

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CENTRO-OESTE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA EVOLUTIVA  
(Associação ampla entre a UNICENTRO e UEPG)

**A FORMA DA CARAPAÇA EM *AEGLA* (CRUSTACEA: ANOMURA)**

**ALINE ROSSI DE OLIVEIRA**

GUARAPUAVA

2013

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CENTRO-OESTE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA EVOLUTIVA**  
**(Associação ampla entre a UNICENTRO e UEPG)**

**A FORMA DA CARAPAÇA EM *AEGLA* (CRUSTACEA: ANOMURA)**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biologia Evolutiva da Universidade Estadual do Centro-Oeste em associação com a Universidade Estadual de Ponta Grossa como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas (área de concentração em Biologia Evolutiva).

Aluna: Aline Rossi de Oliveira

Orientador: Dr. Rafael Metri

GUARAPUAVA

2013

Catálogo na Publicação  
Biblioteca Central da UNICENTRO, Campus Guarapuava

Oliveira, Aline Rossi de  
O48f A forma da carapaça em *Aegla* (Crustacea: Anomura / Aline Rossi de  
Oliveira. -- Guarapuava, 2013  
x, 38 f. : il. ; 28 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual do Centro-Oeste,  
Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva, em associação ampla  
com a Universidade Estadual de Ponta Grossa, 2013

Orientador: Rafael Metri

Banca examinadora: Cassiana Baptista Metri, Rafael Augusto Gregati

Bibliografia

1. Biologia evolutiva. 2. Aeglidae. 3 . Forma - Biologia. 4. Evolução -  
Biologia. 5. Caranguejo - Biologia. I. Título. II. Programa de Pós-Graduação em  
Biologia Evolutiva.

CDD 595.3842

Dedico aos meus pais João e Aparecida, aos meus irmãos Susana e Márcio e ao meu namorado Everton.

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus, por guiar o meu caminho.

Aos meus pais, João e Aparecida e aos meus irmãos, Susana e Márcio pelo grande incentivo e ajuda aos meus estudos, e pela força nos momentos mais difíceis.

Ao meu namorado Everton, pelo incentivo, companheirismo e ajuda.

Ao meu professor orientador, Dr. Rafael Metri, pela contribuição dos seus conhecimentos e sugestões na orientação desta dissertação.

À Odete Lopes, curadora da coleção de eglídeos do museu de História Natural Capão da Imbuia, por ceder à coleção para as fotografias utilizadas aqui.

À Georgina Bond-Buckup e toda a sua equipe de trabalho, também por ceder à coleção de eglídeos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul para as fotografias.

Ao Professor Maurício Moura da Universidade Federal do Paraná, por nos receber e disponibilizar o seu tempo para discussões e sugestões.

Ao colega Paulo José de Brito Chaves, pela ajuda nas técnicas de morfometria geométrica.

A CAPES, pelo auxílio financeiro que me ajudou chegar à conclusão deste trabalho.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram para a conclusão desta pesquisa.

## Resumo

Os caranguejos utilizados neste estudo pertencem à família Aeglidae, ocorrem em águas continentais e são endêmicos do sul da América do Sul. Possuem corpo oval e achatado dorsoventralmente e carapaça marcada por um complexo arranjo de suturas. Aeglidae possui apenas um único gênero atual, *Aegla* Leach, 1820 consistindo de aproximadamente 70 espécies descritas, divididas pela filogenia mais completa em 5 subclados: A-B, constituídos por espécies do sul da Argentina e Chile; C, ao longo da Bacia do Paraná; D, ao longo dos afluentes oeste e Bacia do Uruguai e E, ao longo da Bacia do Uruguai. No presente estudo aplicou-se técnicas de morfometria geométrica em eglídeos brasileiros para melhor compreensão das variações morfológicas inter e intra-específicas, investigando se os possíveis padrões de variação da forma da carapaça tem associação com adaptações locais das populações estudadas ou se representam padrões evolutivos fixados dentro das diferentes linhagens. Utilizou-se três espécies com alto grau de parentesco do subclado C, *Aegla castro*, *A. parana*, e *A. schmitti* e ainda uma espécie coletada para estudos anteriores no rio Bananas em Guarapuava-PR, e três espécies também aparentadas, mas em outro subclado (subclado E), *A. ligulata*, *A. longirostri* e *A. inconspicua*. Registrou-se diferença significativa na forma da carapaça entre as espécies e entre as populações de mesma e ainda espécies de clados distintos e no contexto deste estudo, pouco aparentadas, com forma da carapaça mais semelhantes entre si do que com espécies de seu clado. Podemos dizer, portanto, que estes caranguejos possuem uma parte fixa da forma da carapaça, que nos permitiu reconhecê-los usando a morfometria geométrica e outra parte plástica, fazendo com que populações sejam diferentes de acordo com as características do ambiente em que vivem.

**Palavras-chave:** Aeglidae, forma, evolução.

## Abstract

Crabs used in this study belong to the family Aeglidae occur in inland waters and are endemic to southern South America. They have oval body and flattened dorsoventrally and carapace marked by a complex arrangement of sutures. Aeglidae has only one current genus, *Aegla* Leach, 1820 consisting of approximately 70 described species, divided by more complete phylogeny in 5 subclados: A-B, consisting of species of southern Argentina and Chile; C, along the Paraná Basin; D over the affluent west and the Basin of Uruguay and E, along the Uruguay River Basin. In the present study we applied geometric morphometric techniques in Brazilian eglídeos for better understanding of morphological variation inter and intra-specific, is investigating the possible patterns of variation in the shape of the carapace is associated with local adaptations of populations or whether they represent evolutionary patterns set within the different lineages. We used three species with a high degree of relatedness of subclade C, *Aegla castro*, *A. parana* and *A. schmitti* and even a species collected for previous studies on the river Bananas in Guarapuava - PR, and three closely related species also, but in another subclade (subclade E), *A. ligulata*, *A. longirostri* and *A. inconspicua*. Reported a significant difference in the shape of the carapace among species and among populations of the same species and even distinct clades and in the context of this study, some allied with the carapace shape more similar to each other than with their species clade. We can say, therefore, that these crabs have a fixed shape of the carapace, which allowed us to recognize them using geometric morphometrics and part plastic, causing populations to differ according to the characteristics of the environment in which they live.

**Keywords:** Aeglidae, shape, evolution.

## Lista de figuras

Figura 1: Árvore filogenética do gênero <i>Aegla</i> , dividida em subclados (A, B, C, D e E). A partir de Pérez-Losada <i>et al.</i> (2004).....	13
Figura 2: Mapa do sul da América do Sul mostrando a distribuição dos subclados dos caranguejos eglídeos, sendo A-B, constituídos por espécies do sul da Argentina e Chile; C, ao longo da Bacia do Paraná; D, ao longo dos afluentes oeste e Bacia do Uruguai e E, ao longo da Bacia do Uruguai. Adaptado de Pérez-Losada <i>et al.</i> (2004). ....	14
Figura 3: Localização dos 21 marcos anatômicos simétricos e homólogos realizados nas imagens digitais da superfície dorsal do cefalotórax de <i>Aegla</i> . Adaptado de Melo (2003). ....	20
Figura 4: Sobreposição de Procrustes, demonstrando que a região anterior da carapaça dos eglídeos, exceto o rosto é fixa e que a região posterior é bastante variável.....	22
Figura 5: Análise de variáveis canônicas (CVA) entre todas as espécies de eglídeos utilizadas, cada ponto é um indivíduo e cada cor uma espécie. As letras A, B e C indicam grupos de pontos de indivíduos com forma da carapaça mais parecida. Está demarcado o intervalo de confiança de 90% para cada espécie.....	26
Figura 6: Sobreposição da forma da carapaça das espécies de eglídeos localizadas no lado positivo e negativo do eixo CV1 na análise de variáveis canônicas (CVA). A. Sobreposição da forma nos dois extremos e B. Tendência de mudança da forma ao longo do eixo. ....	27
Figura 7: Sobreposição da forma da carapaça das espécies de eglídeos localizadas no lado positivo e negativo do eixo CV2 na análise de variáveis canônicas (CVA). A. Sobreposição da forma nos dois extremos e B. Tendência de mudança da forma ao longo do eixo. ....	28

## Lista de tabelas

Tabela 1: Número de indivíduos, localidade e data de coleta de cada população de eglídeos utilizada para representar a análise populacional. ....	19
Tabela 2: Descrição e localização dos 21 marcos anatômicos simétricos e homólogos realizados na margem e superfície dorsal do cefalotórax de <i>Aegla</i> . ....	20
Tabela 3: Função discriminante entre espécies de eglídeos do clado C, mostrando o valor de $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos. ....	23
Tabela 4: Função discriminante entre espécies de eglídeos dos clados C e E, mostrando o valor de $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos. ....	23
Tabela 5: Função discriminante entre espécies de eglídeos do clado E, mostrando o valor de $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos. ....	24
Tabela 6: Função discriminante entre populações de mesma espécie de eglídeos, mostrando o valor de $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos. ....	24

## Sumário

1. Introdução .....	10
2. Material e Métodos .....	17
2.1 Espécies utilizadas .....	17
2.2 Descrição morfológica das espécies utilizadas, segundo Melo (2003).....	17
2.3 Análise morfológica .....	18
3. Resultados .....	22
4. Discussão.....	30
5. Referências.....	36

## 1. Introdução

Os caranguejos da família Aeglidae, são os únicos decápodos anomuros ocorrentes em águas continentais. Possuem hábitos bentônicos, vivendo embaixo de pedras e folhas do substrato de ambientes límnicos, como rios, lagos, cavernas e riachos de correnteza. São endêmicos do sul da América do Sul, ocorrendo no Chile, Brasil, Bolívia, Uruguai, Paraguai e Argentina, com limite norte de ocorrência no município de Franca, estado de São Paulo (20°60'S e 47°40'W) e sul na Ilha "Madre de Dios", Província de Última Esperanza, Chile (50°01'10"S e 75°18'45"W). Podem habitar desde a profundidade de 320 m em lagos chilenos, até cerca de 4.500 m de altitude no noroeste argentino. São importantes nas cadeias alimentares por participarem da dieta de muitos animais como rãs, peixes e aves e por se alimentarem de larvas de simulídeos, algas, macrófitas e invertebrados bentônicos (Melo, 2003).

Os eglídeos possuem corpo oval e achatado dorsoventralmente, a parte posterior do abdome dobrada sobre a anterior e apenas 3 pares de pernas locomotoras, sendo o quarto par atrofiado (Melo, 2003). O tamanho do adulto não ultrapassa 60 mm de comprimento da carapaça e a cor varia de acordo com o substrato, de marrom esverdeado para quase preto, branco em espécies cavernícolas e em algumas populações lacustres espécimes azuis, amarelos, laranjas e vermelhos podem ser às vezes encontrados (Jara, 1989).

Existe um dimorfismo entre os sexos nos eglídeos, os machos geralmente apresentam tamanhos maiores de comprimento da carapaça do que as fêmeas. Estes padrões foram observados por Bueno *et al.* (2000) em *Aegla platensis* e por Swiech-Ayoub e Masunari (2001) e Fransozo *et al.* (2003) em *Aegla castro*. A maioria dos decápodos apresenta este padrão, pois as fêmeas sofrem longas intermudas relacionadas com a postura dos ovos, crescendo mais vagarosamente e atingindo tamanhos menores que os machos, além disso, quando estas estão incubando os ovos, cessam o crescimento somático (Gonçalves *et al.*, 2006). O tamanho dos quelípodos também é um traço de dimorfismo sexual, ambos os sexos geralmente apresentam a quela esquerda maior do que a direita na maioria das

populações, porém os quelípodos dos machos atingem tamanhos maiores (Bueno e Shimizu, 2009).

A desova ocorre principalmente durante o outono, porém algumas espécies desovam continuamente durante todo o ano. O período de incubação continua entre quatro e cinco meses, passando uma fêmea adulta por apenas um evento reprodutivo por ano. O recrutamento geralmente ocorre durante a primavera, nos meses de agosto a outubro (Bueno e Bond-Buckup, 2000) e os descendentes recrutam como caranguejos juvenis (desenvolvimento epimórfico) e permanecem com suas mães por 3 a 4 dias antes de viverem livremente (López-Greco *et al.*, 2004).

A família Aeglidae possui apenas um gênero atual, *Aegla* Leach, 1820, que abrange aproximadamente 70 espécies descritas, sendo 36 endêmicas do sul do Brasil. As suas relações sistemáticas e filogenéticas não são claras, devido a espécies novas continuarem sendo descritas (Bond-Buckup *et al.*, 2008).

Taxonomicamente, os Aeglidae foram incluídos na superfamília Galattheoidea, juntamente com Galattheoidea, Chirostylidae e Porcellanidae, porém evidências morfológicas e moleculares questionaram sua posição (Bond-Buckup *et al.*, 2008). Estudos realizados por Pérez-Losada *et al.* (2002) com base em marcadores moleculares, sugeriram a separação da família Aeglidae em uma superfamília particular e, posteriormente, Mc Laughlin *et al.* (2007) estudando características morfológicas externas, construíram uma filogenia para Anomura e reconheceram formalmente Aegloidea como uma superfamília independente.

Morfológicamente, os Aeglidae se assemelham aos demais membros de Galattheoidea (Melo, 2003), exceto em possuir desenvolvimento epimórfico (provavelmente relacionado à adaptação em ambientes de água doce), pleópodos vestigiais nos machos, estrutura das brânquias tipo tricobrânquias (enquanto os demais possuem tipo filobrânquias), presença de linhas calcificadas dividindo a carapaça em regiões discretas e estrutura dos espermatozóides (Pérez-Losada *et al.*, 2002).

Sobre as relações filogenéticas internas da família, Ortmann (1902) *apud* Pérez-Losada *et al.* (2004) propôs que as espécies de Aeglidae do Chile

representavam as formas mais primitivas do gênero e Schmitt (1942) *apud* Pérez-Losada *et al.* (2004), hipotetizou que os eglídeos da margem atlântica do sul da América seriam mais primitivos e as espécies abrangentes de lagos chilenos mais derivadas. No entanto, Feldmann (1984) e Feldman *et al.* (1998) *apud* Pérez-Losada *et al.* (*op cit*), baseando-se na descoberta do fóssil marinho *Hamuriaegla glaessneri* (fim do período Cretáceo à 75 milhões de anos) na Nova Zelândia, e *Protoaegla miniscula* (início do período cretáceo à 110 milhões de anos), no sul do México, sugeriram que os eglídeos primitivos vieram da região Indo-Pacífica e dispersaram para ambientes de água doce através do sul da América pela costa chilena.

As estimativas recentes de relações filogenéticas baseadas em dados moleculares sustentam a hipótese de origem pacífica de Aeglidae e sugerem que o grupo originou-se à cerca de 75 milhões de anos (Pérez-Losada *et al.*, 2004). Pérez-Losada *et al.* (*op cit*) construíram uma árvore filogenética bastante completa baseada em genes mitocondriais e nucleares (Figura 1). Estes autores dividiram geograficamente o grupo dentro de um clado ocidental, com 21 espécies, composto de dois subclados com distribuição sobreposta (A-B, constituídos por espécies do sul da Argentina e Chile) e um clado mais recente central-oriental, com 43 espécies, composto de três subclados bem reconhecidos (C ao longo da Bacia do Paraná; D, ao longo dos afluentes oeste e Bacia do Uruguai e E, ao longo da Bacia do Uruguai), apoiando a hipótese de origem pacífica dos eglídeos (Figura 2).

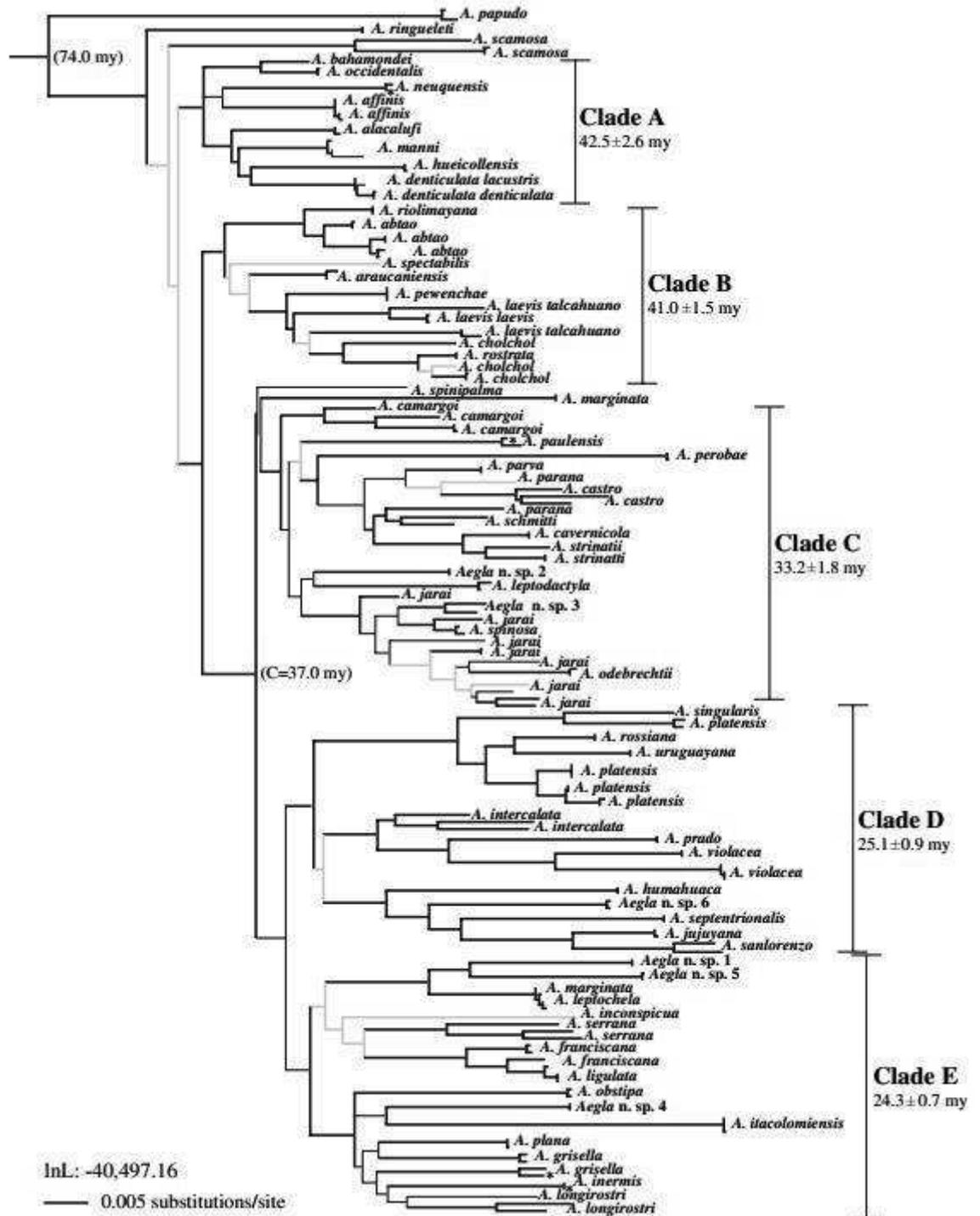


Figura 1: Árvore filogenética do gênero *Aegla*, dividida em subclados (A, B, C, D e E). A partir de Pérez-Losada *et al.* (2004).

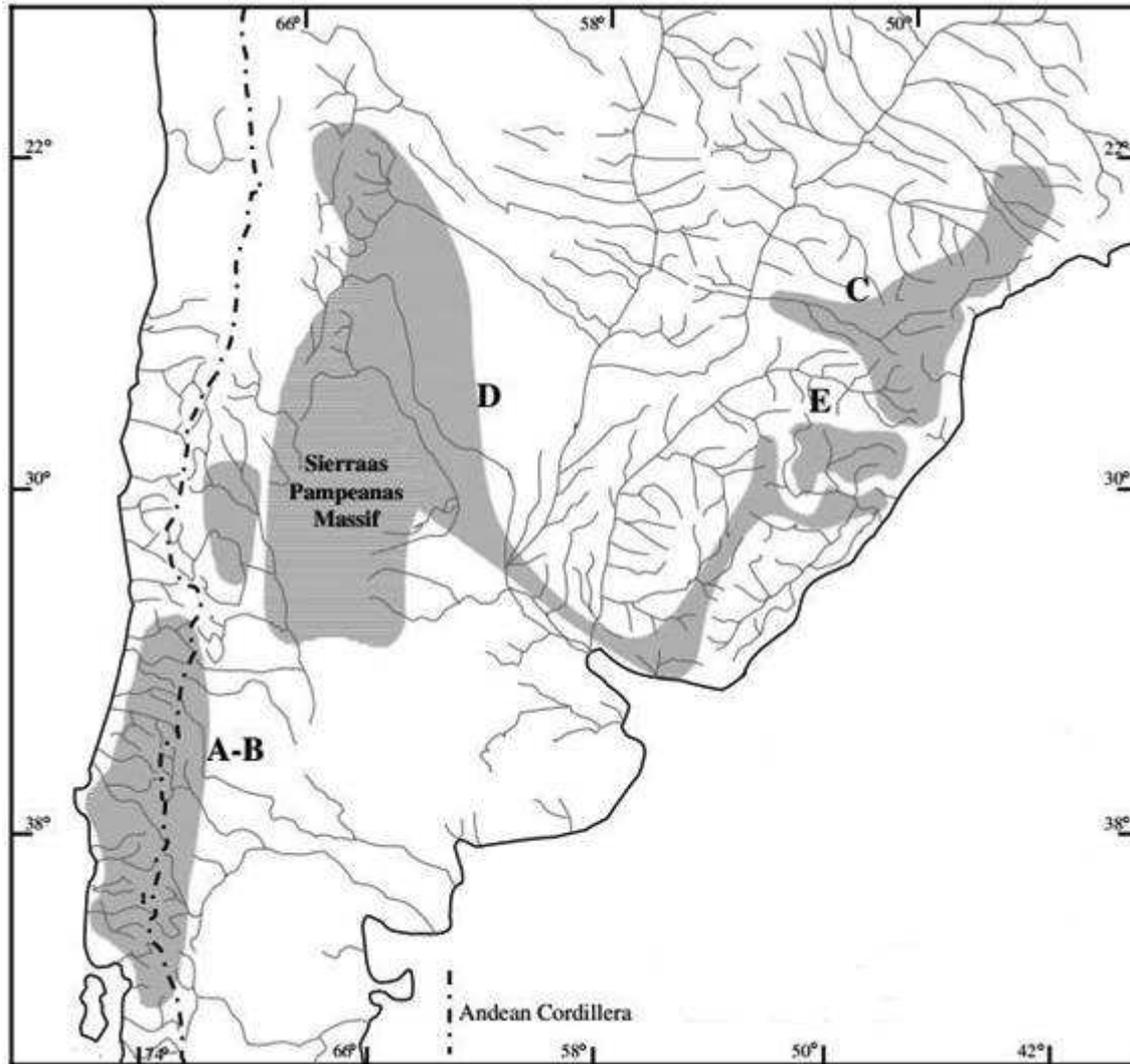


Figura 2: Mapa do sul da América do Sul mostrando a distribuição dos subclados dos caranguejos eglídeos, sendo A-B, constituídos por espécies do sul da Argentina e Chile; C, ao longo da Bacia do Paraná; D, ao longo dos afluentes oeste e Bacia do Uruguai e E, ao longo da Bacia do Uruguai. Adaptado de Pérez-Losada *et al.* (2004).

A família Aeglididae possui uma alta variabilidade morfológica, sendo investigada por muitos pesquisadores, os quais enfatizaram as dificuldades em estabelecer uma clara distinção entre as espécies (Jara, 1986; Martin e Abele, 1988; Giri e Collins, 2004; Giri e Loy, 2008). Possuem a superfície dorsal da carapaça marcada por um complexo arranjo de suturas e, curiosamente, essas características não são utilizadas na taxonomia tradicional do grupo (vide a chave dicotômica encontrada em Melo, 2003), enquanto outras normalmente usadas podem ser bastante confusas. Desta forma, os eglídeos parecem ter características ideais para

o estudo de forma, sendo que a morfometria geométrica poderia inclusive auxiliar na identificação de espécies.

A morfometria geométrica é um conjunto de técnicas baseadas na análise de contornos de estruturas ou do estabelecimento de pontos anatômicos de referência que possam ser reconhecidos como homólogos em todos os espécimes estudados (Zelditch *et al.*, 2004). É uma ferramenta inovadora e importante em estudos ecológicos e evolutivos, buscando as causas ecológicas ou filogenéticas da variação de forma entre estágios ontogenéticos, sexos, táxons e populações diferentes do mesmo táxon (Reis, 1988; Filho, 2004).

Indivíduos pertencentes ao mesmo táxon e vivendo juntos possivelmente exibem o mesmo hábito de vida, podendo estar sujeitos a mesma pressão de seleção. Porém, é possível encontrar entre eles diferenças fenotípicas, como variação na arquitetura do plano corpóreo, causadas por fatores intrínsecos como espécies, idade, tamanho do corpo ou sexo e fatores extrínsecos, associados com o ambiente, influenciando na expressão fenotípica com respostas plásticas, variações alométricas ou diferenças ontogenéticas. A interação entre fatores intrínsecos e extrínsecos é a principal origem de variação que modula a expressão fenotípica em geral e a variação morfológica em particular (Koehl, 2000; Rongling *et al.*, 2003; Bonduriansky, 2007).

Poucos estudos relacionados à variação morfológica nos eglídeos foram realizados até agora, dentre estes destacam-se: Giri e Loy (2008) que estudaram diferenças morfológicas na forma da carapaça de *A. neuquensis*, comparando populações vivendo com *A. riolimayana* e populações vivendo sozinhas; Giri e Collins (2004) que analisaram *A. uruguayana* e *A. platensis*, duas espécies simpátricas que ocorrem na Bacia La Plata para descrever a variação interespecífica; Trevisan e Masunari (2010) que analisaram a variação morfológica de machos adultos de *A. schmitti* dentro de populações de riachos e rios localizados em ambos os lados das montanhas da Serra do Mar; Barría *et al.* (2011) que estudaram expressões fenotípicas da carapaça de populações de *A. araucaniensis* habitantes sozinhas do rio Santo Domingo e populações sobre territorialismo de *A. abtao* e *A. denticulata* no rio Collilelfu no Chile; e Hepp *et al.* (2012) que estudaram

variação morfológica em populações de *A. plana* de três bacias da região de Campos de Cima da Serra- RS.

A maioria dos trabalhos mencionados acima analisou a variação morfológica intraespecífica nos eglídeos, exceto Giri e Collins (2004) que estudaram a variação morfológica interespecífica, porém em espécies simpátricas. O presente estudo teve como objetivo aplicar técnicas de morfometria geométrica em eglídeos brasileiros para melhor compreender as variações morfológicas inter e intraespecíficas, investigando se os possíveis padrões de variação da forma da carapaça tem associação com adaptações locais das populações estudadas ou se representam padrões evolutivos fixados dentro das diferentes linhagens.

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Espécies utilizadas

As espécies utilizadas no presente estudo foram selecionadas a partir da análise da árvore filogenética mais recente e abrangente para o gênero *Aegla*, apresentada por Pérez-Losada *et al.* (2004). Utilizaram-se três espécies com alto grau de parentesco (do subclado C em Pérez-Losada *et al.*, 2004 e na Figura 1), *Aegla castro*, *Aegla parana* e *Aegla schmitti*, com ocorrência preferencialmente no estado do Paraná; e três espécies também aparentadas, mas de outro subclado (subclado E): *Aegla ligulata*, *Aegla longirostri* e *Aegla inconspicua*, ocorrentes no Rio Grande do Sul. Diferentes populações de cada espécie foram analisadas. As espécies “paranaenses” foram fotografadas no Museu de História Natural do Capão da Imbuia, em Curitiba- PR e as demais na coleção de eglídeos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em Porto Alegre- RS. Ainda foram adicionados às análises indivíduos coletados no rio Bananas em Guarapuava-PR com ajuda de puçás e armadilhas com iscas, que apresentam controvérsias quanto à identificação e são nominados como *Aegla* sp.

### 2.2 Descrição morfológica das espécies utilizadas, segundo Melo (2003).

*Aegla castro* possui margens laterais da carapaça expandidas na região branquial; espinho ântero-lateral da carapaça ultrapassando a base da córnea; aréola retangular, longa e estreita; rostro longo nos machos adultos, acuminado, carenado em todo o seu comprimento, ocorrendo no sudoeste de São Paulo, norte e nordeste do Paraná.

*Aegla parana* possui espinho ântero-lateral da carapaça longo, ultrapassando a metade da córnea; rostro muito longo nos adultos, estiliforme, carenado em todo o seu comprimento e distribui-se na Argentina (Misiones) e Brasil (sudoeste, sul e sudeste do Paraná e norte de Santa Catarina).

*Aegla schmitti* possui espinho ântero-lateral da carapaça ultrapassando a metade da córnea; rostro longo nos machos adultos, carenado em todo o seu comprimento. Sua distribuição geográfica é restrita ao Brasil, abrangendo o sudeste

do estado de São Paulo, nordeste, leste e sudeste do Paraná e norte de Santa Catarina (Bond-Buckup e Buckup, 1994).

*Aegla ligulata* possui espinho ântero-lateral da carapaça ultrapassando a base da córnea; rostro linguiforme, baixo, fortemente escavado, distribuindo-se no nordeste do Rio Grande do Sul.

*Aegla longirostri* possui margens laterais da área branquial anterior da carapaça pouco expandidas com tubérculos e tubérculos escamiformes; espinho ântero-lateral da carapaça ultrapassando a metade da córnea; rostro muito longo, estiliforme, carenado em todo o seu comprimento, distribuindo-se no centro e leste do Rio Grande do Sul.

*Aegla inconspicua* possui espinho ântero-lateral da carapaça alcançando a metade da córnea; rostro triangular, largo na base, moderadamente deflexo, reto, fortemente escavado, carenado em todo seu comprimento, distribuindo-se no nordeste do Rio Grande do Sul.

### **2.3 Análise morfológica**

Realizou-se imagens digitais com câmera Samsung ES80 da vista dorsal do cefalotórax de 30 exemplares machos adultos, pertencentes a diferentes populações, para representar cada espécie. Em todas as fotos, foi mantida sempre a mesma distância focal com auxílio de um cavalete de madeira e uma base para posicionamento, onde também podia ser regulada a altura de acordo com o tamanho do caranguejo.

Para a análise populacional, selecionaram-se as populações que possuíam mais indivíduos dentre os 30 exemplares fotografados, totalizando quatro populações de cada espécie, exceto *A. schmitti* com três populações. O número de indivíduos, localidade e data de coleta de cada população utilizada estão representados na Tabela 1.

Tabela 1: Número de indivíduos, localidade e data de coleta de cada população de eglídeos utilizada para representar a análise populacional.

<b>Clado C</b>				
<b>Espécie</b>	<b>População</b>	<b>Nº de indivíduos</b>	<b>Localidade</b>	<b>Data de coleta</b>
<i>Aegla parana</i>	01	10	Rio Iguaçu, Vila Palmira, São Mateus do Sul-PR.	02/10/1966
<i>Aegla parana</i>	02	5	Rio Iguaçu, Pinhão-PR.	04/10/1987 a 10/10/1987
<i>Aegla parana</i>	03	4	Rio Jordão, Montante da Barragem Lutscher, Pinhão-PR.	20/10/1992
<i>Aegla parana</i>	05	7	Rio Jordão, Reserva do Iguaçu.	24/04/1996
<i>Aegla schmitti</i>	08	21	Rio Irai, Chácara Verde, Quatro Barras-PR.	?/11/1998
<i>Aegla schmitti</i>	09	4	Rio Irai, Pinhais-PR.	27/12/1967
<i>Aegla schmitti</i>	10	5	Rio Maurício, Manduituba-PR.	15/12/1972
<i>Aegla castro</i>	13	5	Rio Irai.	17/08/2001
<i>Aegla castro</i>	14	8	Parque Estadual de Cachambu.	22/10/1983
<i>Aegla castro</i>	15	7	Rio Quebra Perna, Vila Velha, Ponta Grossa-PR.	28/05/1984 a 31/05/1984
<i>Aegla castro</i>	22	3	Parque Estadual de Cachambu, Londrina-PR.	21/10/1983
<b>Clado E</b>				
<i>Aegla ligulata</i>	27	5	Afluente do rio Santana, Margem direita da bacia Camisa, Antas-RS.	28/11/2004
<i>Aegla ligulata</i>	28	2	Arroio Contendos, Rota do Sol.	23/09/1997
<i>Aegla ligulata</i>	29	14	Bacia Tainhas, Rota do Sol, Contendas.	04/06/1997
<i>Aegla ligulata</i>	31	9	Rio Baio Branco, RS020, Tainhas, Cambará-RS.	27/11/2004
<i>Aegla inconspicua</i>	33	3	Nascente do Rio Lavapés, Bacia do Caí, Canela-RS.	11/09/2004
<i>Aegla inconspicua</i>	34	4	Canela-RS.	12/09/2004
<i>Aegla inconspicua</i>	35	9	Arroio Cerrito, Bacia do Rio Caí, São Francisco de Paula-RS.	09/10/2004
<i>Aegla inconspicua</i>	37	12	Arroio Cerrito, Maquiné-RS.	19/10/2001
<i>Aegla longirostri</i>	43	5	?	25/11/2009
<i>Aegla longirostri</i>	48	3	Novo Treviso, Faxinal e Soturno-RS	?/?/1982
<i>Aegla longirostri</i>	49	3	Arroio Afluente do Rio Carneiro, Bacia do Rio Taquari, Casca-RS.	30/10/2000
<i>Aegla longirostri</i>	54	5	Arroio dos Ratos, Parte Baixa, RS	03/12/2003 a 04/12/2003

Foram utilizados os programas tpsUtil versão 1.46 para a conversão das imagens para o formato “.tps” e tpsdig2 versão 2.16 para a obtenção de 21 marcos anatômicos simétricos e homólogos presentes na carapaça dos eglídeos. Cada

imagem foi marcada em triplicata para diminuição da margem de erro (Figura 3 e Tabela 2).

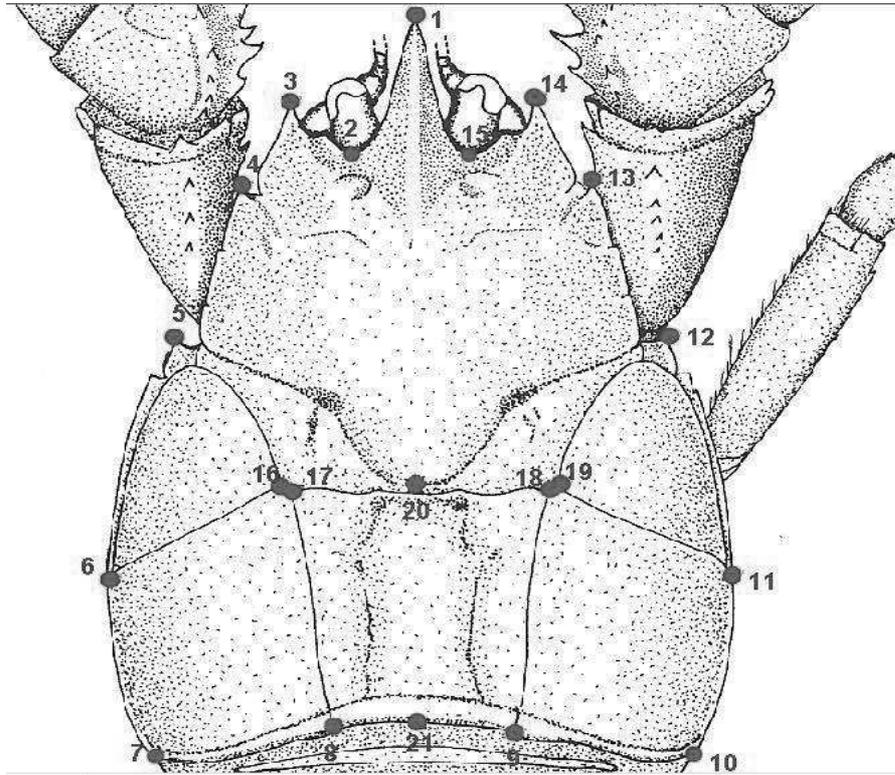


Figura 3: Localização dos 21 marcos anatômicos simétricos e homólogos realizados nas imagens digitais da superfície dorsal do cefalotórax de *Aegla*. Adaptado de Melo (2003).

Tabela 2: Descrição e localização dos 21 marcos anatômicos simétricos e homólogos realizados na margem e superfície dorsal do cefalotórax de *Aegla*.

(Continua)

Marcos	Posição anatômica
1	Extremidade do rostró
2	Sino orbital esquerdo
3	Extremidade do espinho ântero-lateral esquerdo
4	Extremidade do lobo hepático esquerdo
5	Extremidade do dente epibrânquial esquerdo
6	Cruzamento da linha branquial esquerda
7	Extremidade distal da área branquial esquerda
8	Extremidade posterior da linha dorsal longitudinal esquerda
9	Extremidade posterior da linha dorsal longitudinal direita
10	Extremidade distal da área branquial direita
11	Cruzamento da linha branquial direita

Tabela 2: Descrição e localização dos 21 marcos anatômicos simétricos e homólogos realizados na margem e superfície dorsal do cefalotórax de *Aegla*.

(Conclusão)

<b>Marcos</b>	<b>Posição anatômica</b>
<b>12</b>	Extremidade do dente epibrânquial direito
<b>13</b>	Extremidade do lobo hepático direito
<b>14</b>	Extremidade do espinho ântero-lateral direito
<b>15</b>	Sino orbital direito
<b>16</b>	Extremidade anterior da linha barra esquerda
<b>17</b>	Extremidade posterior da linha barra esquerda
<b>18</b>	Extremidade posterior da linha barra direita
<b>19</b>	Extremidade anterior da linha barra direita
<b>20</b>	Base do sulco cervical
<b>21</b>	Extremidade central posterior do cefalotórax

No programa Morpho J versão 1.05d foi realizada a sobreposição de Procrustes com os dados de marcos de todas as espécies de eglídeos utilizadas, para remover a variação em tamanho e posição, extraído-se assim a informação da forma. Em seguida aplicou-se uma análise discriminante entre as espécies (par a par) e entre populações de mesma espécie (par a par), visando verificar se os grupos poderiam ser distinguidos de forma confiante. Posteriormente, obteve-se uma análise de variáveis canônicas (CVA) entre as espécies, maximizando a separação de grupos especificados.

O programa Morpho J ainda foi utilizado para a retirada dos dados do tamanho de centróide (definido pela raiz quadrada da soma ao quadrado das distâncias entre os marcos anatômicos e o centróide, que é o vetor correspondente às médias das coordenadas X e Y de todos os pontos marcados em cada fotografia) das espécies e dos clados, os quais foram testados respectivamente, pela análise de variância (ANOVA) e pelo teste t para verificar se diferiam em relação à média geral.

Os programas mencionados neste trabalho estão disponíveis gratuitamente na rede mundial de computadores e encontram-se citados na seção de referências.

### 3. Resultados

A forma da região anterior da carapaça dos eglídeos, exceto o rostro é fixa (pontos 2, 3, 4, 5, 12, 13, 14, 15) e a forma da região posterior é bastante variável (pontos 6, 7, 10, 11), conforme demonstrado pela sobreposição de Procrustes na Figura 4.

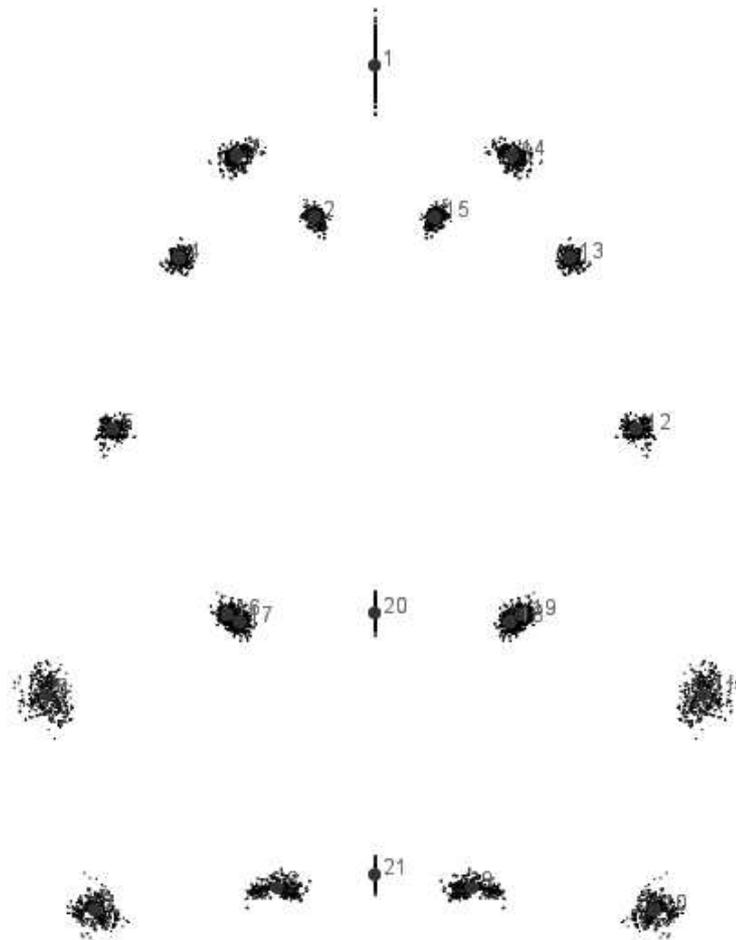


Figura 4: Sobreposição de Procrustes, demonstrando que a região anterior da carapaça dos eglídeos, exceto o rostro é fixa e que a região posterior é bastante variável.

As espécies analisadas diferiram na forma da carapaça quando comparadas par a par ( $p < 0,05$  em todos os casos nas análises discriminantes). As Tabelas 3, 4 e 5 sintetizam as análises discriminantes realizadas entre os pares de espécies, demonstrando o valor de  $p$ , a distância de Mahalanobis (quanto maior a distância de

Mahalanobis entre o par de espécies, maior a diferença entre a forma de suas carapaças), e a porcentagem de acertos.

Tabela 3: Função discriminante entre espécies de eglídeos do clado C, mostrando o valor de  $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos.

<b>Comparações entre espécies do clado C</b>	<b><math>p</math></b>	<b>Distância de Mahalanobis</b>	<b>Porcentagem de acertos (%)</b>
<i>Aegla castro</i> X <i>Aegla</i> sp.	<.0001	8,198	1,00 x 1,00
<i>Aegla castro</i> X <i>Aegla parana</i>	<.0001	7,8302	1,00 x 1,00
<i>Aegla castro</i> X <i>Aegla schmitti</i>	<.0001	2,404	0,90 x 0,94
<i>Aegla</i> sp X <i>Aegla parana</i>	<.0001	6,5757	1,00 x 1,00
<i>Aegla</i> sp X <i>Aegla schmitti</i>	<.0001	10,4657	1,00 x 1,00
<i>Aegla parana</i> X <i>Aegla schmitti</i>	<.0001	9,2989	1,00 x 1,00

Tabela 4: Função discriminante entre espécies de eglídeos dos clados C e E, mostrando o valor de  $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos.

<b>Comparações entre espécies dos clados C e E</b>	<b><math>p</math></b>	<b>Distância de Mahalanobis</b>	<b>Porcentagem de acertos (%)</b>
<i>Aegla longirostri</i> X <i>Aegla castro</i>	<.0001	7,8771	1,00 x 1,00
<i>Aegla longirostri</i> X <i>Aegla</i> sp.	<.0001	5,7959	1,00 x 1,00
<i>Aegla longirostri</i> X <i>Aegla parana</i>	<.0001	4,6504	1,00 x 1,00
<i>Aegla longirostri</i> X <i>Aegla schmitti</i>	<.0001	8,5889	1,00 x 1,00
<i>Aegla castro</i> X <i>Aegla inconspicua</i>	<.0001	7,7566	1,00 x 1,00
<i>Aegla castro</i> X <i>Aegla ligulata</i>	<.0001	8,3095	1,00 x 1,00
<i>Aegla</i> sp. X <i>Aegla inconspicua</i>	<.0001	11,4021	1,00 x 1,00
<i>Aegla</i> sp. X <i>Aegla ligulata</i>	<.0001	10,6137	1,00 x 1,00
<i>Aegla inconspicua</i> X <i>Aegla parana</i>	<.0001	10,3747	1,00 x 1,00
<i>Aegla inconspicua</i> X <i>Aegla schmitti</i>	<.0001	7,6296	1,00 x 1,00
<i>Aegla ligulata</i> X <i>Aegla parana</i>	<.0001	10,4345	1,00 x 1,00
<i>Aegla ligulata</i> X <i>Aegla schmitti</i>	<.0001	7,6576	1,00 x 1,00

Tabela 5: Função discriminante entre espécies de eglídeos do clado E, mostrando o valor de  $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos.

Comparações entre espécies do clado E	$p$	Distância de Mahalanobis	Porcentagem de acertos (%)
<i>Aegla longirostri</i> X <i>Aegla inconspicua</i>	<.0001	8,4949	1,00 x 1,00
<i>Aegla longirostri</i> X <i>Aegla ligulata</i>	<.0001	7,9333	1,00 x 1,00
<i>Aegla inconspicua</i> X <i>Aegla ligulata</i>	<.0001	2,0153	0,93 x 0,97

As populações de mesma espécie também diferiram na forma da carapaça quando comparadas par a par ( $p < 0,05$  em todos os casos nas análises discriminantes), exceto as populações de *A. longirostri* (L48-L49) (Tabela 6).

Tabela 6: Função discriminante entre populações de mesma espécie de eglídeos, mostrando o valor de  $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos.

(Continua)

Comparações entre Populações da mesma espécie	$p$	Distância de Mahalanobis	Porcentagem de acertos (%)
<b><i>Aegla castro</i></b>			
c13 -- c14	<.0001	27,4246	1,00 x 1,00
c13 -- c15	<.0001	44,3152	1,00 x 1,00
c13 -- c22	<.0001	78,235	1,00 x 1,00
c14 -- c15	<.0001	22,2862	1,00 x 1,00
c14 -- c22	<.0001	23,2948	1,00 x 1,00
c15 -- c22	<.0001	73,1731	1,00 x 1,00
<b><i>Aegla parana</i></b>			
p01 -- p02	<.0001	13,7937	1,00 x 1,00
p01 -- p03	<.0001	25,2352	1,00 x 1,00
p01 -- p05	<.0001	10,1275	1,00 x 1,00
p02 -- p03	<.0001	31,1455	1,00 x 1,00
p02 -- p05	<.0001	21,7609	1,00 x 1,00
p03 -- p05	<.0001	21,3443	1,00 x 1,00
<b><i>Aegla schmitti</i></b>			
s08 -- s09	<.0001	5,0662	1,00 x 1,00

Tabela 6: Função discriminante entre populações de mesma espécie de eglídeos, mostrando o valor de  $p$ , a Distância de Mahalanobis e a porcentagem de acertos.

(Conclusão)

Comparações entre Populações da mesma espécie	$p$	Distância de Mahalanobis	Porcentagem de acertos (%)
<b><i>Aegla schmitti</i></b>			
s08 -- s10	<.0001	6,8165	1,00 x 1,00
s09 -- s10	<.0001	38,279	1,00 x 1,00
<b><i>Aegla longirostri</i></b>			
L43 -- L48	<.0001	52,7141	1,00 x 1,00
L43 -- L49	0,0017	25,4436	1,00 x 1,00
L43 -- L54	<.0001	27,4126	1,00 x 1,00
L48 -- L49	0,1452	40,5569	1,00 x 1,00
L48 -- L54	<.0001	118,0311	1,00 x 1,00
L49 -- L54	0,0001	50,8048	1,00 x 1,00
<b><i>Aegla inconspicua</i></b>			
i33 -- i34	0,0285	231,4267	1,00 x 1,00
i33 -- i35	0,0002	6,2041	1,00 x 1,00
i33 -- i37	<.0001	12,2203	1,00 x 1,00
i34 -- i35	<.0001	20,8193	1,00 x 1,00
i34 -- i37	<.0001	11,6105	1,00 x 1,00
i35 -- i37	<.0001	12,649	1,00 x 1,00
<b><i>Aegla ligulata</i></b>			
l27 -- l28	0,0249	289,8197	1,00 x 1,00
l27 -- l29	<.0001	15,6253	1,00 x 1,00
l27 -- l31	<.0001	22,4993	1,00 x 1,00
l28 -- l29	<.0001	11,7669	1,00 x 1,00
l28 -- l31	<.0001	15,0986	1,00 x 1,00
l29 -- l31	<.0001	4,5385	0,97 x 1,00

Verificou-se a formação de três grupos especificados, constituídos por espécies que possuem formas da carapaça mais semelhantes entre si (Figura 5):

grupo 1 composto por *A. parana* e *Aegla* sp. do clado C e *A. longirostri* do clado E; grupo 2 composto por *A. castro* e *A. schmitti* ambas do clado C; e grupo 3 composto por *A. ligulata* e *A. inconspicua* ambas do clado E (análise de variáveis canônicas). Constatou-se que espécies de clados distintos possuem formas da carapaça mais semelhantes do que espécies de mesmo clado, discordando da filogenia proposta utilizada.

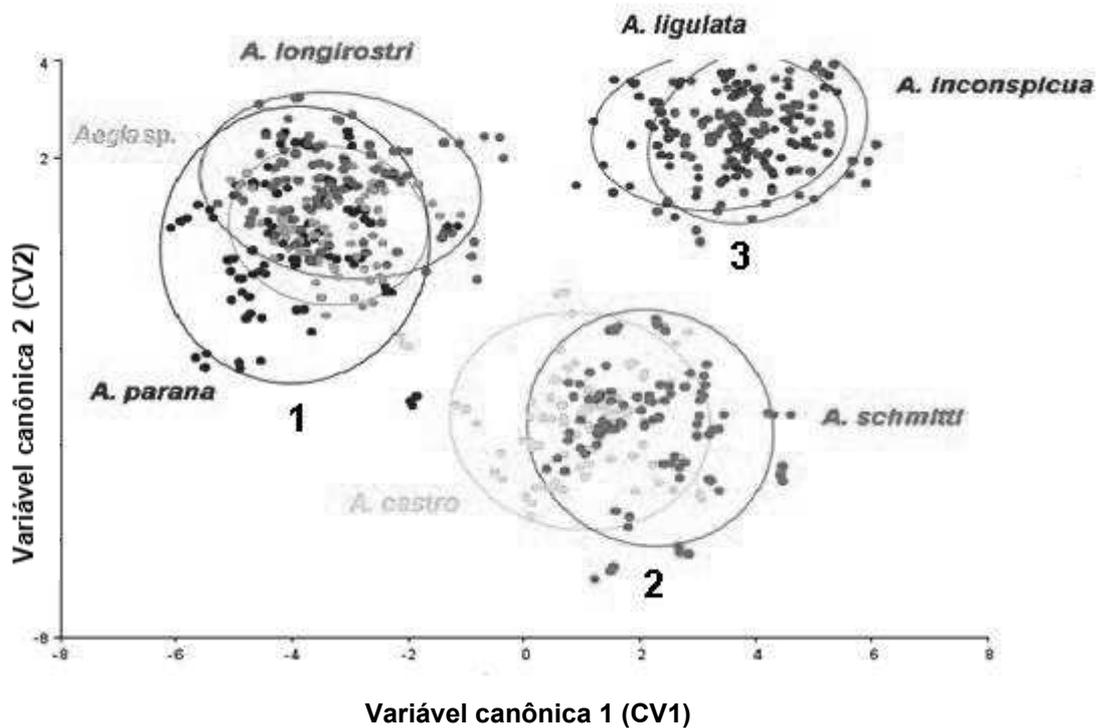


Figura 5: Análise de variáveis canônicas (CVA) entre todas as espécies de eglídeos utilizadas, cada ponto é um indivíduo e cada cor uma espécie. Os números 1, 2 e 3 indicam grupos de pontos de indivíduos com forma da carapaça mais parecida. Está demarcado o intervalo de confiança de 90% para cada espécie.

A variável canônica 1 (eixo CV1) demonstrou relação positiva com o comprimento do rostro e negativa com largura da região posterior da carapaça (Figura 6), de forma que, no gráfico da Figura 5, quanto maior o valor do eixo CV1, o rostro é mais alongado e a região posterior da carapaça é mais estreita. A variável canônica 2 (eixo CV2) relacionou-se com a posição dos espinhos ântero-laterais e largura da carapaça (Figura 7), de modo que quanto maior o valor do eixo CV2 no gráfico da Figura 5, mais estreito o ângulo formado pelos espinhos ântero-laterais e mais larga a região da carapaça na altura do cruzamento da linha branquial.

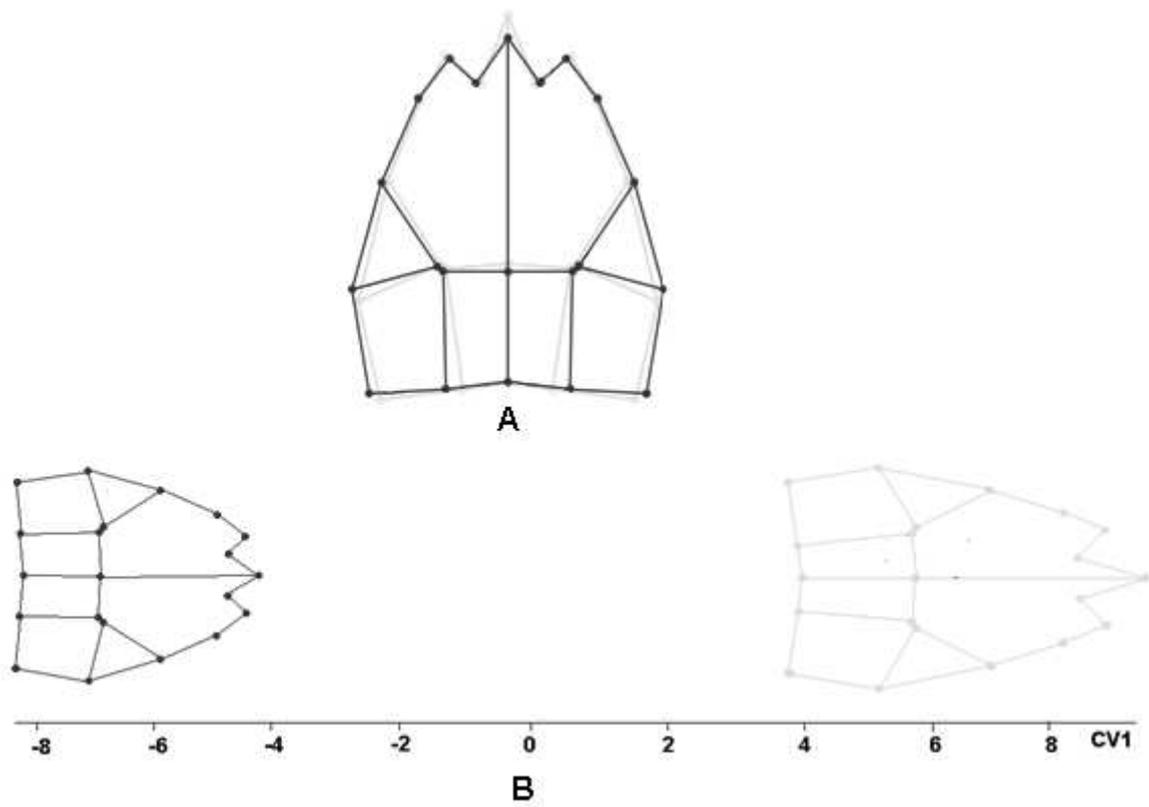


Figura 6: Sobreposição da forma da carapaça das espécies de eglídeos localizadas no lado positivo e negativo do eixo CV1 na análise de variáveis canônicas (CVA). A. Sobreposição da forma nos dois extremos e B. Tendência de mudança da forma ao longo do eixo.

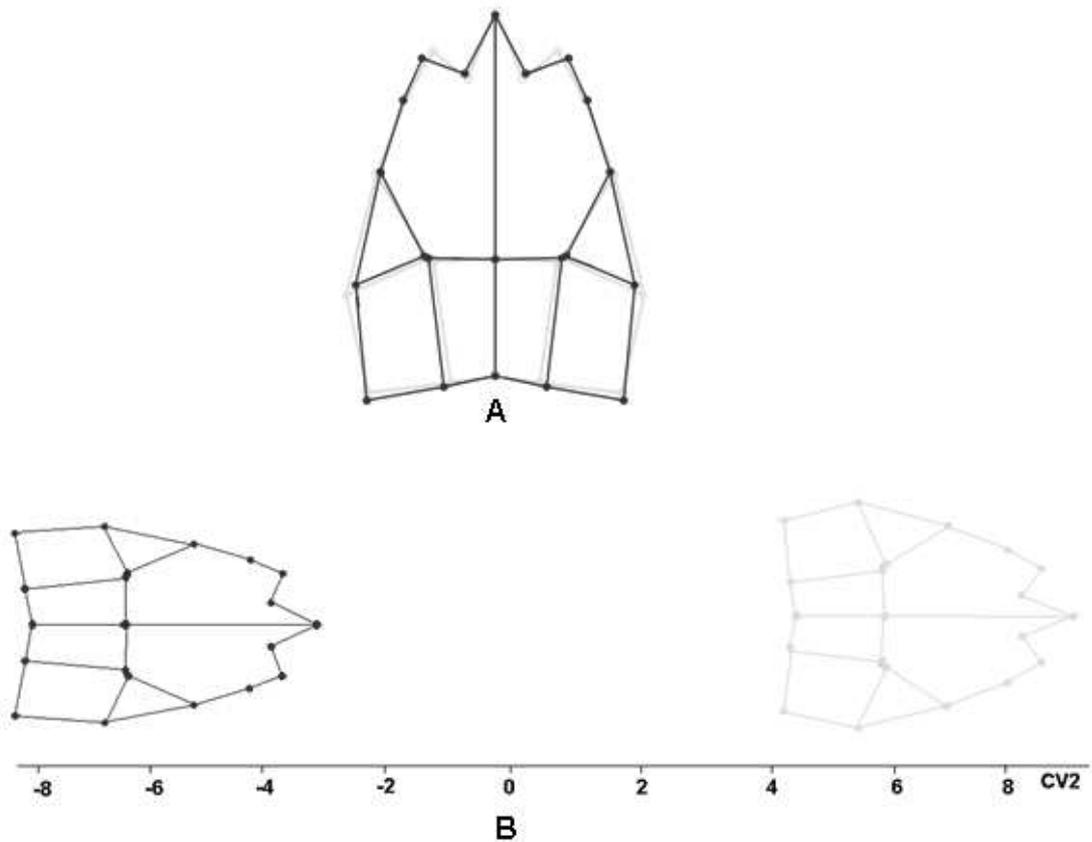


Figura 7: Sobreposição da forma da carapaça das espécies de eglídeos localizadas no lado positivo e negativo do eixo CV2 na análise de variáveis canônicas (CVA). A. Sobreposição da forma nos dois extremos e B. Tendência de mudança da forma ao longo do eixo.

Analisando-se a sobreposição dos eixos CV1 e CV2 no gráfico da análise de variáveis canônicas (CVA) (Figura 5), constatou-se que *A. inconspicua* e *A. ligulata* possuem rostro mais alongado, espinhos ântero-laterais formando ângulos mais estreitos e região posterior da carapaça um pouco mais estreita, porém mais larga na altura do cruzamento da linha branquial que *A. schmitti* e *A. castro*, que por sua vez possuem rostro mais alongado, espinhos ântero-laterais formando ângulos mais abertos e região posterior da carapaça mais estreita, inclusive na altura do cruzamento da linha branquial que *A. parana* e *A. longirostri*.

*Aegla* sp diferiu na forma da carapaça quando comparada par a par com todas as espécies dos clados C e E ( $p < 0,05$  em todos os casos nas análises discriminantes, Tabelas 3, 4 e 5), porém apresentou uma proximidade morfológica com *A. parana* e *A. longirostri* (Análise de variáveis canônicas, Figura 5).

As espécies e os clados não apresentaram diferenças significativas no tamanho do centróide em relação à média geral ( $p > 0,05$ ), indicando que as espécies de eglídeos estudadas não possuem grande diferença em tamanho da carapaça.

#### 4. Discussão

Indivíduos pertencentes a um mesmo táxon tendem a ter planos corpóreos similares, porque existem mecanismos genéticos e de desenvolvimento que mantêm um padrão macroevolucionário de expressões fenotípicas (Carrol *et al.*, 2001). No entanto, fatores extrínsecos associados com o ambiente podem influenciar a expressão fenotípica com respostas plásticas, variações alométricas ou diferenças ontogenéticas (Rongling *et al.*, 2003).

A plasticidade fenotípica, habilidade que um genótipo tem de expressar formas alternativas de morfologia, estado fisiológico e/ou comportamento em resposta a condições ambientais, é uma fonte de variação morfológica dentro das populações naturais (Schlichting, 1986). Uma ampla diversidade de organismos expressa plasticidade fenotípica em respostas a aspectos bióticos e abióticos dos seus ambientes, incluindo mudanças em seu comportamento, fisiologia, morfologia, crescimento, história de vida e demografia, podendo ser expressa também através da expectativa de vida de um único indivíduo ou através de gerações (Karbon e Baldwin, 1997; Dewitt e Scheiner, 2004; Agrawal *et al.* 1999).

A variação morfológica também pode ser dirigida pelas forças evolutivas como a mutação gênica e a seleção natural, que podem levar a novas variantes melhores adaptadas para o ambiente onde vivem (Rieseberg, 2001). As variações do ambiente como temperatura, salinidade e pH podem exercer diferentes pressões seletivas e em condições de isolamento reprodutivo podem levar a variação morfológica dentro da espécie (Trevisan e Masunari, 2010).

A família Aeglidæ possui uma alta variabilidade morfológica que dificulta a distinção clara entre as espécies (Giri e Loy, 2008). Poucos dados sobre a evolução e variação desta família são disponíveis na literatura.

O presente estudo analisou a variação morfológica destes caranguejos em nível inter e intraespecífico, para entender se a variação encontrada na forma da carapaça está relacionada a adaptações ecológicas ao habitat ou com a história evolutiva.

Registrou-se diferença significativa na forma da carapaça entre as espécies e entre as populações da mesma espécie e ainda espécies de clados distintos e no

contexto deste estudo, pouco aparentadas, com forma da carapaça mais semelhante entre si do que com espécies de seu próprio clado. Estes resultados indicam que características específicas do ambiente onde as populações vivem, levam a adaptações ecológicas distintas que são responsáveis pela variação morfológica.

As populações de *A. longirostri* L48 e L49, foram o único par que apresentou semelhança significativa na forma da carapaça, podendo estas ter vivido em rios com características semelhantes e, portanto, adaptadas de forma semelhante. De acordo com os dados cedidos pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul, onde os exemplares estudados destas populações estão depositados, L48 foi coletada nas cidades de Novo Treviso, Faxinal e Soturno-RS em 1982, enquanto L49 no arroio afluente do rio Carneiro (Bacia do rio Taquari) na cidade de Casca-RS em 30/10/2000. Devido à ausência de dados precisos sobre o local de coleta destas populações torna-se difícil inferir características que possam ser responsáveis pela semelhança de forma na carapaça destas.

As espécies aqui analisadas não possuem grandes diferenças em tamanho, pois não diferiram em tamanho de centróide, evidenciando que a variação encontrada está mesmo relacionada à forma.

Alguns estudos com variação morfológica intraespecífica foram realizados anteriormente, revelando que populações habitantes de ambientes distintos podem apresentar diferenças morfológicas, concordando com os dados deste estudo, onde populações de mesma espécie de eglídeos, porém de localidades diferentes, apresentaram diferenças na forma da carapaça. Giri e Loy (2008) estudaram diferenças morfológicas na forma do cefalotórax de *A. neuquensis*, comparando populações viventes com a espécie congênica *A. riolimayana* e populações vivendo sozinhas. Os autores demonstraram que condições naturais de presença ou ausência de competição interespecífica congênica pode gerar expressão fenotípica diferencial, relacionada com a extensão de recursos usados em diferentes eixos do nicho ecológico, por exemplo, encontrar abrigo para diminuir risco de predação, obter comida e reproduzir. Os autores também observaram diferenças significativas na forma do rosto de *A. neuquensis* comparando populações habitantes de rios e lagos. Espécimes de lago mostraram rosto mais curto e largo e

região posterior do cefalotórax alongada, enquanto espécimes de rios mostraram cefalotórax mais estreito. Estas diferenças representam adaptações para a vida entre rochas ou estrato de areia destes ambientes. A forma do cefalotórax também foi mais variável em populações de rios do que de lagos. Esta maior variação do cefalotórax nos rios pode estar relacionada com o sistema dinâmico deste, variando em recursos disponíveis e acessíveis, fluxo de corrente, condições físicas e químicas e grande mobilidade e conectividade entre as populações, enquanto os lagos são mais estáveis.

A variação da forma do cefalotórax em rios também foi perceptível no presente trabalho, onde somente populações de rios foram utilizadas. Dentro da bacia de um rio, populações animais podem tornar-se isoladas, onde o crescimento relativo corpóreo e conseqüente mudança na forma associam-se com alimento disponível, predação e outros fatores da dinâmica destas populações (Hepp *et al.*, 2012). Então, a grande variação de forma encontrada entre populações de rios pode indicar uma alta variabilidade ambiental.

Trevisan e Masunari (2010) estudaram a variação morfológica de machos adultos de *A. schmitti* dentro de populações de riachos e rios localizados em ambos os lados das montanhas da Serra do mar, uma importante barreira geográfica no Paraná. Eles relataram que a distribuição atual de *A. schmitti* junto com os rios das Bacias do Iguaçu e Litorânea sugerem que as montanhas da Serra do Mar se formaram após a dispersão da espécie sobre a área. O isolamento destas populações causou diferenciação morfométrica, sendo as populações da Bacia Litorânea menores do que as da Bacia do rio Iguaçu. Os autores observaram também, variação no tamanho do rostro que podem indicar isolamento reprodutivo entre populações localizadas nos lados opostos da Serra do Mar.

Barría *et al.* (2011) estudaram expressões fenotípicas da carapaça de populações de *A. araucaniensis* habitantes sozinhas do rio Santo Domingo com populações desta mesma espécie viventes sob alto grau de territorialismo de *A. abtao* e menor grau de *A. denticulata* no rio Collilelfu, ambos afluentes da Bacia do rio Valdívia no Chile. Os autores observaram que existe alta similaridade morfológica entre *A. araucaniensis* e *A. denticulata* e alta diferenciação entre estas e *A. abtao*. *A. araucaniensis* e *A. denticulata* apresentaram cefalotórax largo e grande

desenvolvimento de processo espinhoso na margem, enquanto *A. abtao* apresentou carapaça com borda lisa, estreita e grande em comprimento. Estas diferenças representam consequências adaptativas associadas com preferências de habitat, visto que *A. araucaniensis* e *A. denticulata* vivem enterradas em fundos lamacentos e de areia em ambientes lóticos-límnicos com baixo fluxo de água e *A. abtao* prefere fundo rochoso de rios com alto fluxo. Consequentemente, a estreita e comprida forma do corpo de *A. abtao* deve permitir uma diminuição da resistência, enquanto carapaças largas e espinhosas de *A. araucaniensis* e *A. denticulata* devem diminuir a pressão de predação.

Bartholomei-Santos *et al.* (2011) investigaram a estrutura genética de quatro populações de *A. longirostri*, morfologicamente idênticas, de duas bacias vizinhas isoladas geograficamente no Rio Grande do Sul, usando *loci* microsatélite como marcador molecular em análise heterodúplex. Os autores encontraram quarenta e cinco padrões, considerados como haplótipos para 55 indivíduos analisados e nenhum haplótipo comum entre populações, indicando variação intra e interpopulacional, podendo ser o alto nível de diferenciação indicativo de espécies crípticas. Estes dados moleculares fornecem evidências que especiação ou diversificação é comum no gênero *Aegla*.

Hepp *et al.* (2012) estudando *A. plana* registraram que diferentes populações de três bacias da região de Campos de Cima da Serra-RS diferiram significativamente no tamanho do centróide e na forma da carapaça. Eles encontraram uma diferença maior na forma dorsal do exoesqueleto nas populações que eram mais isoladas geograficamente, indicando um começo de especiação. Neste mesmo estudo os autores também relataram que a variação ambiental, principalmente a cobertura de vegetação e tamanhos das pedras é um importante fator responsável pela variação morfológica. As populações da bacia que possui grande cobertura vegetal e pequenas pedras mostraram rostro mais curto do que populações das outras duas bacias com pouca cobertura e grandes pedras. Como o rostro possui função de proteção, lugares com grandes pedras podem ter grandes predadores, sendo o rostro e a forma do corpo grandes uma estratégia de defesa, já em locais com pequenas pedras, o rostro pequeno facilita o animal a se esconder e as folhas do fundo favorecem a camuflagem.

Um estudo com variação interespecífica foi realizado por Giri e Collins (2004) com *A. uruguayana* e *A. platensis*, duas espécies simpátricas que ocorrem na Bacia La Plata. Os autores utilizaram a morfometria geométrica para descrever a variação interespecífica e observaram diferenças significativas na forma da região anterior do cefalotórax (rosto e espinhos ântero-laterais e orbitais). Como as duas espécies vivem em ambientes similares, os autores relacionaram a diferença na forma a uma provável resposta evolucionária, seguindo uma fragmentação da população, facilitada pela possível plasticidade das espécies. Estes resultados condizem com o presente estudo, que também verificou variação da forma do rosto e espinhos ântero-laterais, porém em espécies habitantes de ambientes distintos.

A variação morfológica mostra-se presente também em outros gêneros de caranguejos. Rosemberg (2002) analisou a assimetria dos quelípodos de machos de caranguejos do gênero *Uca*. Relatou que dentro e entre espécies, a quebra maior mostrou tendência alométrica para ambas forma e tamanho. Já a quebra menor, apresentou crescimento isométrico dentro das espécies e crescimento alométrico entre espécies para a forma, e crescimento isométrico para o tamanho. Estes resultados indicam uma grande variação da forma dos quelípodos maiores dos machos entre populações da mesma espécie e entre espécies, provavelmente porque o uso destes está relacionado a armamento e ornamentação para a conquista das fêmeas.

Pérez-Losada *et al.* (2004) construíram a filogenia mais recente e completa do gênero *Aegla* baseada em genes mitocondriais e nucleares e relataram que populações em algumas espécies, como *A. cholchol*, *A. jarai*, *A. parana*, *A. platensis*, *A. franciscana* e *A. marginata* formam grupos não monofiléticos. Baseados no conceito que populações pertencentes a grupos não monofiléticos correspondem a espécies diferentes, sugeriram que algumas populações dentro destas seis espécies representam espécies distintas.

Este pode ser o caso da espécie coletada no rio Bananas em Guarapuava-PR (*Aegla* sp), já identificada por especialistas ora como *A. castro* e ora *A. parana* (Trevisan, comunicação pessoal). Ela apresentou-se com forma da carapaça mais semelhante com *A. parana*, podendo então, tratar-se de uma população isolada desta ou mesmo de uma espécie ainda não descrita do clado C, devido à sua

localização geográfica estar na abrangência deste clado. Vale ressaltar que, comparando indivíduos do rio Bananas com outros identificados como *A. parana* de outras localidades (p. e. União da Vitória), estes parecem bem maiores e com espinhos muito mais evidentes nas margens da carapaça e pereiópodos, diferentemente da população do rio Bananas em Guarapuava (Obs. Pessoal).

Os resultados do presente trabalho apontam que as adaptações ecológicas locais são responsáveis por grande parte da variação morfológica encontrada entre as populações de eglídeos estudadas. Podemos dizer, portanto, que estes caranguejos possuem uma parte fixa da forma da carapaça, que nos permitiu reconhecê-las usando a morfometria geométrica e outra parte plástica, fazendo com que populações sejam diferentes de acordo com as características do ambiente em que vivem.

Para um melhor entendimento da variação morfológica ocorrente nas populações de eglídeos e também para afirmar se *Aegla* sp. é de fato uma espécie ainda não descrita seria fundamental a realização de estudos genéticos futuros. Adicionalmente a estes, estudos envolvendo mais espécies e outros clados e com uma descrição detalhada do ambiente de coleta poderiam ajudar a elencar quais fatores ambientais seriam os principais responsáveis pelas variações na forma da carapaça.

## 5. Referências

AGRAWAL, A. A. *et al.* Transgenerational induction of defences in plants and animals. **Nature**, v. 401, p. 60-63, 1999.

BARRÍA, E. M.; SEPÚLVEDA, R. D. e JARA, C. G. Morphologic variation in *Aegla* Leach (Decapoda: Reptantia: Aeglidae) from Central-Southern Chile: Inter-specific differences, sexual dimorphism, and spatial segregation. **Journal of Crustacean Biology**, v. 31, n. 2, p. 231-239, 2011.

BARTHOLOMEI-SANTOS, M. L.; P. A. RORATTO, P. A. e SANTOS, S. High genetic differentiation of *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda, Anomura) populations in southern Brazil revealed by multi-loci microsatellite analysis. **Genetics and Molecular Research**, v. 10, n. 4, p. 4133-4146, 2011.

BOND-BUCKUP, G. e BUCKUP, L. A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Arquivos de Zoologia**, v. 32, n. 4, p. 159-346, 1994.

BOND-BUCKUP, G. Família Aeglidae. In: MELO, G. A. S. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. São Paulo, Editora Loyola, 2003. p. 21-116.

BOND-BUCKUP, G.; JARA, C.G.; LOSADA, M.P.; BUCKUP, L. e CRANDALL, K. A. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, p. 267-273, 2008.

BONDURIANSKY, R. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. **The American Naturalist**, v. 169, p. 9-19, 2007.

BUENO, A. A. P.; BOND-BUCKUP, G. e BUCKUP, L. Crescimento de *Aegla Platensis* Schmitt em ambiente natural (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, n. 1, p. 51-60, 2000.

BUENO, A. P. e BOND-BUCKUP, G. Dinâmica populacional de *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, p. 43-49, 2000.

BUENO, S. L. S. e SHIMIZU, R. M. Allometric Growth, sexual maturity, and adult male chelae dimorphism in *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 29, n. 3, p. 317-328, 2009.

CARROL, S. B.; GRENIER, J. K. E WEATHERBEE, S. D. A review of from DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design. **Blackwell Science**, v. 3, n. 5, p. 364-365, 2001.

DEWITT, T. J. e SCHEINER, S. M. Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches. **Oxford University Press**, Eds 2004.

FELDMANN, R. M. *Haumuriaegla glaessneri*. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglidae) from *Haumurian* (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand. **N. Z. J. Geol. Geophys**, v. 27, p. 379–385, 1984.

FELDMANN, R. M., F. J. Vega, S. P. Applegate, and G. A. Bishop. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi deRodríguez, Puebla, México. **J. Paleont**, v. 72, p. 79–90, 1988.

FILHO, J. M. L. **Discriminação de espécies do gênero *Selene* (Carangidae) da Costa Nordeste do Brasil, Utilizando técnicas de morfometria geométrica.** 2004. 69 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2004.

FRANSOZO, A.; COSTA, R. C; REIGADA, A. L. D. e NAKAGAKI, J. M. Population structure of *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from Itatinga (SP), Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 15, n. 2, p. 13-20, 2003.

GIRI, F. e COLLINS, P. A. A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the La Plata basin. **Italian Journal of Zoology**, V. 71, p. 85-88, 2004.

GIRI, F. e LOY, A. Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. **Journal of Crustacean Biology**, v. 28, n. 1, p. 37-45, 2008.

GONÇALVES, R. S.; CASTIGLIONI, D. S. e BOND-BUCKUP, G. Estrutura populacional de *Aegla franciscana* (Crustacea, Decapoda, Anomura) em São Francisco de Paula, RS, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 96, n. 1, p. 109-114, 2006.

HEPP, L. U.; FORNEL, R.; RESTELLO, R. M.; TREVISAN, A. e SANTOS, S. Intraspecific morphological variation in a freshwater crustacean *Aegla plana* in southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape. **Journal of Crustacean Biology**, v. 32, n. 4, p. 511-518, 2012.

JARA, C. G. *Aegla spectabilis*, a new species of freshwater crabs from the eastern slope of the Nahuelbuta Cordillera, Chile. **Proceeding of the Biological Society of Washington**, v. 99, p. 34-41, 1986.

JARA, C. G. *Aegla denticulata lacustris*, new subespécies, from lake Rupanco, Chile (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 102, p. 385-393, 1989.

KARBAN, R. e BALDWIN, I. T. Induced Responses to Herbivory. **University of Chicago Press**, eds 1997.

KOEHL, M. A. R. Consequences of size change during ontogeny and evolution. In, Brown, J. H. e West, G. B. (eds.). **Scaling in Biology**. New York, Oxford University Press, 2000. p. 67-115.

LÓPEZ-GRECO, L. S.; VIAU, V.; LAVOLPE, M.; BOND-BUCKUP, G. e RODRIGUEZ, E. M. Juvenile hatching and maternal care in *Aegla uruguayana* (Anomura, Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 24, n. 2, p. 309-313, 2004.

MARTIN, J. W. e ABELE. L. 1988. External morpholgy of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 453, p. 1-46.

MCLAUGHLIN, P. A; LEMAITRE, R. e SORHANNUS, U. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its “fall-out”. **Journal of Crustacean Biology**, v. 27, n. 1, p. 97-115, 2007.

MELO, G. A. S. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. São Paulo: Ed. Loyola, 2003, 435 p.

ORTMANN, A. E. The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. **Proc. Am. Phil. Soc. Philadelphia**, v. 41, p. 267–400, 1902.

PÉREZ-LOSADA, M.; JARA, C. G.; BOND-BUCKUP, G.; PORTER, M. L. e CRANDALL, K. A. Phylogenetic position of the anomuran family Aeglidae. **Journal of Crustacean Biology**, v. 22, n. 3, p. 670-676, 2002.

PÉREZ-LOSADA, M.; BOND-BUCKUP, G.; JARA, C. G. e CRANDALL, K. A. Molecular Systematics and Biogeography of the Southern South American Freshwater “Crabs” *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) Using Multiple Heuristic Tree Search Approaches. **Systematic Biology**, v. 53, n. 5, p. 767–780, 2004.

REIS, S. F. Morfometria e Estatística Multivariada em Biologia Evolutiva. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 5, n. 4, p. 571-580, 1988.

RIESEBERG, L. H. Chromosomal rearrangements and speciation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, p. 351-358, 2001.

ROSENBERG, M. S. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 147-162, 2002.

RONGLING, W.; CHANG-XING, M.; XIANG-YANG, L. E CASELLA, G. Molecular Dissection of Allometry, Ontogeny, and Plasticity: A Genomic View of Developmental Biology. **BioScience**, v. 53, n.11, p. 1041-1047, 2003.

ROHLF, F. J. 2010. **TPSDig 2 versão 2.16**. Programa disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>. Acesso em: Novembro/2012.

ROHLF, F. J. 2012. **TPSUtil versão 1.46**. Programa disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>. Acesso em: Novembro/2012.

ROHLF, F. J. 2009. **Morpho J versão 1.5d**. Programa disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>. Acesso em: Novembro/2012.

SCHMITT, W. The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans. **Proc. U. S. Natl. Mus**, v. 91, p. 431-520, 1942.

SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology & Systematics**, v. 17, p. 667-693, 1986.

SWIECH-AYOUB, B. P. e MASUNARI, S. Flutuações temporal e espacial de abundância e composição de tamanho de *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, n. 3, p. 1003-1007, 2001.

TEODÓSIO, E. A. F. M. O. **Biologia de *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Crustacea, Anomura, Aeglidae) em reservatórios dos mananciais da serra, Piraquara, Estado do Paraná**. 62 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Paraná, 2007.

TREVISAN, A. e MASUNARI, S. Geographical distribution of *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Decapoda, Anomura, Aeglidae) and morphometric variations in male populations from Paraná State, Brazil. **Nauplius**, v. 18, n. 1, p. 45-55, 2010.

ZELDITCH, M. L.; SWIDERSKI, D. L.; SHEETS, H. D. e FINK, W. L. Geometric morphometrics for biologists - a primer. **Boston: Elsevier Academic Press**. 443 p., 2004.