma interação importante em bancos de macrófitas aquáticas. Estudos controlados a influência da predação e competição por interferência entre essas duas espécies de camarões em diferentes complexidades de habitats seriam particularmente úteis para esclarecer ainda mais essas questões.

Agradecimentos

Agradecemos a Universidade Regional do Cariri (URCA) e aos membros do Laboratório de Crustáceos do Semiárido da Universidade Regional do Cariri – URCA, pela ajuda inestimável na logística, coleta de dados e análises em laboratório. Agradecemos também a Companhia de Gestão de Recursos Hídricos do Ceará (COGERH/CRATO) e ao gerente regional Alberto Medeiros e Antônio por todo apoio durante as amostragens no reservatório do Rosário. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

3.5 Material suplementar

Recursos online 1: Tabela com dados adicionais dos Índices de cobertura (ICis) das macrófitas no reservatório do Rosário (estado do Ceará, Brasil), com suas áreas de ocorrência no período seco (Áreas: 1-10; 26-30) e chuvoso (Áreas: 11-25) amostradas de outubro/2016 a setembro/2017. As coordenadas são fornecidas para qualquer localização de amostra particular. As classes de dominância são: espécies dominantes $ICi \geq 50$; espécies comuns $ICi < 50$ e espécies raras: $ICi \leq 10$; variáveis das macrófitas: Astera, Asteraceae; Clespi, *Cleome spinosa*; Egeden, *Egeria densa*; Ipomoe, *Ipomoea sp.*; Ludhel, *Ludwigia helminthorrhiza*; Nymind, *Nymphoides indica*; Poacea, Poaceae; Polfer, *Polygonum ferrugineum*; Salaur, *Salvinia auriculata*; Utrfol, *Utricularia foliosa*.

Informação do Local		Família Espécies									
Áreas	Longitude/Latitude	Astera	Clespi	Egeden	Ipomoe	Ludhel	Nymind	Poacea	Polfer	Salaur	Utrfol
01	-39.08134581, -68.91842871	192	-	-	-	-	140	-	60	-	-
02	-39.11088889, -69.10369444	-	-	-	-	-	-	-	125	-	-
03	-39.09797222, -68.97777778	-	-	-	-	-	-	-	152	-	-
04	-39.09797222, -68.97777778	-	-	-	1	-	152	20	133,3	-	-
05	-39.11155164, -69.13718016	-	-	-	-	-	40	1	132	-	1
06	-39.10552936, -69.07295749	-	-	-	-	-	-	-	224	60	-
07	-39.10811272, -69.05134620	-	-	-	-	60	80	-	230	1	1
08	-39.10179044, -69.04506842	-	-	-	-	120	80	-	160	20	100
09	-39.10255155, -69.00540144	-	-	-	-	-	86,7	-	113,3	20	40
10	-39.09985709, -68.99345693	-	-	-	-	-	93	-	155	-	60
11	-39.09838485, -69.03234612	-	-	-	140	-	40	1	150	20	-
12	-39.09500704, -68.94912329	-	125	-	100	-	1	1	86,7	-	-
13	-39.09441259, -69.00151258	-	70	-	1	-	1	40	168	-	-
14	-39.09002366, -68.92373424	40	80	-	40	-	1	20	93,3	-	1
15	-39.09257925, -69.00123482	40	1	-	40	-	-	1	115	-	-
16	-39.08938477, -68.95790118	20	-	-	70	1	60	1	180	-	1
17	-39.08369027, -68.93456771	0	-	-	212	-	-	-	-	20	80
18	-39.08785698, -68.91512308	-	-	-	292	-	-	-	1	1	1
19	-39.08389861, -68.89778965	-	-	-	196	-	-	1	1	-	20
20	-39.08138748, -68.91953983	-	-	-	232	-	-	-	-	-	1
21	-39.07924579, -68.91928985	-	-	-	200	-	40	60	1	-	60
22	-3907732355, -68.89609524	-	-	-	264	-	-	-	1	-	60
23	-39.07789577, -68.85434491	-	-	-	225	-	1	40	90	40	1
24	-39.07511094, -68.83413403	-	-	-	80	-	1	-	1	1	113
25	-39.07060960, -68.86517839	-	-	-	260	-	1	1	-	-	20
26	-39.07424575, -68.90401199	-	-	80	20	-	1	-	160	80	90

27	-39.07219295, -68.92784552	-	-	60	126,7	-	-	-	20	120	1
28	-39.07527076, -68.94890121	-	-	-	1	-	-	20	1	-	184
29	-39.07257908, -69.03631857	-	-	100	80	-	1	-	93,3	1	90
30	-39.07646799, -68.99567934	-	-	-	80	-	-	-	40	-	110

Referências

- Abdi, H., 2010. Partial least squares regression and projection on latent structure regression (PLS Regression). *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 2: 97–106.
- Akasaka, M., N. Takamura, H. Mitsunashi, & Y. Kadono, 2010. Effects of land use on aquatic macrophyte diversity and water quality of ponds. *Freshwater Biology* 55: 909–922.
- Alahuhta, J., & J. Heino, 2013. Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. *Journal of Biogeography* 40: 1572–1582.
- Albertoni, E. F., L. J. Prellvitz, & C. Palma-Silva, 2007. Macroinvertebrate fauna associated with *Pistia stratiotes* and *Nymphoides indica* in subtropical lakes (south Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 67: 499–507.
- Balasundaram, C., P. Jeyachitra, & P. Balamurugan, 2004. Shelter preference in *Macrobrachium* spp. with reference to aquaculture. *Acta Ethologica* 7: 95–101.
- Barbosa, J. E. de L., E. S. F. Medeiros, J. Brasil, R. da S. Cordeiro, M. C. B. Crispim, & G. H. G. da Silva, 2012. Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. *Acta Limnologica Brasiliensia* 24: 103–118.
- Barros, M. P., & A. S. Braun, 1997. Contribuição ao estudo dos Atyidae e Palaemonidae (Crustacea, Decapoda) do leste brasileiro 14°21' e 20°55' de latitude sul. *Biotemas* 10: 7–26.
- Baumart, J. S., M. M. Dalosto, A. S. Gonçalves, A. V. Palaoro, & S. Santos, 2015. How to deal with a bad neighbor? Strategies of sympatric freshwater decapods (Crustacea) for coexistence. *Hydrobiologia* 762: 29–39.
- Bolduc, P., A. Bertolo, C. Hudon, & B. Pinel-Alloul, 2020. Submerged aquatic vegetation cover and complexity drive crustacean zooplankton community structure in a large fluvial lake: An in situ approach. *Journal of Great Lakes Research International Association for Great Lakes Research*.
- Boschilia, S. M., E. F. Oliveira, & S. M. Thomaz, 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156: 203–214.
- Bunn, S. E., & A. H. Arthington, 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30: 492–507.
- Casartelli, M. R., & C. Ferragut, 2018. The effects of habitat complexity on periphyton biomass accumulation and taxonomic structure during colonization. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 807: 233–246.

- Chambers, P. A., P. Lacoul, S. M. Murphy, & K. J. Thomaz, 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 9–26.
- Choi, J. Y., K. S. Jeong, S. K. Kim, G. H. La, K. H. Chang, & G. J. Joo, 2014. Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecological Informatics Elsevier B.V.* 24: 177–185.
- Cook, C. D. K., 1996. *Aquatic Plant Book*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- da Silva, M. J., B. R. S. Figueiredo, R. T. C. Ramos, & E. S. F. Medeiros, 2010. Food resources used by three species of fish in the semi-arid region of Brazil. *Neotropical Ichthyology* 8: 825–833.
- De Grave, S., & C. H. J. M. Fransen, 2011a. Carideorum Catalogus : The Recent Species of the Dendrobranchiate , Stenopodidean , Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea : Decapoda). *Zoologische Mededelingen* 85: 195–589.
- De Grave, S., K. G. Smith, N. A. Adeler, D. J. Allen, F. Alvarez, A. Anker, Y. Cai, S. F. Carrizo, W. Klotz, F. L. Mantelatto, T. J. Page, J. Y. Shy, J. L. Villalobos, & D. Wowor, 2015. Dead shrimp blues: A global assessment of extinction risk in freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea). *PLoS ONE* 10: 1–14.
- De Lucena, I. C., W. M. Do Nascimento, A. P. Pinheiro, & P. Cascon, 2020. Ecological responses of two shrimp populations (Palaemonidae) to seasonal abiotic factor variations in a Brazilian semiarid reservoir. *Ethology Ecology and Evolution Taylor & Francis* 32: 409–432.
- De Moura, E. G., M. C. De Abreu, W. Severi, & G. A. Da Silva Tavares Lira, 2011. O gradiente rio-barragem do Reservatório de Sobradinho afeta a composição florística, riqueza e formas biológicas das macrófitas aquáticas?. *Rodriguesia* 62: 731–742.
- de Moura Júnior, E. G., A. Pott, W. Severi, & C. Silvia Zickel, 2016. Water Level Rise Induced Limnological Changes Indirectly Influencing the Structure of Aquatic Macrophyte Communities in a Tropical Reservoir. *Journal of Plant Sciences* 4: 195–201.
- De Oliveira, J. F., J. C. D. De Oliveira, L. Nascimento, R. T. V. Fernandes, J. L. C. Novaes, & D. Peretti, 2018. Feeding patterns, trophic structure and damming rivers effect: Studies applied in freshwater environments in the Brazilian semi-arid region. *Journal of Animal Behaviour and Biometeorology* 6: 41–47.
- Debastiani-Júnior, J. R., L. M. A. Elmoor-Loureiro, & M. G. Nogueira, 2016. Habitat architecture influencing microcrustaceans composition: a case study on freshwater Cladocera (Crustacea Branchiopoda). *Brazilian Journal of Biology* 76: 93–100.
- Dibble, Eric. David., & Sidinei. Magela. Thomaz, 2006. A Simple Method to Estimate Spatial Complexity in Aquatic Plants. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 421–428.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, & H. R. Pulliam, 1992. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65: 169–175.
- Ferreira, A. C., C. E. R. D. Alencar, & L. E. A. Bezerra, 2019. Interrelationships among ecological factors of brachyuran crabs, trees and soil in mangrove community assemblage in Northeast Brazil. *Community Ecology* 20: 277–290.

- Flor-Arnau, N., J. Cambra, & E. Velasco, 2013. Assessment of lakes and ponds in the Duero Basin based on the macrophytes flora. *Limnetica* 32: 373–390.
- FUNCEME, 2018. Chuvas no Ceará. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. ,
http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Grafico_chuvas_postos_pluviometricos/totalc_huvas/index.htm.
- García Dávila, C. R., & C. Magalhães, 2003. Revisão taxonômica dos camarões de água doce (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae, Sergestidae) da Amazônia Peruana. *Acta Amazonica* 33: 663–686.
- Garvey, J. E. ., R. A. . Stein, & H. M. . Thomas, 1994. Assessing How Fish Predation and Interspecific Prey Competition Influence a Crayfish Assemblage. *Ecology Society of America* 75: 532–547.
- Gebrehiwot, M., D. Kifle, & L. Triest, 2017. Emergent Macrophytes Support Zooplankton in a Shallow Tropical Lake: A Basis for Wetland Conservation. *Environmental Management* 60: 1127–1138.
- Gherardi, F., & A. Cioni, 2004. Agonism and Interference Competition in. *Animal Biology* 1297–1324.
- Giblin, S. M., J. N. Houser, J. F. Sullivan, H. A. Langrehr, J. T. Rogala, & B. D. Campbell, 2014. Thresholds in the response of free-floating plant abundance to variation in hydraulic connectivity, nutrients, and macrophyte abundance in a large floodplain river. *Wetlands* 34: 413–425.
- Goodall, D. W., 1952. Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Australian Journal of Biological Sciences* 5: 1–41.
- Grenouillet, G., D. Pont, & K. L. Seip, 2002. Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: Juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* 25: 641–650.
- Gunkel, G., D. Lima, F. Selge, M. Sobral, & S. Calado, 2015. Aquatic ecosystem services of reservoirs in semi-arid areas: sustainability and reservoir management. *River Basin Management VIII* 1: 187–200.
- Gurgel-Lourenço, R. C., C. A. de S. Rodrigues-Filho, R. Angelini, D. S. Garcez, & J. I. Sánchez-Botero, 2015. On the relation amongst limnological factors and fish abundance in reservoirs at semiarid region. *Acta Limnologica Brasiliensia* 27: 24–38.
- Hansen, J. P., S. A. Wikström, H. Axemar, & L. Kautsky, 2011. Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquatic Ecology* 45: 11–22.
- Henry-Silva, G. G., R. S. T. Moura, & L. L. de O. Dantas, 2010. Richness and distribution of aquatic macrophytes in Brazilian semi-arid aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 147–156.
- Hilt, S., M. M. Alirangues Nuñez, E. S. Bakker, I. Blindow, T. A. Davidson, M. Gillefalk, L. A. Hansson, J. H. Janse, A. B. G. Janssen, E. Jeppesen, T. Kabus, A. Kelly, J. Köhler, T. L.

- Lauridsen, W. M. Mooij, R. Noordhuis, G. Phillips, J. Rücker, H. H. Schuster, M. Søndergaard, S. Teurlinx, K. van de Weyer, E. van Donk, A. Waterstraat, N. Willby, & C. D. Sayer, 2018. Response of submerged macrophyte communities to external and internal restoration measures in north temperate shallow lakes. *Frontiers in Plant Science* 9: 1–24.
- Hilt, S., S. Brothers, E. Jeppesen, A. J. Veraart, & S. Kosten, 2017. Translating Regime Shifts in Shallow Lakes into Changes in Ecosystem Functions and Services. *BioScience* 67: 928–936.
- Holthuis, L. B., 1952. A General Revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. II. The Subfamily Palaemoninae. Allan Hancock Foundation Publications 12: 1–335.
- Höskuldsson, A., 1988. PLS Regression Methods. *Journal of Chemometrics* 2: 211–228.
- Janssen, A. B. G., S. Hilt, S. Kosten, J. J. M. de Klein, H. W. Paerl, & D. B. Van de Waal, 2020. Shifting states, shifting services: Linking regime shifts to changes in ecosystem services of shallow lakes. *Freshwater Biology* 1–12.
- Junk, W. J., M. T. F. Piedade, R. Lourival, F. Wittmann, P. Kandus, L. D. Lacerda, R. L. Bozelli, F. A. Esteves, C. Nunes da Cunha, L. Maltchik, J. Schöngart, Y. Schaeffer-Novelli, & A. A. Agostinho, 2014. Brazilian wetlands: Their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 5–22.
- Kovalenko, K. E., S. M. Thomaz, & D. M. Warfe, 2012. Habitat complexity : approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1–17.
- Lacoul, P., & B. Freedman, 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14: 89–136.
- Lake, P. S., 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology* 48: 1161–1172.
- Lammers, J. H., K. Warburton, & B. W. Cribb, 2009. Anti-predator strategies in relation to diurnal refuge usage and exploration in the australian freshwater prawn, *Macrobrachium australiense*. 29: 175–182.
- Levy, E. B., & E. A. Madden, 1933. The point method of pasture analysis. *New Zealand Journal of Agriculture* 46: 267–179.
- Levy, T., O. Rosen, B. Eilam, D. Azulay, I. Zohar, E. D. Aflalo, A. Benet, A. Naor, A. Shechter, & A. Sagi, 2017. All-female monosex culture in the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* – A comparative large-scale field study. *Aquaculture* 479: 857–862.
- Lima, J. de F., J. da S. Garcia, & T. C. da Silva, 2014. Natural diet and feeding habits of a freshwater prawn (*Macrobrachium carinus*: Crustacea, Decapoda) in the estuary of the Amazon River. *Acta Amazonica* 44: 235–244.
- Lu, J., S. E. Bunn, & M. A. Burford, 2018. Nutrient release and uptake by littoral macrophytes during water level fluctuations. *Science of the Total Environment Elsevier B.V.* 622–623: 29–40.

- Lucena-Moya, P., & I. C. Duggan, 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45: 279–287.
- Maciel, C. R., & W. C. Valenti, 2009. Biology, Fisheries, and Aquaculture of the Amazon River Prawn *Macrobrachium amazonicum*: A Review. *Nauplius* 17: 61–79.
- Magalhães, C., S. L. S. Bueno, G. Bond-Buckup, W. C. Valenti, H. L. Melo Da Silva, F. Kiyohara, E. C. Mossolin, & S. S. Rocha, 2005. Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of São Paulo, Brazil: Records and possible causes of their introduction. *Biodiversity and Conservation* 14: 1929–1945.
- Malecha, S., 2012. The case for all-female freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), culture. *Aquaculture Research* 43: 1038–1048.
- Maltchik, L., A. S. Rolon, & P. Schott, 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology* 8: 23–28.
- Mantovani, W., & F. R. Martins, 1990. O método de pontos. *Acta Botanica Brasilica* 4: 95–122.
- Matteucci, S. D., & A. Colma, 1982. Metodología para el Estudio de la Vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- McMeans, B. C., T. Kadoya, T. K. Pool, G. W. Holtgrieve, S. Lek, H. Kong, K. Winemiller, V. Elliott, N. Rooney, P. Laffaille, & K. S. McCann, 2019. Consumer trophic positions respond variably to seasonally fluctuating environments. *Ecology* 100: 1–10.
- Melo, G. A. S., 2003. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil. Edições Loyola, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.
- Menge, B. A., & J. P. Sutherland, 1976. Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. *The American Naturalist* 110: 351–369.
- Moraes-Riudades, P. M. C., & W. C. Valenti, 2001. Freshwater prawn farming in Brazilian Amazonia shows potential for economic and social development. *Global Aquaculture Advocate* 4: 73–74.
- Moraes-Riudades, P. M. C., & W. C. Valenti, 2004. Morphotypes in male Amazon River Prawns, *Macrobrachium amazonicum*. *Aquaculture* 236: 297–307.
- Mueller-Dombois, D., & H. Ellenberg, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York.
- Nascimento, W. M., I. C. De Lucena, R. S. Macedo, & A. P. Pinheiro, 2020. Sexual size dimorphism of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Decapoda: Palaemonidae) and its relationship to Rensch's rule. *Invertebrate Reproduction and Development Taylor & Francis* 64: 106–114.
- Okada, E. K., A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2005. Spatial and temporal gradients in artisanal fisheries of a large Neotropical reservoir, the Itaipu Reservoir, Brazil. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 714–724.

- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlenn, P. R. Minchin, R. B. O'hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, & H. Wagner, 2019. Vegan: Community Ecology Package. R Package Version 2.5-6. , <https://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Oliveira, J. F. de, J. C. D. de Oliveira, J. L. C. Novaes, A. E. F. de Souza, M. M. O. de Sousa, A. B. dos Santos, & D. Peretti, 2018. Spatial-temporal analysis of the diet of a non-native fish in the Santa Cruz Reservoir, Brazilian semi-arid. *Acta Limnologica Brasiliensia* 30:.
- Pantaleão, J., G. Hirose, & R. Costa, 2014. Occurrence of male morphotypes of *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. *Brazilian Journal of Biology* 74: S223–S232.
- Pettit, N. E., D. P. Ward, M. F. Adame, D. Valdez, & S. E. Bunn, 2016. Influence of aquatic plant architecture on epiphyte biomass on a tropical river floodplain. *Aquatic Botany Elsevier B.V.* 129: 35–43.
- Pileggi, L. G., & F. L. Mantelatto, 2012. Taxonomic revision of doubtful Brazilian freshwater shrimp species of genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). *Iheringia. Série Zoologia* 102: 426–437.
- Pott, V. J., & A. Pott, 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. EMBRAPA, Comunicação para transferência de Tecnologia, Brasília.
- R Development Core Team, 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Raizer, J., & M. E. C. Amaral, 2001. Does the Structural Complexity of Aquatic Macrophytes Explain the Diversity of Associated Spider Assemblages?. *Journal of Arachnology* 29: 227–237.
- Riisgård, H. U., 2015. Filter-feeding mechanisms in crustaceans. In Thiel, M. & Watling, L. (ed), *Life styles and feeding biology*. : 418–463.
- Rodd, F. H., & D. N. Reznick, 1991. Life-History Evolution in Guppies:III. The Impact of Prawn Predation on Guppy Life Histories. *Oikos* 62: 13–19.
- Rossi, N., C. Magalhães, E. R. Mesquita, & F. L. Mantelatto, 2020. Uncovering a hidden diversity: A new species of freshwater shrimp *Macrobrachium* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from Neotropical region (Brazil) revealed by morphological review and mitochondrial genes analyses. *Zootaxa* 4732: 177–195.
- Sabino, J. H. F., E. da S. Araújo, V. M. COtarelli, J. A. de S. Filho, & M. Ja. de A. Campelo, 2015. Riqueza, composição florística, estrutura e formas biológicas de macrófitas aquáticas em reservatórios do semiárido nordestino, Brasil. *Natureza online* 13: 184–194.
- Sanchez, G., 2012. *plsdepot: Partial Least Squares (PLS) Data Analysis Methods*. R package version 0.1.17. , <https://cran.r-project.org/package=plsdepot>.
- Santos, J. A., R. V. Marins, J. E. Aguiar, G. Chalar, F. A. T. F. Silva, & L. D. Lacerda, 2017. Hydrochemistry and trophic state change in a large reservoir in the Brazilian northeast region under intense drought conditions. *Journal of Limnology* 76: 41–51.

- Schneider, B., E. R. Cunha, M. Marchese, & S. M. Thomaz, 2018. Associations between macrophyte life forms and environmental and morphometric factors in a large sub-tropical floodplain. *Frontiers in Plant Science* 9: 1–10.
- Sculthorpe, C. D., 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold Ltd, London.
- Tabosa, A. B., L. Q. Matias, & F. R. Martins, 2012. Live fast and die young: The aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. *Aquatic Botany Elsevier B.V.* 102: 71–78.
- Thomaz, S. M., & E. R. da Cunha, 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218–236.
- Trindade, C. R. T., V. L. Landeiro, & F. Schneck, 2018. Macrophyte functional groups elucidate the relative role of environmental and spatial factors on species richness and assemblage structure. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 823: 217–230.
- Vale, V. F., S. A. S. N. Moraes, V. L. G. Brito, C. E. R. D. Alencar, & F. A. M. Freire, 2017. Shell use by sympatric hermit crab species in a seasonally open coastal lagoon in Northeastern Brazil. *Marine Ecology* 38: 1–14.
- Valenti, W. C., 1984. Estudo populacional dos camarões de água doce *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) e *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Palaemonidae). Universidade de São Paulo.
- Van Der Valk, A. G., 2005. Water-level fluctuations in North American prairie wetlands. *Hydrobiologia* 539: 171–188.
- Vera-Silva, A. L., F. L. Carvalho, & F. L. Mantelatto, 2016. Distribution and genetic differentiation of *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Natantia: Palaemonidae) in Brazil reveal evidence of non-natural introduction and cryptic allopatric speciation. *Journal of Crustacean Biology* 36: 373–383.
- Vera-Silva, A. L., F. L. Carvalho, & F. L. Mantelatto, 2017. Redescription of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Caridea, Palaemonidae). *Zootaxa* 4269: 44–60.
- Verhofstad, M. J. J. M., & E. S. Bakker, 2019. Classifying nuisance submerged vegetation depending on ecosystem services. *Limnology Springer Japan* 20: 55–68.
- Vesipa, R., & L. Ridolfi, 2017. Impact of seasonal forcing on reactive ecological systems. *Journal of Theoretical Biology* 419: 23–35.
- Walker, P. D., S. Wijnhoven, & G. van der Velde, 2013. Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. *Aquatic Botany Elsevier B.V.* 104: 80–87.
- Yarranton, G. A., 1966. A plotless method of sampling vegetation. *The Journal of Ecology* 54: 229–237.
- Yasuko, K., & Y. Ana, 2021. Macrophyte diversity alters invertebrate community and fish diet. 0123456789:

4 CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS

As conclusões deste estudo demonstram que a variação sazonal e a heterogeneidade ambiental influenciam significativamente as respostas ecológicas dos camarões Palaemonidae em um reservatório do nordeste médio-oriental brasileiro. A abundância das espécies *Macrobrachium amazonicum* e *Macrobrachium jelskii* foi afetada pela variação sazonal dos fatores abióticos, com ambas apresentando maior abundância durante o período seco em comparação ao período chuvoso. Em todos os períodos, *M. amazonicum* foi mais abundante do que *M. jelskii*.

A análise de redundância revelou que *M. amazonicum* e *M. jelskii* compartilham o mesmo habitat, embora os grupos intrapopulacionais (fêmeas, machos e jovens) de ambas as espécies apresentem correlações diferentes com os fatores abióticos analisados em cada período. As variáveis que mais influenciaram a abundância de *M. amazonicum* foram pluviosidade, profundidade e amônia, enquanto a temperatura e os sólidos totais dissolvidos foram os fatores mais relevantes para *M. jelskii*.

Além disso, a complexidade estrutural dos habitats, fornecida pelas macrófitas aquáticas, teve um impacto significativo na abundância das populações de camarões. A estruturação das assembleias de macrófitas, mediada pela variação sazonal dos fatores abióticos, causou variações indiretas na abundância das populações de camarões. A morfologia e o adensamento das macrófitas foram mais importantes para a abundância dos camarões do que os bancos compostos por macrófitas de arquitetura complexa. As diferenças nas respostas ecológicas entre *M. amazonicum* e *M. jelskii* são cruciais para garantir oportunidades de nicho e uma coexistência estável das duas espécies.

Para o futuro, é essencial continuar o monitoramento das populações de *M. amazonicum* e *M. jelskii* para entender as mudanças a longo prazo e os impactos das variações climáticas extremas, especialmente em contextos de mudanças climáticas globais. Investigar as interações tróficas dessas espécies com outras comunidades aquáticas pode oferecer uma visão mais ampla sobre a estrutura e a dinâmica dos ecossistemas aquáticos. Avaliar os impactos de atividades antropogênicas, como a agricultura e a urbanização, na qualidade da água e na saúde das populações de camarões é fundamental para a conservação dos ecossistemas aquáticos.

Os resultados desta tese podem contribuir para a formulação de políticas de gestão de recursos hídricos que levem em consideração a importância da variabilidade sazonal e da heterogeneidade ambiental para a manutenção da biodiversidade aquática. Realizar estudos semelhantes em outros reservatórios e ecorregiões pode ajudar a generalizar os achados e a

compreender melhor as respostas ecológicas das populações de camarões a diferentes contextos ambientais.

REFERÊNCIAS

- ABDI, H. Partial least squares regression and projection on latent structure regression (PLS Regression). **Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics**, v. 2, n. 1, p. 97–106, 2010.
- AKASAKA, M. *et al.* Effects of land use on aquatic macrophyte diversity and water quality of ponds. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 4, p. 909–922, 2010.
- ALAHUHTA, J.; HEINO, J. Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 8, p. 1572–1582, 2013.
- ALBERTONI, E. F.; PRELLVITZ, L. J.; PALMA-SILVA, C. Macroinvertebrate fauna associated with *Pistia stratiotes* and *Nymphoides indica* in subtropical lakes (south Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 3, p. 499–507, 2007.
- ANA. **Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Oriental**. Brasília: Agência Nacional de Águas, 2015.
- ANA. Reservatórios do Semiárido Brasileiro: Hidrologia, Balanço Hídrico e Operação : Anexo C. **Agência Nacional das Águas**, p. 131, 2017.
- ANDRADE-LIMA, D. The caatingas dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 149–153, 1981.
- ANGER, K. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. **Journal of Crustacean Biology**, v. 33, n. 2, p. 151–183, 2013.
- ÁRVA, D. *et al.* The roles of environment, site position, and seasonality in taxonomic and functional organization of chironomid assemblages in a heterogeneous wetland, Kis-Balaton (Hungary). **Hydrobiologia**, v. 787, n. 1, p. 353–373, 2017.
- BALASUNDARAM, C.; JEYACHITRA, P.; BALAMURUGAN, P. Shelter preference in *Macrobrachium* spp. with reference to aquaculture. **Acta Ethologica**, v. 7, n. 2, p. 95–101, 2004.
- BARBOSA, J. E. DE L. *et al.* Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 24, n. 1, p. 103–118, 2012.
- BARROS, M. P.; BRAUN, A. S. Contribuição ao estudo dos Atyidae e Palaemonidae (Crustacea, Decapoda) do leste brasileiro 14°21' e 20°55' de latitude sul. **Biotemas**, v. 10, n. 1, p. 7–26, 1997.
- BAUER, R. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps . I . Costs , benefits , evolutionary origins , and an unusual case of amphidromy. **New Frontiers in Crustacean Biology**, n. December, p. 145–156, 2011.
- BAUER, R. T. Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. **Latin**

American Journal of Aquatic Research, v. 41, n. 4, p. 633–650, 2013.

BAUMART, J. S. *et al.* How to deal with a bad neighbor? Strategies of sympatric freshwater decapods (Crustacea) for coexistence. **Hydrobiologia**, v. 762, n. 1, p. 29–39, 2015.

BELL, G. *et al.* The spatial structure of the physical environment. **Oecologia**, v. 96, n. 1, p. 114–121, 1993.

BIALETZKI, A. *et al.* Occurrence of *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae) in Leopoldo's inlet (Ressaco do Leopoldo), upper Paraná River, Porto Rico, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 14, n. 2, p. 379–390, 1997.

BOLDUC, P. *et al.* Submerged aquatic vegetation cover and complexity drive crustacean zooplankton community structure in a large fluvial lake: An in situ approach. **Journal of Great Lakes Research**, n. xxxx, 2020.

BOSCHILIA, S. M.; OLIVEIRA, E. F.; THOMAZ, S. M. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. **Oecologia**, v. 156, n. 1, p. 203–214, 2008.

BRAGAGNOLI, G.; GROTTA, M. Reprodução do camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* do açude Epitácio Pessoa, Boqueirão (PB), Brasil. Parte 1: ciclo sexual. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 10, n. 2, p. 141–154, 1995.

BRILHANTE, R. S. N. *et al.* *Vibrio* spp. from *Macrobrachium amazonicum* prawn farming are inhibited by *Moringa oleifera* extracts. **Asian Pacific Journal of Tropical Medicine**, v. 8, n. 11, p. 919–922, 2015.

BUNN, S. E.; ARTHINGTON, A. H. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. **Environmental Management**, v. 30, n. 4, p. 492–507, 2002.

CARVALHO, L. R. S.; BARROS, F. Physical habitat structure in marine ecosystems : the meaning of complexity and heterogeneity. **Hydrobiologia**, v. 797, n. 1, p. 1–9, 2017.

CASARTELLI, M. R.; FERRAGUT, C. The effects of habitat complexity on periphyton biomass accumulation and taxonomic structure during colonization. **Hydrobiologia**, v. 807, n. 1, p. 233–246, 2018.

CASTELO-BRANCO, D. DE S. C. M. *et al.* Enterobacteria and *Vibrio* from *Macrobrachium amazonicum* prawn farming in Fortaleza, Ceará, Brazil. **Asian Pacific Journal of Tropical Medicine**, v. 9, n. 1, p. 27–31, 2016.

CHAMBERS, P. A. *et al.* Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, p. 9–26, 2008.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. University of Chicago Press, 2003. 212 p.

CHESSON, P.; HUNTLY, N. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics

- of ecological communities. **American Naturalist**, v. 150, n. 5, p. 519–553, 1997.
- CHOI, J. Y. *et al.* Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. **Ecological Informatics**, v. 24, p. 177–185, 2014.
- CIRILO, A T. D. O.; SANTOS, M. C.; NUNES, M. L. Caracterização física e nutricional do camarão “ saburica ” (*Macrobrachium jelskii* , Miers , 1877) e de produtos derivados. **Scientia Plena**, v. 7, n. 071501, p. 1–6, 2011.
- COGERH. **Ficha Técnica dos Açudes**. Disponível em: <https://portal.cogerh.com.br/ficha-tecnica-dos-acudes-158/>. Acesso em: 20 jan. 2020.
- COLER, R. A. *et al.* A preliminary report on the application of *Macrobrachium amazonicum* Heller, 1862 (Decapoda: Palaemonidae) as a biomarker. **Hydrobiologia**, v. 412, p. 119–121, 1999.
- COLLINS, P. A. A New Distribution Record for *Macrobrachium jelskii* (Miers , 1877) in Argentina (Decapoda, Palaemonidae). **Crustaceana**, v. 73, n. 9, p. 1167–1169, 2000.
- COLLINS, S. L. *et al.* Temporal heterogeneity increases with spatial heterogeneity in ecological communities. **Ecology**, v. 38, n. 1, p. 42–49, 2018.
- COOK, C. D. K. **Aquatic Plant Book**. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1996.
- CURRIE, D. J. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. **American Naturalist**, v. 137, n. 1, p. 27–49, 1991.
- DA SILVA, M. J. *et al.* Food resources used by three species of fish in the semi-arid region of Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 4, p. 825–833, 2010.
- DA SILVA, R. R.; SAMPAIO, C. M. S.; SANTOS, J. A. Fecundity and fertility of *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, Palaemonidae). **Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia**, v. 64, n. 3A, p. 489–500, 2004.
- DE GRAVE, S. *et al.* Dead shrimp blues: A global assessment of extinction risk in freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea). **PLoS ONE**, v. 10, n. 3, p. 1–14, 2015.
- DE GRAVE, S.; FRANSEN, C. H. J. M. Carideorum Catalogus : The Recent Species of the Dendrobranchiate , Stenopodidean , Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea : Decapoda). **Zoologische Mededelingen**, v. 85, n. 9, p. 195–589, 2011.
- DE LUCENA, I. C. *et al.* Ecological responses of two shrimp populations (Palaemonidae) to seasonal abiotic factor variations in a Brazilian semiarid reservoir. **Ethology Ecology and Evolution**, v. 32, n. 5, p. 409–432, 2020.
- DE MOURA, E. G. *et al.* O gradiente rio-barragem do Reservatório de Sobradinho afeta a composição florística, riqueza e formas biológicas das macrófitas aquáticas? **Rodriguesia**, v. 62, n. 4, p. 731–742, 2011.
- DE MOURA JÚNIOR, E. G. *et al.* Water Level Rise Induced Limnological Changes

Indirectly Influencing the Structure of Aquatic Macrophyte Communities in a Tropical Reservoir. **Journal of Plant Sciences**, v. 4, n. 6, p. 195–201, 2016.

DE OLIVEIRA, J. F. *et al.* Feeding patterns, trophic structure and damming rivers effect: Studies applied in freshwater environments in the Brazilian semi-arid region. **Journal of Animal Behaviour and Biometeorology**, v. 6, n. 2, p. 41–47, 2018.

DEBASTIANI-JÚNIOR, J. R.; ELMOOR-LOUREIRO, L. M. A.; NOGUEIRA, M. G. Habitat architecture influencing microcrustaceans composition: a case study on freshwater Cladocera (Crustacea Branchiopoda). **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 1, p. 93–100, 2016.

DESDEVISES, Y. *et al.* Quantifying phylogenetically structured environmental variation. **Evolution**, v. 57, n. 11, p. 2647–2652, 2003.

DEWSON, Z. S.; JAMES, A. B. W.; DEATH, R. G. A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 26, n. 3, p. 401–415, 2007.

DIBBLE, E. D.; THOMAZ, S. M. A Simple Method to Estimate Spatial Complexity in Aquatic Plants. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. May, p. 421–428, 2006.

DUNNING, J. B.; DANIELSON, B. J.; PULLIAM, H. R. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. **Oikos**, v. 65, n. 1, p. 169–175, 1992.

FERREIRA, A. C.; ALENCAR, C. E. R. D.; BEZERRA, L. E. A. Interrelationships among ecological factors of brachyuran crabs, trees and soil in mangrove community assemblage in Northeast Brazil. **Community Ecology**, v. 20, n. 3, p. 277–290, 2019.

FLOR-ARNAU, N.; CAMBRA, J.; VELASCO, E. Assessment of lakes and ponds in the Duero Basin based on the macrophytes flora. **Limnetica**, v. 32, p. 373–390, 2013.

FRASER, R. H.; CURRIE, D. J. The Species Richness-Energy Hypothesis in a System Where Historical Factors Are Thought to Prevail: Coral Reefs. **The American Naturalist**, v. 148, n. 1, p. 138–159, 1996.

FRITZ, S. A. *et al.* Diversity in time and space: Wanted dead and alive. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 9, p. 509–516, 2013.

FUNCEME. **Chuvvas no Ceará**. Disponível em: http://www.funceme.br/produtos/script/chuvvas/Grafico_chuvvas_postos_pluviometricos/totalchuvvas/index.htm. Acesso em: 9 ago. 2018.

GARCÍA DÁVILA, C. R.; MAGALHÃES, C. Revisão taxonômica dos camarões de água doce (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae, Sergestidae) da Amazônia Peruana. **Acta Amazonica**, v. 33, n. 4, p. 663–686, 2003.

GARVEY, J. E. .; STEIN, R. A. .; THOMAS, H. M. . Assessing How Fish Predation and Interspecific Prey Competition Influence a Crayfish Assemblage. **Ecology Society of**

America, v. 75, n. 2, p. 532–547, 1994.

GEBREHIWOT, M.; KIFLE, D.; TRIEST, L. Emergent Macrophytes Support Zooplankton in a Shallow Tropical Lake: A Basis for Wetland Conservation. **Environmental Management**, v. 60, n. 6, p. 1127–1138, 2017a.

GEBREHIWOT, M.; KIFLE, D.; TRIEST, L. Emergent Macrophytes Support Zooplankton in a Shallow Tropical Lake: A Basis for Wetland Conservation. **Environmental Management**, v. 60, n. 6, p. 1127–1138, 2017b.

GHERARDI, F.; CIONI, A. Agonism and Interference Competition in. **Animal Biology**, p. 1297–1324, 2004.

GIBLIN, S. M. *et al.* Thresholds in the response of free-floating plant abundance to variation in hydraulic connectivity, nutrients, and macrophyte abundance in a large floodplain river. **Wetlands**, v. 34, n. 3, p. 413–425, 2014.

GOODALL, D. W. Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 5, n. 1, p. 1–41, 1952.

GRENOUILLET, G.; PONT, D.; SEIP, K. L. Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: Juvenile fish assemblages in rivers. **Ecography**, v. 25, n. 6, p. 641–650, 2002.

GUERRA, J. A. *et al.* Óleo de buriti (*mauritia flexuosa*) na alimentação do camarão *macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862). **Revista Brasileira de Engenharia de Pesca**, v. 12, n. 1, p. 10, 2019.

GUNKEL, G. *et al.* Aquatic ecosystem services of reservoirs in semi-arid areas: sustainability and reservoir management. **River Basin Management VIII**, v. 1, p. 187–200, 2015.

GUO, Z.; GAN, Y.; LI, Y. Spatial Pattern of Ecosystem Function and Ecosystem Conservation. **Environmental Management**, v. 32, n. 6, p. 682–692, 2003.

GURGEL-LOURENÇO, R. C. *et al.* On the relation amongst limnological factors and fish abundance in reservoirs at semiarid region. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 27, n. 1, p. 24–38, 2015.

GURGEL, J. J. S.; OLIVEIRA, A. . Efeitos da introdução de peixes e crustáceos no semi-árido do nordeste brasileiro. In: [s.l.] **Coleção Mossoroense**, 1987. p. 6–32.

GUSTAFSON, E. J. How has the state-of-the-art for quantification of landscape pattern advanced in the twenty-first century? **Landscape Ecology**, v. 34, n. 9, p. 2065–2072, 2019.

HALL, L. S.; KRAUSMAN, P. R.; MORRISON, M. L. The habitat concept and a plea for standard terminology. **Wildlife Society Bulletin**, v. 25, n. 1, p. 173–182, 1997.

HANSEN, J. P. *et al.* Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. **Aquatic Ecology**, v. 45, n. 1, p. 11–22, 2011.

- HASTINGS, A. Timescales, dynamics, and ecological understanding. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3471–3480, 2010.
- HAYD, L.; ANGER, K. Reproductive and morphometric traits of macrobrachium amazonicum (Decapoda: Palaemonidae) from the Pantanal, Brazil, suggests initial speciation. **Revista de Biologia Tropical**, v. 61, n. 1, p. 39–57, 2013.
- HENRY-SILVA, G. G.; MOURA, R. S. T.; DANTAS, L. L. DE O. Richness and distribution of aquatic macrophytes in Brazilian semi-arid aquatic ecosystems. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 22, n. 02, p. 147–156, 2010.
- HILT, S. *et al.* Translating Regime Shifts in Shallow Lakes into Changes in Ecosystem Functions and Services. **BioScience**, v. 67, n. 10, p. 928–936, 2017.
- HILT, S. *et al.* Response of submerged macrophyte communities to external and internal restoration measures in north temperate shallow lakes. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, n. 194, p. 1–24, 2018.
- HOLTHUIS, L. B. A General Revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. II. The Subfamily Palaemoninae. **Allan Hancock Foundation Publications**, v. 12, p. 1–335, 1952.
- HÖSKULDSSON, A. PLS Regression Methods. **Journal of Chemometrics**, v. 2, p. 211–228, 1988.
- JALIHAI, D. R.; SANKOLLI, K. N.; SHENOY, S. Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus Macrobrachium Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). **Crustaceana**, v. 65, n. 3, p. 365–376, 1993.
- JANSSEN, A. B. G. *et al.* Shifting states, shifting services: Linking regime shifts to changes in ecosystem services of shallow lakes. **Freshwater Biology**, n. November 2019, p. 1–12, 2020.
- JENKINS, M. F.; WHITE, E. P.; HURLBERT, A. H. The proportion of core species in a community varies with spatial scale and environmental heterogeneity. **PeerJ**, v. 2018, n. 11, p. 1–15, 2018.
- JENTSCH, A. The challenge to restore processes in face of nonlinear dynamics - On the crucial role of disturbance regimes. **Restoration Ecology**, v. 15, n. 2, p. 334–339, 2007.
- JUNK, W. J. *et al.* Brazilian wetlands: Their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 24, n. 1, p. 5–22, 2014.
- KOVALENKO, K. E.; THOMAZ, S. M.; WARFE, D. M. Habitat complexity : approaches and future directions. **Hydrobiologia**, v. 685, p. 1–17, 2012.
- LACOUL, P.; FREEDMAN, B. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. **Environmental Reviews**, v. 14, n. 2, p. 89–136, 2006.

- LAKE, P. S. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. **Freshwater Biology**, v. 48, n. 7, p. 1161–1172, 2003.
- LAMMERS, J. H.; WARBURTON, K.; CRIBB, B. W. Anti-predator strategies in relation to diurnal refuge usage and exploration in the australian freshwater prawn, *macrobrachium australiense*. v. 29, n. 2, p. 175–182, 2009.
- LANGENI, F. *et al.* Peixes de água doce. **Estado da Arte e Perspectivas Para a Zoologia no Brasil**, p. 211–230, 2009.
- LEVY, E. B.; MADDEN, E. A. The point method of pasture analysis. **New Zealand Journal of Agriculture**, v. 46, n. 5, p. 267–179, 1933.
- LEVY, T. *et al.* All-female monosex culture in the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* – A comparative large-scale field study. **Aquaculture**, v. 479, n. July, p. 857–862, 2017.
- LIMA, D. P.; SILVA, L. M. A.; LIRA, A. C. S. Biologia populacional de *Macrobrachium jelskii* (MIERS, 1778) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) em uma planície inundável na Amazônia Oriental, Brasil. **Biota Amazônia**, v. 3, n. 2, p. 11–22, 2013.
- LIMA, J. DE F.; GARCIA, J. DA S.; SILVA, T. C. DA. Natural diet and feeding habits of a freshwater prawn (*Macrobrachium carcinus*: Crustacea, Decapoda) in the estuary of the Amazon River. **Acta Amazonica**, v. 44, n. 2, p. 235–244, 2014.
- LU, J.; BUNN, S. E.; BURFORD, M. A. Nutrient release and uptake by littoral macrophytes during water level fluctuations. **Science of the Total Environment**, v. 622–623, p. 29–40, 2018.
- LUCENA-MOYA, P.; DUGGAN, I. C. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. **Aquatic Ecology**, v. 45, n. 2, p. 279–287, 2011.
- MACIEL, C. R.; VALENTI, W. C. Biology, Fisheries, and Aquaculture of the Amazon River Prawn *Macrobrachium amazonicum*: A Review. **Nauplius**, v. 17, n. 2, p. 61–79, 2009.
- MAGALHÃES, C. Desenvolvimento larval obtido em laboratório de palaemonídeos da Região Amazônica. I. *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Crustacea, Decapoda). **Amazoniana**, v. 9, n. 2, p. 247–274, 1985.
- MAGALHÃES, C. *et al.* Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of São Paulo, Brazil: Records and possible causes of their introduction. **Biodiversity and Conservation**, v. 14, n. 8, p. 1929–1945, 2005.
- MALECHA, S. The case for all-female freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), culture. **Aquaculture Research**, v. 43, n. 7, p. 1038–1048, 2012.
- MALTCHIK, L.; ROLON, A. S.; SCHOTT, P. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. **Limnology**, v. 8, n. 1, p. 23–28, 2007.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. O método de pontos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 4, n. 2, p. 95–122, 1990.

MATTEUCCI, S. D.; COLMA, A. **Metodología para el Estudio de la Vegetación**. (No. 581.5 ed. [s.l.] Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, 1982.

MAY, R. Unanswered questions in ecology. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 354, n. 1392, p. 1951–1959, 1999.

MCMEANS, B. C. *et al.* Consumer trophic positions respond variably to seasonally fluctuating environments. **Ecology**, v. 100, n. 2, p. 1–10, 2019.

MEDEIROS, V. M. *et al.* Development of methods to assess the impact of herbicide use on the benthos of littoral impoundments in northeast Brazil. **Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery**, v. 9, n. 1, p. 67–71, 2001.

MEIRELES, A. L.; VALENTI, W. C.; MANTELATTO, F. L. Reproductive variability of the amazon river prawn, macrobrachium amazonicum (Caridea, palaemonidae): Influence of life cycle on egg production. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 41, n. 4, p. 718–731, 2013.

MELO, G. A. S. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. [s.l.] Edições Loyola, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2003.

MENGE, B. A.; SUTHERLAND, J. P. Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. **The American Naturalist**, v. 110, n. 973, p. 351–369, 1976.

MORAES-RIODADES, P. M. C.; VALENTI, W. C. Freshwater prawn farming in Brazilian Amazonia shows potential for economic and social development. **Global Aquaculture Advocate**, v. 4, n. 5, p. 73–74, 2001.

MORAES-RIODADES, P. M. C.; VALENTI, W. C. Morphotypes in male Amazon River Prawns, Macrobrachium amazonicum. **Aquaculture**, v. 236, n. 1–4, p. 297–307, 2004.

MORAES, S. A. S. N. *et al.* Shape variation of the prawn Macrobrachium jelskii (Palaemonidae: Decapoda) in the Neotropical semiarid drainages: An intra- And inter-basin investigation. **Marine and Freshwater Research**, 2020.

MOSQUERA-MURILLO, Z. Fitoperifiton asociado con macrófitas en una ciénaga tropical de la cuenca del río Atrato, Quibdó (Chocó), **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, v. 44, n. 173, p. 1060–1072, 2020.

MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York: [s.n.], 1974.

NASCIMENTO, W. M. *et al.* Sexual size dimorphism of the freshwater shrimp Macrobrachium jelskii (Miers, 1877) (Decapoda: Palaemonidae) and its relationship to Rensch's rule. **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 64, n. 2, p. 106–114, 2020.

- NASH, K. L. *et al.* Discontinuities, cross-scale patterns, and the organization of ecosystems. **Ecology**, v. 95, n. 3, p. 654–667, 2014.
- NERY, M. F. G. *et al.* Fecundity of the shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) in the southern portion of the state of Ceará, Brazil. **Scientia Plena**, v. 11, n. 1, p. 1–7, 2015.
- OKADA, E. K.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. Spatial and temporal gradients in artisanal fisheries of a large Neotropical reservoir, the Itaipu Reservoir, Brazil. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 62, n. 3, p. 714–724, 2005.
- OKSANEN, J. *et al.* **Vegan: Community Ecology Package**. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=vegan>. Acesso em: 1 out. 2019.
- OLIVEIRA, J. F. DE *et al.* Spatial-temporal analysis of the diet of a non-native fish in the Santa Cruz Reservoir, Brazilian semi-arid. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 30, n. 0, 2018.
- ORTEGA, J. C. G.; THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. **Oecologia**, v. 188, n. 1, p. 11–22, 2018.
- PANTALEÃO, J. A. F. *et al.* The influence of environmental variables in the reproductive performance of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Caridea: Palaemonidae) females in a continental population. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, n. 2, p. 1445–1458, 2018.
- PANTALEÃO, J.; HIROSE, G.; COSTA, R. Occurrence of male morphotypes of *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae) in a population with an entirely freshwater life cycle. **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, n. 3 suppl 1, p. S223–S232, 2014.
- PETTIT, N. E. *et al.* Influence of aquatic plant architecture on epiphyte biomass on a tropical river floodplain. **Aquatic Botany**, v. 129, p. 35–43, 2016.
- PIANKA, E. R. Latitudinal Gradients in Species Diversity : A Review of Concepts. **The American Naturalist**, v. 100, n. 910, p. 33–46, 1966.
- PIANKA, E. R. **Evolutionary Ecology**. 7th. ed. Nova York, NY, EUA: Harper Collins College Publishers, 2011. p. 1-13.
- PILEGGI, L. G. *et al.* New records and extension of the known distribution of some freshwater shrimps in Brazil. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 84, n. 2, p. 563–574, 2013.
- PILEGGI, L. G.; MANTELATTO, F. L. Taxonomic revision of doubtful Brazilian freshwater shrimp species of genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). **Iheringia. Série Zoologia**, v. 102, n. 4, p. 426–437, 2012.
- POTT, V. J.; POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: EMBRAPA, Comunicação para transferência de Tecnologia, 2000. 404 p.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical**

computing R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2019. Disponível em: <https://www.r-project.org/>.

RAIZER, J.; AMARAL, M. E. C. Does the Structural Complexity of Aquatic Macrophytes Explain the Diversity of Associated Spider Assemblages? **Journal of Arachnology**, v. 29, n. 2, p. 227–237, 2001.

RIISGÅRD, H. U. Filter-feeding mechanisms in crustaceans. *In*: THIEL, M.; WATLING, L. (Ed.). **Life styles and feeding biology**. ed. The natural history of the crustacea: Oxford University Press, 2015. v. 2, p. 418–463.

ROBSON, B. J. *et al.* Disturbance and the role of refuges in mediterranean climate streams. **Hydrobiologia**, v. 719, n. 1, p. 77–91, 2013.

ROCHA, C. P. *et al.* Development and functional morphology of the mouthparts and foregut in larvae and post-larvae of *Macrobrachium jelskii* (Decapoda: Palaemonidae). **Arthropod Structure and Development**, v. 45, n. 3, p. 242–252, 2016.

ROCHA, S. S. DA *et al.* Length-weight relationship and condition factor of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) from a reservoir in Bahia, Brazil. **Nauplius**, v. 23, n. 2, p. 146–158, 2015.

ROCHA, S. S. DA; BARBOSA, R. DE J. Population biology of *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Decapoda, Palaemonidae) from an artificial pond in Bahia, Brazil. **Nauplius**, v. 25, n. 0, p. 1–13, 2017.

RODD, F. H.; REZNICK, D. N. Life-History Evolution in Guppies: III. The Impact of Prawn Predation on Guppy Life Histories. **Oikos**, v. 62, n. 1, p. 13–19, 1991.

ROSA, R; MENEZES, N.A; BRITSKI, H.A; COSTA, W.J.E; GROTH, F. Diversidade e conservação dos peixes da Caatinga. **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**, n. January, p. 149–161, 2003.

ROSSI, N. *et al.* Uncovering a hidden diversity: A new species of freshwater shrimp *Macrobrachium* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from Neotropical region (Brazil) revealed by morphological review and mitochondrial genes analyses. **Zootaxa**, v. 4732, n. 1, p. 177–195, 2020.

SABINO, J. H. F. *et al.* Riqueza, composição florística, estrutura e formas biológicas de macrófitas aquáticas em reservatórios do semiárido nordestino, Brasil. **Natureza online**, v. 13, n. 4, p. 184–194, 2015.

SAMPAIO, C. M. S. *et al.* Reproductive cycle of *Macrobrachium amazonicum* females (Crustacea, Palaemonidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 3, p. 551–559, 2007.

SANCHEZ, G. **plsdepot: Partial Least Squares (PLS) Data Analysis Methods**. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=plsdepot>. Acesso em: 1 out. 2019.

SANTOS, J. A. *et al.* Hydrochemistry and trophic state change in a large reservoir in the Brazilian northeast region under intense drought conditions. **Journal of Limnology**, v. 76, n.

1, p. 41–51, 2017.

SANTOS, J.; SAMPAIO, C.; FILHO, A. S. Male population structure of the Amazon river prawn (*Macrobrachium amazonicum*) in a natural environment. **Nauplius**, v. 14, n. 2, p. 55–63, 2006.

SCHNEIDER, B. *et al.* Associations between macrophyte life forms and environmental and morphometric factors in a large sub-tropical floodplain. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, n. February, p. 1–10, 2018.

SCULTHORPE, C. D. **The Biology of Aquatic Vascular Plants**. London: Edward Arnold Ltd, 1967. 610 p.

SILVA, J. N.; DE OLIVEIRA, G.; DA ROCHA, S. S. Microhabitat preferences of the freshwater prawn *Macrobrachium jelskii* (Decapoda: Palaemonidae). **Iheringia - Serie Zoologia**, v. 109, p. 1–7, 2019.

SILVA, R. C.; JACOBUCCI, G. B.; MOSSOLIN, E. C. Reproductive biology of *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) in a reservoir situated in Minas Gerais state, southeastern Brazil. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 45, n. 4, p. 776–786, 2017.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 866–880, 2014.

SUTHERLAND, W. J. *et al.* Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 1, p. 58–67, 2013.

TABOSA, A. B.; MATIAS, L. Q.; MARTINS, F. R. Live fast and die young: The aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. **Aquatic Botany**, v. 102, p. 71–78, 2012.

TEWS, J. *et al.* Animal species diversity driven by habitat heterogeneity / diversity : the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 79–92, 2004.

THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. **Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas**. Eduem, 2003.

THOMAZ, S. M.; CUNHA, E. R. DA. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 22, n. 02, p. 218–236, 2010.

TOKESHI, M.; ARAKAKI, S. Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. **Hydrobiologia**, v. 685, n. 1, p. 27–47, 2012.

TRINDADE, C. R. T.; LANDEIRO, V. L.; SCHNECK, F. Macrophyte functional groups elucidate the relative role of environmental and spatial factors on species richness and assemblage structure. **Hydrobiologia**, v. 823, n. 1, p. 217–230, 2018.

TUMINI, G. *et al.* The importance of biogeographical history and extant environmental conditions as drivers of freshwater decapod distribution in southern South America. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 5, p. 715–728, 2016.

VALE, V. F. *et al.* Shell use by sympatric hermit crab species in a seasonally open coastal lagoon in Northeastern Brazil. **Marine Ecology**, v. 38, n. 5, p. 1–14, 2017.

VALENTI, W. C. **Estudo populacional dos camarões de água doce *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) e *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Palaemonidae)**. 1984. Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1984.

VAN DER VALK, A. G. Water-level fluctuations in North American prairie wetlands. **Hydrobiologia**, v. 539, n. 1, p. 171–188, 2005.

VELLOSO, A. . L. *et al.* **Ecorregiões Propostas para o Bioma Caatinga**. (A. .L. Velloso, E. V. S. B. Sampaio, F. G. C. Pareyn, Eds.) Seminário de Planejamento Ecorregional da Caatinga. Recife: Instituto de Conservação ambiental The Nature Conservancy do Brasil, 2002.

VENTURA, E.; WINICK-SILVA, A.; SHINOZAKI-MENDES, R. A. Ovarian development and spawning of *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, decapoda). **Iheringia - Serie Zoologia**, v. 109, p. 1–8, 2019.

VERA-SILVA, A. L.; CARVALHO, F. L.; MANTELATTO, F. L. Distribution and genetic differentiation of *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Natantia: Palaemonidae) in Brazil reveal evidence of non-natural introduction and cryptic allopatric speciation. **Journal of Crustacean Biology**, v. 36, n. 3, p. 373–383, 2016.

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

VERGAMINI, F. G. **Análise comparativa entre populações costeiras e continentais do camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Palaemonidae) por meio de dados morfológicos e moleculares**. 2009. Dissertação (Mestrado) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

VERHOFSTAD, M. J. J. M.; BAKKER, E. S. Classifying nuisance submerged vegetation depending on ecosystem services. **Limnology**, v. 20, n. 1, p. 55–68, 2019.

VESIPA, R.; RIDOLFI, L. Impact of seasonal forcing on reactive ecological systems. **Journal of Theoretical Biology**, v. 419, n. July 2016, p. 23–35, 2017.

VOGT, G. Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. **Biological Reviews**, v. 88, n. 1, p. 81–116, 2013.

WALKER, P. D.; WIJNHOFEN, S.; VAN DER VELDE, G. Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. **Aquatic Botany**, v. 104, p. 80–87, 2013.

- WARFE, D. M.; BARMUTA, L. A. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. **Oecologia**, v. 150, n. 1, p. 141–154, 2006.
- WATANABE, T.; COLER, R. A.; PAZ, R. J. The implementation of a regional biomonitoring program in northeast Brazil. **Aquatic Ecosystem Health and Management**, v. 2, n. 2, p. 187–189, 1999.
- WIENS, J. J. *et al.* Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, v. 13, n. 10, p. 1310–1324, 2010.
- WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 12, p. 639–644, 2004.
- WILLIG, M. R.; PRESLEY, S. J. Biodiversity and disturbance. **Encyclopedia of the Anthropocene**, v. 3, p.45–51, 2018.
- WILSON, J. B. Mechanisms of Species Coexistence : Twelve Explanations For Hutchinson ' S ' Paradox of the Plankton ': Evidence From New Zealand Plant Communities. **New Zealand Ecological Society**, v. 13, n. 1, p. 17–42, 1990.
- YARRANTON, G. A. A plotless method of sampling vegetation. **The Journal of Ecology**, v. 54, n. 1, p. 229–237, 1966.
- YASUKO, K.; ANA, Y. Macrophyte diversity alters invertebrate community and fish diet. **Hydrobiologia**, v.848, n. 4, p. 913-927, 2021.
- ZIMMERMANN, B. L.; DAMBROS, C. S.; SANTOS, S. Association of microhabitat variables with the abundance and distribution of two neotropical freshwater decapods (Anomura: Brachyura). **Journal of Crustacean Biology**, v. 36, n. 2, p. 198–204, 2016.