

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Sistemática do gênero *Palaemon* Weber, 1795 (Decapoda, Palaemonidae): uma abordagem molecular e morfológica de padrões filogeográficos, evolução de características ecológicas e status taxonômico das espécies no Brasil

FABRÍCIO LOPES DE CARVALHO

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO / SP

2014



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Sistemática do gênero *Palaemon* Weber, 1795 (Decapoda, Palaemonidae): uma abordagem molecular e morfológica de padrões filogeográficos, evolução de características ecológicas e status taxonômico das espécies no Brasil

FABRÍCIO LOPES DE CARVALHO

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área: Biologia Comparada.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto

Versão Corrigida

RIBEIRÃO PRETO / SP

2014

Carvalho, F. L.

Sistemática do gênero *Palaemon* Weber, 1795 (Decapoda, Palaemonidae): uma abordagem molecular e morfológica de padrões filogeográficos, evolução de características ecológicas e status taxonômico das espécies no Brasil

192 p.

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP.

Orientador: Fernando Luis Medina Mantelatto

1. Camarão 2. Palaemoninae 3. Filogenia 4. Genética 5. Taxonomia

"Nada em biologia faz sentido senão à luz da evolução"

Dobzhansky, 1973

"Nada em evolução faz sentido sem uma filogenia"

Gould & MacFadden, 2004

Nada faz sentido sem o meu amor, Vanda

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	8
PRÓLOGO	11
RESUMO GERAL	18
GENERAL ABSTRACT	19
CAPÍTULO 1. Relações filogenéticas do gênero <i>Palaemon</i> e a evolução de padrões ecológicos e morfológicos	20
RESUMO	21
ABSTRACT	22
INTRODUÇÃO	23
OBJETIVOS	26
MATERIAL E MÉTODOS	27
Obtenção dos espécimes	27
Obtenção de dados moleculares	30
Análises moleculares	41
Obtenção de informações sobre hábitat e desenvolvimento larval	43
Análise morfológica	44
RESULTADOS	47
Relações filogenéticas	47
Evolução da ocupação de hábitat e desenvolvimento larval	50
Morfologia	51
<i>Palaemon sensu stricto</i>	52
Linhagem “ <i>Alaocaris</i> ”.....	53
<i>Palaemon concinnus</i>	54

<i>Palaemon mercedae</i>	55
Diferenciação morfológica entre as linhagens de <i>Palaemon sensu lato</i> e a linhagem “ <i>Macrobrachium</i> ”	56
DISCUSSÃO	65
Relações filogenéticas	65
Evolução da ocupação de hábitat e desenvolvimento larval	73
Morfologia	78
CONCLUSÕES	86
REFERÊNCIAS	88
CAPÍTULO 2. Uma abordagem molecular e morfológica sobre o status taxonômico das espécies de <i>Palaemon sensu lato</i> no Brasil	101
RESUMO	102
ABSTRACT	103
INTRODUÇÃO	104
OBJETIVOS	109
MATERIAL E MÉTODOS	110
Obtenção dos espécimes	110
Análises moleculares	110
Análise morfológica	122
RESULTADOS	124
Dados moleculares	124
Linhagem “<i>Palaemon</i>”	124
<i>Palaemon mercedae</i>	124
<i>Palaemon sensu stricto</i>	124
Linhagem “<i>Alaocaris</i>”	125

Dados morfológicos	134
<i>Palaemon argentinus</i>	134
<i>Palaemon carteri</i>	136
<i>Palaemon ivonicus</i>	139
<i>Palaemon mercedae</i>	141
<i>Palaemon northropi</i>	143
<i>Palaemon octaviae</i>	147
<i>Palaemon paivai</i>	149
<i>Palaemon pandaliformis</i>	151
<i>Palaemon yuna</i>	155
Chave para identificação das espécies de <i>Palaemon</i> do Brasil.....	166
DISCUSSÃO	169
Linhagem “<i>Palaemon</i>”	169
<i>Palaemon mercedae</i>	169
<i>Palaemon sensu stricto</i>	171
Linhagem “<i>Alaocaris</i>”	175
CONCLUSÕES	182
REFERÊNCIAS	183

AGRADECIMENTOS

À Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP) da Universidade de São Paulo (USP), em especial ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, por todos os recursos disponibilizados para a realização de todas as etapas do doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado (Processo 140199/2011-0) e apoio financeiro (490314/2011-2). À Coordenação Nacional de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado sanduíche no exterior (PDSE Processo 7711-13-1) e verbas do Programa de Apoio à Pós-Graduação (Convênio CAPES/PROAP 56/2007). À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP Processo 2010/50188-8) pelo apoio financeiro à execução do trabalho.

Ao Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto pela orientação e confiança na execução do trabalho, bem como todo apoio para a participação em atividades não diretamente relacionadas ao projeto de doutorado, mas fundamentais para a formação profissional e pessoal. Agradeço também pelo empenho na obtenção dos recursos, de recursos financeiros à obtenção de amostras, necessários para a execução do trabalho.

À Edvanda Andrade Souza de Carvalho (mô) pelo companheirismo em todos os momentos, sem o qual não teria conseguido superar as barreiras encontradas e ter foco para alcançar os objetivos em comum. Agradeço pela companhia e ajuda nas coletas, atividades no laboratório ou em qualquer lugar, apoio nos momentos difíceis e compartilhamento dos bons momentos durante esses quatro anos.

Ao Oxford University Museum of Natural History, University of Oxford, pelos recursos disponibilizados durante o doutorado sanduíche e ao Dr. Sammy de Grave pela supervisão, disponibilização de amostras e todos os recursos durante o estágio. Ao Department of Plant Sciences, University of Oxford, pelo uso da infraestrutura de microscopia eletrônica de varredura.

Ao Prof. Dr. Célio Magalhães pela disponibilização de amostras, colaboração e discussões.

Ao Prof. Dr. Fernando Zara e ao Laboratório de Microscopia Eletrônica da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus de Jaboticabal, pelo uso da infraestrutura de microscopia eletrônica de varredura.

Ao Prof. Dr. Alexandre Almeida (Universidade Estadual de Santa Cruz – Universidade Federal de Pernambuco), Dr. Adam Baldinger (Harvard University), Dr. Cleverson Santos (Museu Paraense Emílio Goeldi), Prof. Dr. Darryl Felder e Prof. Dr. Raymond Bauer (University of Louisiana at Lafayette), Dr. Gary Poore (Museum Victoria), Prof. Dr. Ingo Wehrtmann (Universidad de Costa Rica), Prof^ª. Dr^ª. Irene Cardoso (Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro), Prof. Dr. José Luis Villalobos e Prof. Dr. Fernando Álvarez (Universidad Nacional Autónoma de México), Prof. Dr. José Montoya (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas), Prof. Dr. Luiz Bezerra (Universidade Federal Rural do Semi-Árido), Prof. Dr. Marcos Tavares (Museu de Zoologia da USP), Miranda Lowe (Natural History Museum), Dr^ª. Paula Martin-Lefevre (Muséum National d'Histoire Naturelle), Dr. Rafael Lemaitre e Karen Reed (Smithsonian Institution), pelos empréstimos, doações e acesso às respectivas coleções. À Universidade Federal do Ceará, Universidade Federal do Rio

Grande do Sul, University of Florida, Senckenberg Research Institute, MSc. Emmanoela Ferreira (Universidade Federal da Paraíba) e ao Dr. Patricio Hernaez pela disponibilização de amostras.

Ao Prof. Dr. William Silva e Prof. Dr. Edinaldo Nelson dos Santos-Silva pelo apoio logístico durante coletas em Corumbá e Manaus, respectivamente.

Aos membros do Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC) ainda não citados, atuais e egressos, - Álvaro Costa, Ana Francisca Gomes, Ana Luiza Silva, Bárbara Prado, Caio de Oliveira, Camila Silveira, Douglas Peiró, Elis Mesquita, Emerson Mossolin, Emiliano O'Campo, Isabela Leone, Ivana Miranda, Juliana Paixão, Leonardo Pileggi, Mariana Negri, Mariana Terossi, Mateus Lopes, Mayara Yoshiyassu, Natália Rossi, Nicole Olguin, Rafael Robles, Raquel Buranelli, Silvia Mandai, Tatiana Magalhães – pelo auxílio na obtenção de amostras, informações em museus, ajuda nas atividades do LBSC, discussões, convivência, e pelos cafés.

Aos professores, orientadores (Prof^ª. Dr^ª. Erminda Couto e Prof. Dr. Anthony Raw), família e amigos que contribuíram para toda minha trajetória até aqui.

PRÓLOGO

Os camarões carídeos incluem espécies dulcícolas, estuarinas e marinhas. A infraordem Caridea Dana, 1852, é considerada monofilética e compreende 36 famílias reconhecidas (Felgenhauer & Abele, 1983; De Grave *et al.*, 2009; De Grave & Fransen, 2011; Short *et al.*, 2013). Uma das sinapomorfias do grupo, que permite o seu fácil reconhecimento, é a presença de uma expansão da pleura do segundo somito abdominal recobrando as pleuras do primeiro e terceiro somitos (Pereira, 1997).

Entre os carídeos, a família Palaemonidae Rafinesque, 1815, representada no mundo por aproximadamente 130 gêneros e mais de 980 espécies (De Grave & Fransen, 2011), é dividida em duas subfamílias: Pontoniinae, predominantemente marinha com algumas espécies eventualmente encontradas em áreas estuarinas de alta salinidade; Palaemoninae, que inclui de espécies marinhas a estritamente dulcícolas e troglóbias. Esta última subfamília vem sendo objeto de diversos estudos em função de sua ampla distribuição geográfica e diversidade de ambientes ocupados, além da importância econômica de algumas espécies, entre outros motivos (Holthuis, 1980; Ramos-Porto & Coelho, 1998; Melo, 2003; Ferreira *et al.*, 2010; De Grave & Ashelby, 2013; New, 2014).

O uso de ferramentas moleculares em estudos sobre a sistemática do grupo tem culminado em expressivas alterações na classificação (Page *et al.*, 2008; Ashelby *et al.*, 2012) ou indicado a necessidade de estudos complementares para que diversos problemas taxonômicos na família sejam resolvidos (Pileggi & Mantelatto, 2010; Kou *et al.*, 2013ab).

Pode-se inferir que parte dos problemas taxonômicos é oriunda da expressiva variabilidade, algumas vezes no nível intraespecífico, de caracteres morfológicos amplamente usados no nível genérico na família. Essa variabilidade reflete, em parte, a diversidade de habitats, estratégias reprodutivas e comportamentais que os Palaemonidae possuem. Por outro lado, a variabilidade encontrada no grupo também representa um rico alvo para estudos sobre evolução de padrões e processos em Decapoda. Nesse sentido, o conhecimento das relações de parentesco entre as espécies é fundamental para uma interpretação mais próxima da real história dos fenômenos biológicos investigados, e considera-se que uma abordagem molecular pode gerar resultados mais próximos dessa história.

A identificação de novas espécies de Palaemoninae, assim como a sinonimização de outras, também vem sendo facilitada com o aprimoramento dos métodos para obtenção das sequências de nucleotídeos nos últimos anos. A maior disponibilidade de dados moleculares tem propiciado uma distinção mais clara do que são variações morfológicas causadas por plasticidade fenotípica, daquelas que provavelmente estão associadas a linhagens distintas (Pileggi & Mantelatto, 2010; Vergamini *et al.*, 2011; Rossi & Mantelatto, 2013; Carvalho *et al.*, 2014). Além disso, o reconhecimento de espécies crípticas também é facilitado quando não é possível a identificação de caracteres morfológicos conspícuos associados às linhagens (Carvalho *et al.*, 2013; Álvarez *et al.*, 2014).

Tendo em vista o atual cenário da sistemática de um dos gêneros de Palaemonidae com maior número de espécies e amplamente distribuído, e a limitada disponibilidade de informações sobre padrões biogeográficos e a evolução de características ecológicas e morfológicas em *Palaemon*, delineou-se o presente trabalho visando um melhor entendimento da evolução do grupo. Tais informações serão úteis

para uma classificação que represente melhor as relações filogenéticas entre as espécies e culmine na proposta de táxons monofiléticos.

O trabalho está dividido em dois capítulos: 1- “Relações filogenéticas do gênero *Palaemon* e a evolução de padrões ecológicos e morfológicos”; 2- “Uma abordagem molecular e morfológica do status taxonômico das espécies de *Palaemon sensu lato* no Brasil”. Ambos buscam interpretar aspectos biogeográficos, ecológicos e morfológicos, tendo como base relações filogenéticas inferidas a partir de dados moleculares.

O primeiro capítulo constitui a abordagem molecular e taxonômica mais ampla em termos de amostragem taxonômica e molecular em Palaemoninae até o momento. Foram utilizados três genes para inferir as relações de parentesco entre espécies de todas as grandes regiões com ocorrência de *Palaemon*. Os resultados obtidos propiciaram formulações de hipóteses sobre a evolução de padrões biológicos e resolveram o status filogenético do gênero.

No segundo capítulo são resolvidas questões taxonômicas a respeito da validade de algumas espécies com ocorrência no Brasil. Adicionalmente, uma nova espécie foi identificada e uma espécie do Caribe é registrada pela primeira vez no Brasil. A existência de possíveis espécies crípticas também é levantada, o que aponta para a necessidade de aprofundar investigações no grupo e em outras espécies de Palaemonidae, principalmente espécies dulcícolas.

As conclusões do trabalho terão impacto significativo na sistemática de Palaemoninae, sendo necessária a revalidação e criação de gêneros, bem como ajustes taxonômicos no nível específico. Também foram propostas hipóteses para a evolução de padrões ecológicos e filogeográficos que devem ser alvo de futuros estudos, tanto em Palaemoninae, quanto em outros grupos.

REFERÊNCIAS

- ÁLVAREZ, F.; PEDRAZA-LARA, C.; VILLALOBOS, J.L. 2014. Identity of freshwater shrimp populations (*Palaemon* Weber, 1795) from northern Mexico: genetic variation at local and regional scales. *Journal of Crustacean Biology*, 34(4): 481-493.
- ASHELBY, C.W.; PAGE, T.J.; DE GRAVE, S.; HUGHES, J.M.; JOHNSON, M.L. 2012. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). *Zoologica Scripta*, 41(3): 293-306.
- CARVALHO, F.L.; MAGALHÃES, C.; MANTELATTO, F.L. 2014. Molecular and morphological differentiation between two Miocene-divergent lineages of Amazonian shrimps, with the description of a new species (Decapoda, Palaemonidae, *Palaemon*). *Zookeys*, 457: 79-108.
- CARVALHO, F.L.; PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2013. Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 14(4): 707-717.
- DE GRAVE, S.; ASHELBY, C.W. 2013. A re-appraisal of the systematic status of selected genera in Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Zootaxa*, 3734(3): 331-344.
- DE GRAVE, S.; FRANSEN, C.H.J.M. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 85(9): 195-589.

DE GRAVE, S.; PENTCHEFF, N.D.; AHYONG, S.T.; CHAN, T.-Y.; CRANDALL, K.A.; DWORSCHAK, P.C.; FELDER, D.L.; FELDMANN, R.M.; FRANSEN, C.H.J.M.; GOULDING, L.Y.D.; LEMAITRE, R.; LOW, M.E.Y.; MARTIN, J.W.; NG, P.K.L.; SCHWEITZER, C.E.; TAN, S.H.; TSHUDY, D.; WETZER, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *The Raffles Bulletin of Zoology, Suppl.*, 21: 1-109.

FELGENHAUER, B.E.; ABELE, L.G. 1983. Phylogenetic relationships among shrimp-like decapods. In: SCHRAM, F.R. (Ed.). *Crustacean Phylogeny*. Balkema, Rotterdam. *Crustacean Issues*, 1: 291-311.

FERREIRA, R.S.; VIEIRA, R.R.R.; D'INCAO, F. 2010. The marine and estuarine shrimps of the Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Caridea) from Brazil. *Zootaxa*, 2606: 1-24.

HOLTHUIS, L.B. 1980. *FAO species catalogue, 1: shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries*. *FAO Fisheries Synopsis*, 125: 1-271.

KOU, Q.; LI, X.Z.; CHAN, T.-Y.; CHU, K.H.; GAN, Z. 2013a. Molecular phylogeny of the superfamily Palaemonoidea (Crustacea: Decapoda: Caridea) based on mitochondrial and nuclear DNA reveals discrepancies with the current classification. *Invertebrate Systematics*, 27: 502-514.

KOU, Q.; LI, X.; CHAN, T.-Y.; CHU, K.H.; HUANG, H.; GAN, Z. 2013b. Phylogenetic relationships among genera of the *Periclimenes* complex (Crustacea: Decapoda: Pontoninae) based on mitochondrial and nuclear DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68: 14-22.

- MELO, G.A.S. 2003. Famílias Atyidae, Palaemonidae e Sergestidae. In: MELO, G.A.S. (Ed.). Manual de Identificação dos Crustáceos Decápodos de Água Doce Brasileiros. São Paulo: Editora Loyola. p. 289-415.
- NEW, M.B. 2014. Cultured Aquatic Species Information Programme. *Macrobrachium rosenbergii*. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Disponível em http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Macrobrachium_rosenbergii/en.
- PAGE, T. J.; SHORT, J.W.; HUMPHREY, C.L.; HILLYER, M.J.; HUGHES, J.M. 2008. Molecular systematics of the Kakaducarididae (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 1003-1014.
- PEREIRA, G. 1997. A cladistic analysis of the freshwater shrimps of the family Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Caridae). *Acta Biologica Venezuelica*, 17: 1-69.
- PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. *Invertebrate Systematics*, 24: 194-208.
- SHORT, J.W., HUMPHREY, C.L.; PAGE, T.J. 2013. Systematic revision and reappraisal of the Kakaducarididae Bruce (Crustacea: Decapoda: Caridea) with the description of three new species of *Leptopalaemon* Bruce & Short. *Invertebrate Systematics*, 27: 87-117.
- RAMOS-PORTO, M.; COELHO, P.A. 1998. Malacostraca. Eucarida. Caridea (Alpheoidea excluded). In: YOUNG, P.S. (Ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional. p. 325-350.

ROSSI, N. & MANTELATTO, F.L. 2013. Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. PLoS ONE, 8(1): e54698.

VERGAMINI, F.G.; PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2011. Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). Contributions to Zoology, 80(1): 67-83.

RESUMO GERAL

Os camarões do gênero *Palaemon* Weber, 1795 possuem ampla variedade morfológica, ecológica e reprodutiva. Estudos baseados em dados moleculares indicam que o gênero pode não ser monofilético. Por outro lado, análises cladísticas baseadas em dados morfológicos recuperam *Palaemon* como um grupo natural. Além de questões em nível genérico, a validade de algumas espécies com ocorrência no Brasil também é questionada. Nesse contexto, foi utilizada uma abordagem molecular (genes COI, 16S, H3 e 18S) e morfológica com ampla amostragem taxonômica para 1) avaliar a hipótese de monofilia do gênero *Palaemon*; 2) avaliar a hipótese de que padrões biogeográficos, de ocupação de hábitat, reprodutivos e morfológicos acompanham as relações filogenéticas entre as espécies de *Palaemon*; 3) avaliar o status taxonômico das espécies com ocorrência no Brasil. A filogenia recuperada indica que as espécies de *Palaemon* estão distribuídas em três linhagens distintas e caracteres morfológicos permitem a identificação de pelo menos quatro grupos monofiléticos. Os resultados indicam a necessidade de criação de dois novos gêneros e revalidação de *Alaocaris* Holthuis, 1949. A provável colonização da América e Europa ocorreu em mais de um momento em cada região e o ancestral comum mais recente da maioria das espécies de *Palaemon*, *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 e gêneros próximos provavelmente foi uma linhagem anfídroma. A análise conjunta de dados moleculares e morfológicos demonstram a existência de nove espécies de *Palaemon* no Brasil, oito previamente descritas (*P. argentinus*, *P. carteri*, *P. ivonicus*, *P. mercedae*, *P. northropi*, *P. octaviae*, *P. paivai*, *P. pandaliformis*) e uma espécie nova (*P. yuna*).

GENERAL ABSTRACT

Shrimps of the genus *Palaemon* Weber, 1795 have wide morphological, ecological and reproductive variability. Studies based on molecular data indicate that the genus might not be monophyletic. On the other hand, cladistics analyses based on morphological data recover *Palaemon* as a natural group. Besides generic level issues, the validity of some species from Brazil is questioned. In that context, we used a molecular (COI, 16S, H3 and 18S genes) and morphological approach with broad taxonomic sampling in order to 1) evaluate the hypothesis of monophyly of the genus *Palaemon*; 2) evaluate the hypothesis that biogeographical, habitat occupation, reproductive and morphological patterns follow the phylogenetic relationships among the species of *Palaemon*; 3) evaluate the taxonomic status of the species of *Palaemon* from Brazil. The recovered phylogeny indicates that the species of *Palaemon* are distributed into three distinct lineages. Morphological characters allow the identification of at least four monophyletic groups. The results indicate that the erection of two new genera and re-erection of *Alaocaris* Holthuis, 1949 is needed. The colonization of America and Europe probably took place more than once in each continent. The more recent common ancestor of the majority of the species of *Palaemon*, *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 and closely related genera probably was an amphidromous lineage. The molecular and morphological approach indicates that there are nine species of *Palaemon* in Brazil, eight of them previously described (*P. argentinus*, *P. carteri*, *P. ivonicus*, *P. mercedae*, *P. northropi*, *P. octaviae*, *P. paivai*, *P. pandaliformis*) and one new species (*P. yuna*).

CAPÍTULO

1

Relações filogenéticas do gênero *Palaemon* e a evolução de padrões ecológicos e morfológicos



RESUMO

Os camarões do gênero *Palaemon* Weber, 1795 possuem distribuição mundial em regiões tropicais e temperadas. Inclui 86 espécies com ampla variedade morfológica e ecológica. Estudos baseados em dados moleculares indicam que o gênero, apesar de ter passado por mudanças recentes em sua composição, pode ainda não ser monofilético. Por outro lado, análises cladísticas baseadas em dados morfológicos apontam a presença de sinapomorfias que tornariam *Palaemon* um grupo natural. No presente capítulo é utilizada uma ampla amostragem taxonômica e molecular para testar a hipótese de monofilia de *Palaemon*, e com base na filogenia recuperada, identificar padrões filogeográficos e na evolução de aspectos ecológicos e morfológicos. Foram utilizadas sequências parciais dos genes 16S rRNA, histona H3 e 18S rRNA de 60 espécies de *Palaemon* e 15 espécies de outros gêneros de Palaemoninae. Dados sobre aspectos ecológicos foram obtidos da literatura ou de outras fontes disponíveis. Foram analisados caracteres diagnósticos tradicionalmente usados na família e outros ainda pouco empregados no grupo. A filogenia recuperada indica que *Palaemon* não é monofilético, com suas espécies distribuídas em três linhagens distintas, e que a provável colonização da América e Europa ocorreu em mais de um momento em cada continente. O ancestral comum mais recente da maioria das espécies de *Palaemon*, *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 e gêneros próximos provavelmente foi uma linhagem anfídroma. Caracteres morfológicos permitem a identificação de pelo menos quatro grupos monofiléticos em *Palaemon*, sendo dois monoespecíficos até o momento. Dessa forma, considerando o status não monofilético de *Palaemon*, sugere-se a criação de dois novos gêneros para alojar *P. concinnus* e *P. mercedae* e revalidação de *Alaocaris* Holthuis, 1949 para alojar *P. antrorum*, com a possível inclusão de mais seis espécies da América.

ABSTRACT

Shrimps of the worldwide genus *Palaemon* Weber, 1795 occur in tropical and temperate regions. The genus comprises 86 species with a wide morphological and ecological variability. Studies based on molecular data have indicated that although the genus has been subject of a recent taxonomic rearrangement, it may be still non-monophyletic. On the other hand, cladistics analyses based on morphological data have suggested the presence of synapomorphies, implying a natural status for the genus. In this chapter a broad taxonomic and molecular sampling is applied to verify whether *Palaemon* is a monophyletic taxon and, based on the recovered phylogeny, identify phylogeographic patterns as well as trends in the evolution of ecological and morphological traits. We have used partial sequences of the 16S rRNA, histona H3, and 18S rRNA genes from 60 species of *Palaemon* and 15 species from other genera of Palaemoninae. Data about ecological traits were obtained from literature and other sources. We analyzed diagnostics characters usually used in the family and others poorly used in the group. The phylogeny indicates that the species of *Palaemon* are separated into three distinct lineages and that the colonization of America and Europe probably took place more than once in both continents. The more recent common ancestor of the majority of the species of *Palaemon*, *Macrobrachium* Spence Bate, 1868, and closely related genera was likely to be amphidromus. Morphological characters allow the identification of at least four monophyletic groups in *Palaemon*; two of which are monospecific at the moment. Considering the non-monophyletic status of *Palaemon* therefore, we suggest the erection of two new genera to allocate *P. concinnus* and *P. mercedae*, and the re-erection of *Alaocaris* Holthuis, 1949 to allocate *P. antrorum* as well as a likely inclusion of more six American species.

INTRODUÇÃO

Os camarões da subfamília Palaemoninae Rafinesque, 1815 incluem espécies de regiões tropicais e temperadas de todo o globo. *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 e *Palaemon* Weber, 1795 são os dois gêneros com maior número de espécies (De Grave & Fransen, 2011; De Grave & Ashelby, 2013), sendo *Macrobrachium* representado exclusivamente por espécies dulcícolas (incluindo as anfídromas) e *Palaemon* por espécies marinhas, estuarinas e dulcícolas (incluindo as anfídromas). *Palaemon* compreende 86 espécies, considerando-se as recentes alterações na composição do gênero com a sinonimização dos gêneros *Palaemonetes* Heller, 1869, *Coutierella* Sollaud, 1914 e *Exopalaemon* Holthuis, 1950 (De Grave & Ashelby, 2013), sinonimização de espécies (Carvalho et al., 2014a) e a descrição de novas espécies (Carvalho et al., 2014b; Capítulo 2; Tzomos & Koukouras, 2015).

Apesar das relações filogenéticas em Palaemonidae serem objeto de discussão, segundo Pereira (1997), a presença do dente e sutura branquiostegal sustentaria a hipótese de que *Palaemon* seria um grupo natural. Entretanto, estudos recentes baseados em dados moleculares têm demonstrado que algumas espécies de *Palaemon*, como *P. pandaliformis* (Stimpson, 1871), *P. gracilis* (Smith, 1871) e *P. concinnus* Dana, 1852, não possuem uma posição filogenética definida em relação à maioria das espécies de *Palaemon* (Ashelby et al., 2012; De Grave & Ashelby, 2013). Desta forma, assim como o caráter utilizado na separação de *Palaemon* e *Palaemonetes* (i.e., a ausência de palpo mandibular em *Palaemonetes*) não suportava grupos naturais (Chace, 1972; Knowlton & Vargo, 2004; Ashelby et al., 2012; Cuesta et al., 2012) e os caracteres utilizados para a proposição dos gêneros *Coutierella* e *Exopalaemon* também não eram válidos, uma

vez que estes foram alocados dentro do gênero *Palaemon* (Ashelby *et al.*, 2012), os atuais caracteres diagnósticos de *Palaemon* (De Grave & Ashelby, 2013) também parecem não caracterizar um grupo monofilético.

O grande número de espécies reflete a diversidade de habitats, estratégias reprodutivas, padrões morfológicos e ampla distribuição geográfica em regiões tropicais e temperadas de todo o mundo. Essa variabilidade pode ser útil para indicar relações filogenéticas próximas entre espécies que compartilham o mesmo estado de caráter, seja ele ecológico ou morfológico. Contudo, as similaridades observadas entre grupos de espécies em *Palaemon* também podem ser resultado de evolução convergente, como resposta às pressões seletivas similares.

Ashelby *et al.* (2012) conduziram a primeira abordagem filogenética de *Palaemon* baseada em dados moleculares e, além do caráter parafilético do gênero, constataram a formação de grupos correspondentes a regiões geográficas. Entretanto, Botello & Álvarez (2013) não recuperaram as espécies da América como um grupo monofilético, embora a amostragem taxonômica tenha sido limitada. Nesse sentido, uma amostragem mais ampla do gênero tornou-se necessária para um melhor entendimento dos padrões filogeográficos das espécies de *Palaemon*.

Outro aspecto importante reportado por Ashelby *et al.* (2012) foi a ocupação de ambientes dulcícolas de forma independente em várias linhagens de *Palaemon*. Freire *et al.* (2003) sugerem que a ocupação de ambientes dulcícolas por Palaemonidae ocorreu a partir de um ancestral marinho/estuarino com alta capacidade osmorregulatória. Wowor *et al.* (2009) propuseram que o ancestral de *Macrobrachium* possuía grande quantidade de pequenos ovos e atingia a fase adulta em ambiente dulcícola. Assim sendo, a tolerância à água doce poderia ser uma característica plesiomórfica em *Palaemon*. A

ocorrência de espécies marinhas e estritamente dulcícolas no mesmo gênero, resultante ou não de eventos independentes, deve ser analisada em um contexto filogenético mais amplo para que se possa melhor compreender a evolução dessa característica ecológica. Isso se torna evidente quando observamos a homogeneidade dessas características, por exemplo, em algumas famílias de Brachyura estritamente dulcícolas, como Trichodactylidae, Pseudothelphusidae, Potamidae, Potamonautidae e Gecarcinucidae (Tsang *et al.*, 2014), mesmo essas tendo ancestrais marinhos.

O padrão de desenvolvimento larval é outra característica variável em *Palaemon*. Assim como observado em outros gêneros de Palaemonidae, algumas espécies dulcícolas possuem desenvolvimento larval abreviado, com poucos estágios larvais, baixa fecundidade e grande quantidade de reservas energéticas para os embriões. Em contrapartida, várias espécies, de dulcícolas a marinhas, possuem desenvolvimento larval estendido, com vários estágios larvais, alta fecundidade e menor quantidade de vitelo (Vogt, 2013).

A ampla distribuição mundial e variabilidade de padrões ecológicos qualifica *Palaemon* como um bom modelo para estudos sobre a evolução desses fenômenos biológicos em Decapoda. Adicionalmente, a expressiva variabilidade morfológica do grupo, principalmente após as recentes modificações em sua composição, torna necessária uma análise mais ampla para a identificação de padrões morfológicos que permitam a proposição de táxons monofiléticos.

Nesse contexto, o uso de dados moleculares em uma abordagem genética ampla e uma amostragem taxonômica abrangente podem contribuir para a resolução de problemas taxonômicos do grupo e melhor compreensão da evolução de aspectos biológicos em Palaemoninae.

OBJETIVOS

1. Avaliar a hipótese de monofilia do gênero *Palaemon*;
2. Avaliar a hipótese de que padrões biogeográficos, de ocupação de habitat, reprodutivos e morfológicos acompanham as relações filogenéticas entre as espécies de *Palaemon*.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção dos espécimes

A obtenção do material biológico para o presente estudo foi realizada por meio de coletas manuais utilizando-se puçás e peneiras em diferentes locais de ocorrência (rios, riachos, estuários, poças de maré) das espécies-alvo (autorização ICMBio 25329; DIFAP/IBAMA/126/05; licença No. 11777-1 MMA/IBAMA). Os animais coletados foram devidamente identificados, etiquetados, armazenados temporariamente em etanol 96° GL e conservados em etanol 80%, sendo depositados na Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia (CCDB) da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP), Universidade de São Paulo (USP).

Também foram analisados espécimes depositados em coleções científicas mediante visitas, empréstimos e doações. Além da análise dos lotes depositados na CCDB/FFCLRP/USP, foram realizadas visitas a diversas instituições - Brasil: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA); Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil (MPEG); Museu de Zoologia da USP (MZUSP); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ); Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) - Exterior: Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Estados Unidos (MCZ); Muséum national d'Histoire naturelle, França (MNHN); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Estados Unidos (USNM); Natural History Museum, Inglaterra (NHM); Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica (MZUCR); Oxford University Museum of Natural History, Inglaterra (OUMNH). Também foram realizados empréstimos provenientes das coleções de crustáceos das

instituições citadas acima e da Colección Nacional de Crustaceos, Universidad Nacional Autónoma de México, México (CNCR); Forschungsinstitut Senckenberg, Alemanha (SMF); Museu Oceanográfico da Universidade Federal do Pernambuco, Brasil (MOUFPE); Museum Victoria, Austrália (MV); Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil (UFRGS); Universidade Federal do Ceará, Brasil (UFC); University of Louisiana at Lafayette, EUA (ULLZ) e University of Florida, EUA (UF).

A identificação prévia das espécies foi realizada com base nas descrições originais e literatura pertinente (Holthuis, 1950a,1952; Williams, 1984; Melo, 2003).

Obtenção dos dados moleculares

Para as análises moleculares foram obtidas novas sequências de 57 amostras de 55 espécies de *Palaemon* e seis de outros gêneros de Palaemoninae (*Brachycarpus* Spence Bate, 1888; *Creaseria* Holthuis, 1950; *Leander* Desmarest, 1849; *Macrobrachium* Spence Bate, 1868; *Pseudopalaemon* Sollaud, 1911; *Urocaridella* Borradaile, 1915). Também foram obtidas do GenBank sequências de seis espécies de *Palaemon* e nove de outros gêneros de Palaemoninae [*Cryphiops* Dana, 1852; *Leptocarpus* Holthuis, 1950; *Leptopalaemon* Bruce & Short, 1993; *Macrobrachium* (seis espécies)]. Desconsiderando espécies com duas amostras [*P. debilis* Dana, 1852; *P. pandaliformis* e *P. serrifer* (Stimpson, 1860)], incluídas em função de estruturação genética presumida (Ashelby *et al.*, 2012; capítulo 2), foram utilizadas 60 espécies de *Palaemon* e 15 espécies de outros Palaemoninae oriundas de quatro grandes regiões: Ásia+Indo-Pacífico (*Palaemon*: 27 amostras; outros: 7 amostras), América (*Palaemon*: 25 amostras; outros: 7 amostras), Europa (*Palaemon*: 10 amostras) e África + Ilha Santa Helena (*Palaemon*: 1 amostra; outros: 1 amostra) (Figura 1).

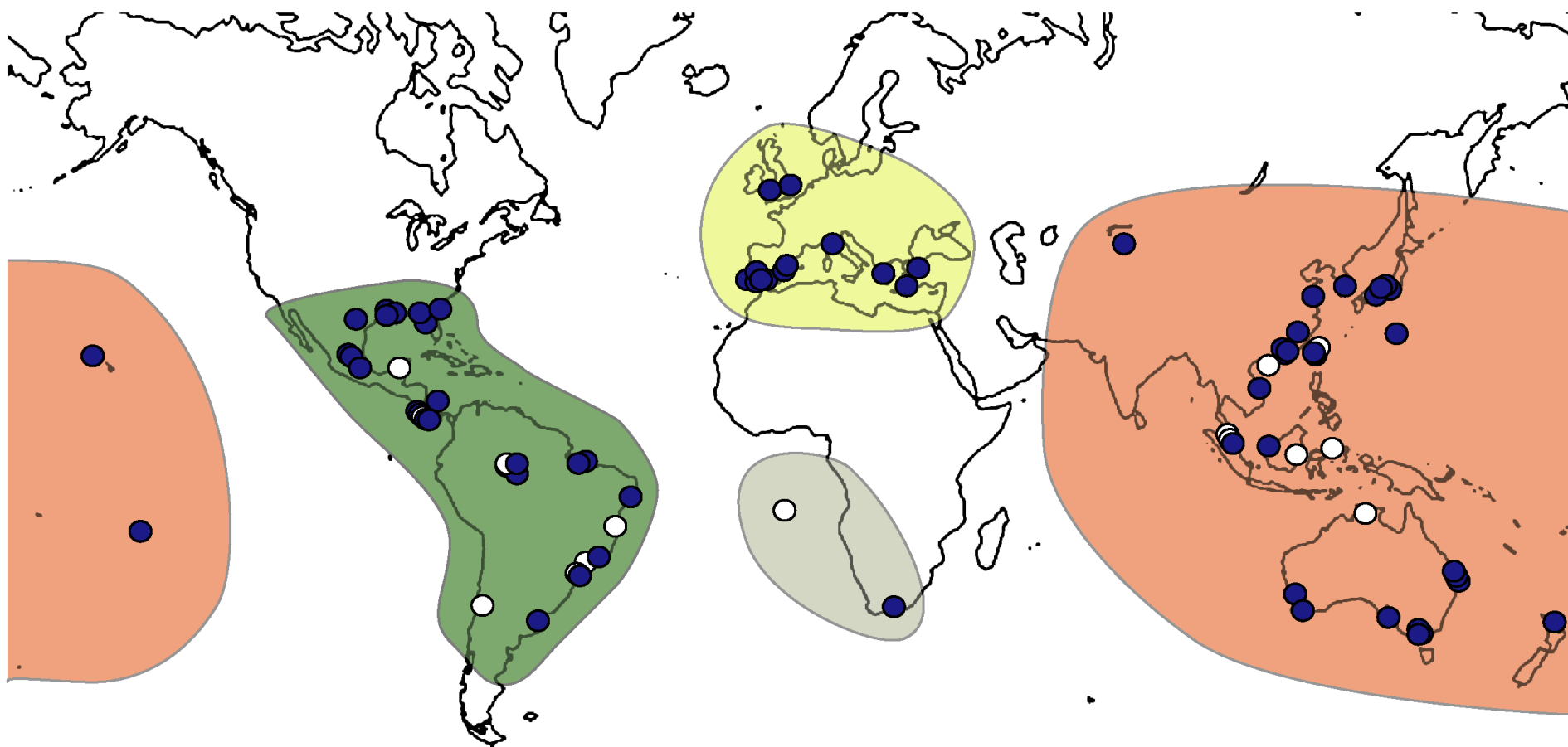


Figura 1. Distribuição das amostras de Palaemoninae utilizadas na análise molecular. Os círculos em azul indicam amostras de *Palaemon* e os círculos brancos indicam amostras de outros gêneros. Áreas coloridas representam as quatro regiões geográficas adotadas.

Foram analisadas sequências parciais do gene mitocondrial 16S rRNA (~550 pb; *Palaemon*: 62 sequências; outros gêneros: 15 sequências), do gene nuclear histona H3 (~340 pb; *Palaemon*: 60 sequências; outros gêneros: 15 sequências) e do também nuclear 18S rRNA (~540 pb; *Palaemon*: 55 sequências; outros gêneros: 14 sequências) (Tabela 1).

A extração de DNA e amplificação das regiões de interesse foi realizada a partir de modificações dos métodos de Mantelatto *et al.* (2007, 2009a,b) e Pileggi & Mantelatto (2010).

Amostras de tecido muscular abdominal com aproximadamente 2-3 mm de diâmetro foram acondicionadas individualmente em tubos contendo 600 µl de *lysis buffer* e 7 µl de Proteinase K (Thermo Scientific) (~20 mg/ml) por 24 h a 55 °C. Após inativação da Proteinase K por 20 min a 65 °C e resfriamento da amostra a 21 °C, foram adicionados 200 µl de NH₄ OAc (7,5 M) e centrifugada por 15 min a 14.000 rpm a 16 °C. Aproximadamente 750 µl do sobrenadante foram transferidos para tubos contendo 700 µl de isopropanol a 5 °C, homogeneizado e centrifugado por 15 min a 14.000 rpm a 5 °C. Posteriormente as amostras foram mantidas por 12 h a -20 °C e novamente centrifugadas por 15 min a 14.000 rpm a 5 °C. Todo o sobrenadante foi descartado e, após adição de 50 µl de etanol 70% resfriado a 5°C, as amostras foram centrifugadas por 15 min a 14.000 rpm a 5 °C, tendo posteriormente todo o sobrenadante descartado. A secagem das amostras foi feita por 2-5 minutos em concentrador (5301 Eppendorf) a 60 °C. O DNA extraído foi ressuspendido com a adição de 50 µl de tampão TE seguido de aquecimento a 60 °C com rotação por 20 min no concentrador, agitação por 5 segundos e aquecimento a 60 °C com rotação por 10

min. Após resfriamento a 21 °C e centrifugação a 7.000 rpm a 5°C por 2 min, a quantidade de DNA extraído e qualidade da extração foi verificada no espectrofotômetro NanoDrop® 2000.

As regiões de interesse foram amplificadas por meio da técnica da PCR (Polymerase Chain Reaction) utilizando os iniciadores (primers) 1472 (H2) (5'-AGATAGAAACCAACCTGG-3') (Crandall & Fitzpatrick 1996) e 16S-L2 (5'-TGCCTGTTTATCAAAAACAT-3') (Schubart *et al.* 2002) para o gene 16S rRNA, H3af (5'-ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC-3') e H3ar (5'-ATATCCTTRGGCATRATRGTGAC-3') (Colgan *et al.* 1998) para o gene histona H3 e os primers 18Sai (5'-CCTGAGAAACGGCTACCACATC-3') e 18Sb3.0 (5'-GACGGTCCAACAATTCACC-3') para o gene 18S rRNA (Whiting *et al.*, 1997).

Para um volume de 25 µl de solução para PCR foram utilizados 5 µl de betaína (5 M) (Acrós Organics), 4 µl de DNTPs (5 mM), 3 µl de MgCl₂ (25 mM), 3 µl de 10X Taq buffer (Thermo Scientific) [com KCl para os genes 16S e H3; com (NH₄)₂SO₄ para o gene 18S], 1 µl de cada primer (10 µM), 1 µl de DNA molde ressuspendido (50 ng/ml) e 0,5 µl de Taq DNA Polimerase recombinante (Thermo Scientific). Para os genes 16S e H3 foram adicionados 2 µl de albumina bovina 1% (Sigma). O volume faltante para 25 µl foi completado com água ultrapura.

A reação de PCR foi realizada em um termociclador Applied Biosystems Veriti 96 Well Thermal Cycler®. A PCR foi iniciada com um período de desnaturação inicial de 3 minutos a 95 °C, seguido de 40 ciclos termais [30 s de desnaturação a 95 °C, 45 s para pareamento com temperatura variável (48-52 °C para 16S e H3; 52-56 °C para 18S) e 1 mim para extensão a 72 °C] e extensão final por 10 mim a 72 °C. Os resultados obtidos foram observados em eletroforese com gel de agarose 1,5% e

fotografados com câmara digital C-7070 Olympus[®] em um transluminator UV M20 UVP[®].

A purificação do produto de PCR foi feita por meio do kit SureClean Plus, seguindo protocolo do fabricante, e o sequenciamento das amostras foi realizado em um sequenciador automático ABI Prism 3100 Genetic Analyzer[®] (Applied Biosystems automated sequencer) por meio do kit de reação ABI Big Dye[®] Terminator Mix (Applied Biosystems), também seguindo recomendações do fabricante.

Todas as sequências foram confirmadas pelo sequenciamento de ambas as fitas (senso e anti-senso) e reconciliadas utilizando-se o software BioEdit 7.0.7.1 (Hall, 2005). Os testemunhos genéticos, dos quais foram obtidas as amostras de tecido para as análises, estão depositados na CCDB/FFCLRP/USP ou na coleção científica de origem.

Tabela 1. Espécies utilizadas na reconstrução da filogenia das espécies de *Palaemon*. CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Brasil; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México; MPEG: Museu Paraense Emilio Goeldi, Brasil; MV: Museum Victoria, Austrália; MZUCR: Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica; OUMNH-ZC: Zoological Collections of Oxford Museum of Natural History, Reino Unido; RMNH, Naturalis Biodiversity Center, Holanda; SMF, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Alemanha; UF: University of Florida; ULLZ, University of Louisiana in Lafayette, EUA. NO: sequência não obtida.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1837	Algarve, Portugal	OUMNH-ZC 2004-16-0001	JN674330	KP179094	KP179012	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon affinis</i> H. Milne Edwards, 1837	Baía Mission, Nova Zelândia	OUMNH-ZC 2004-12-0002	KP178972	KP179080	KP179013	
<i>Palaemon antennarius</i> (H. Milne Edwards, 1837)	Rio Epta Piges, Ilha Rhodes, Grécia	OUMNH-ZC 2003-03-0002	KP178973	KP179081	KP179014	
<i>Palaemon antrorum</i> (Benedict, 1896)	San Marcos, Texas, EUA	OUMNH-ZC 2011-02-0033	KP178969	KP179077	KP179015	
<i>Palaemon argentinus</i> (Nobili, 1901)	Mar del Plata, Argentina	CCDB 3312	KP178997	KP179115	KP179016	
<i>Palaemon atrinubes</i> (Bray, 1976)	Couran Cove, South Stradbroke, Queensland, Austrália	OUMNH-ZC 2009-21-0012	KP178977	KP179084	KP179017	
<i>Palaemon australis</i> (Dakin, 1915)	Rosa, Rio Blackwood, Oeste da Austrália, Austrália	OUMNH-ZC 2009-21-0010	JN674353	KP179098	KP179018	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon carinicauda</i> (Holthuis, 1950)	Mai Poi, Hong Kong	OUMNH-ZC 2009-16-0005	JN674325	KP179101	NO	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon camranhi</i> (Nguyễn, 1997)	Dong Bo River, Vietnã	OUMNH-ZC 2014-01-0001	KP178978	KP179085	KP179019	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
<i>Palaemon concinnus</i> Dana, 1852	Pingtung County, Taiwan	OUMNH-ZC 2010-02-0079	KP178966	KP179068	KP179020	
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	Santa Maria do Pará, Pará, Brasil	CCDB 4339	KF923720	KP179074	KP179024	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon debilis</i> Dana, 1852	Ilhas Tuamotu, Polinésia Francesa	UF 18572	KP178979	KP179086	KP179021	
<i>Palaemon debilis</i> Dana, 1852	Wailoa, Havai	OUMNH-ZC 2009-21-0020	JN674332	KP179087	KP179022	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon dolospinus</i> Walker & Poore, 2003	Baía Port Phillip, Victoria, Austrália	OUMNH-ZC 2009-25-0002	KP178980	KP179088	KP179023	
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837	Rio Formosa, Portugal	CCDB 2749	KP178988	KP179102	KP179025	
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	Longboat Key, Flórida, EUA	OUMNH-ZC 2011-09-0044	KP178995	KP179112	KP179029	
<i>Palaemon guangdongensis</i> Liu, Liang & Yan, 1990	Estuário do rio Pearl, sul da China	OUMNH-ZC 2009-16-0004	JN674335	JN674394	NO	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S, H3)
<i>Palaemon gracilis</i> (Smith, 1871)	Costa do Pacífico, Costa Rica	CCDB 3402	KF923714	KP179071	KP179030	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon gravieri</i> (Yu, 1930)	Mar Amarelo, China	C2011-PG	KC515045	KC515087	KC515058	Kou <i>et al.</i> , 2013 (16S, H3 e 18S)
<i>Palaemon hancocki</i> Holthuis, 1950	Golfo Dulce, Puntarenas, Costa Rica	MZUCR 2477-02	KF923715	KP179070	KP179031	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)

Tabela 1. Continuação.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
<i>Palaemon intermedius</i> (Stimpson, 1860)	Baía Port Phillip, Victoria, Austrália	OUMNH-ZC 2009-25-0004	KP178981	KP179089	KP179032	
<i>Palaemon ivonicus</i> (Holthuis, 1950)	Rio Solimões, Próximo a Manaus, Amazonas, Brasil	CCDB 1435	KF923717	KP179075	KP179033	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon kadiakensis</i> (Rathbun, 1902)	Convent, Louisiana, EUA	CCDB 1600	KF923718	KP179106	KP179034	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon lindsayi</i> (Villalobos Figueroa & H.H.Jr. Hobbs, 1974)	San Luis Potosí, México	CNCR 7803	NO	KP179128	NO	
<i>Palaemon litoreus</i> (McCulloch, 1909)	Marino, Austrália	UF 18979	KP178982	KP179090	KP179035	
<i>Palaemon longirostris</i> H. Milne Edwards, 1837	Rio Guadiana, Portugal	CCDB 2750	KF923724	KP179109	KP179036	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon macrodactylus</i> Rathbun, 1902	Chiba, Japão	OUMNH-ZC 2011-11-0027	KP178984	KP179092	KP179037	
<i>Palaemon mercedae</i> (Pereira, 1986)	Rio Uatumã, Amazonas, Brasil	CCDB 4878	KP178971	KP179079	KP179038	
<i>Palaemon mesopotamicus</i> (Pesta, 1913)	Rio Orontes, Hatay, Turquia	OUMNH-ZC 2012-01-0016	KP178974	KP179082	KP179039	
<i>Palaemon mexicanus</i> (Strenth, 1976)	San Luis Potosí, México	CNCR 24904	KP178990	KP179105	KP179026	
<i>Palaemon modestus</i> (Heller, 1862)	Rio Ili, Kalkan, Cazaquistão	OUMNH-ZC 2012-01-0068	KP178986	KP179099	KP179040	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
<i>Palaemon mundusnovus</i> (Holthuis, 1949)	Levy County, Flórida, EUA	UF 14775	KP178998	KP179116	KP179041	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	Rio Mamanguape, Paraíba, Brasil	CCDB 4332	KF923722	KP179113	KP179042	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon octaviae</i> (Chace, 1972)	Lagoa de Itaipu, Niteroi, Rio de Janeiro, Brasil	CCDB 4103	KP179000	KP179119	NO	
<i>Palaemon ogasawaraensis</i> Kato & Takeda, 1981	Ilhas Ogasawara, Japão	OUMNH-ZC 2014-01-0062	KP178985	KP179093	KP179043	
<i>Palaemon orientis</i> (Holthuis, 1950)	Kisarazu, Chiba, Japão	OUMNH-ZC 2011-11-0028	KP178987	KP179100	KP179044	
<i>Palaemon ortmanni</i> Rathbun, 1902	Mar Interior de Seto, Japão	OUMNH-ZC 2003-06-0002	JN674339	KP179095	KP179045	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon pacificus</i> (Stimpson, 1860)	Keelung Ho-Ping Island Park, Taiwan	UF 29428	KP178994	KP179111	KP179046	
<i>Palaemon paivai</i> Fausto Filho, 1967	São João de Pirabas, Pará, Brasil	CCDB 4334	KP179002	KP179121	KP179047	
<i>Palaemon paludosus</i> (Gibbes, 1850)	Jefferson County, Flórida, EUA	OUMNH-ZC 2004-14-0002	KP178989	KP179103	KP179048	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	Javala, Tortuguero, Limón, Costa Rica	MZUCR 2370-04	KP178968	KP179072	KP179050	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	Ilha Comprida, São Paulo, Brasil	CCDB 813	KF923713	KP179073	KP179049	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)

Tabela 1. Continuação.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
<i>Palaemon paucidens</i> De Haan, 1844	Rio Utanogawa, Japão	OUMNH-ZC 2003-06-0003	JN674342	KP179096	KP179051	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon peringueyi</i> (Stebbing, 1915)	Estuário do rio Kariega, África do Sul	OUMNH-ZC 2003-09-0001	KP178991	KP179107	KP179052	
<i>Palaemon pugio</i> (Holthuis, 1949)	Rio Delta, Missisipi, EUA	CCDB 3804	KF923723	KP179117	KP179027	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon ritteri</i> Holmes, 1895	Bahía Wafer, Puntarenas, Costa Rica	MZUCR 2396-04	KF923719	KP179122	KP179053	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon semmelinkii</i> (De Man, 1881)	Lim Chu Kang, Singapura	OUMNH-ZC 2014-11-321	KP179003	KP179123	KP179056	
<i>Palaemon schmitti</i> (Holthuis, 1950)	Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica	CCDB 4879	KP179001	KP179120	KP179054	
<i>Palaemon serenus</i> Heller, 1862	Wellington Point, Queensland, Austrália	OUMNH-ZC 2009-09-0011	KP178983	KP179091	KP179057	
<i>Palaemon serratus</i> (Pennant, 1777)	Saundersfoot, Pembrokeshire, País de Gales	OUMNH-ZC 2012-06-0015	KP178992	KP179108	KP179058	
<i>Palaemon serrifer</i> (Stimpson, 1860)	Busan, Coreia do Sul	OUMNH-ZC 2005-04-0001	JN674347	KP179097	KP179059	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon serrifer</i> (Stimpson, 1860)	Pingtung County, Taiwan	OUMNH-ZC 2010-02-0077	JN674348	JN674373	NO	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S, H3)
<i>Palaemon sinensis</i> (Sollaud, 1911)	Japão	OUMNH-ZC 2003-06-0005	KP178996	KP179114	KP179060	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
<i>Palaemon yuna</i> Carvalho, Magalhães & Mantelatto (2014)	Praia do Tupé, Manaus, Amazonas, Brasil	CCDB 2994	KF923716	KP179076	KP179065	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon sutkusi</i> (Smalley, 1964)	Rio Salado, Zaragoza, México	CNCR 25864	KF923712	KP179104	KP179061	Carvalho <i>et al.</i> , 2014b (16S)
<i>Palaemon texanus</i> (Strenth, 1976)	Los Olmos Creek, Riviera, Texas, EUA	SMF 40684	JQ042303	NO	NO	Cuesta <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon tonkinensis</i> (Sollaud, 1914)	Mai Poi, Hong Kong	OUMNH-ZC 2003-07-0001	KP179004	KP179124	KP179062	
<i>Palaemon turcorum</i> (Holthuis, 1961)	Ankara, Turquia	RMNH-D 13971	JQ042302	NO	NO	Cuesta <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon varians</i> (Leach, 1813)	Rio Formosa, Portugal	CCDB 2748	KP178976	KP179083	KP179028	
<i>Palaemon vulgaris</i> (Say, 1818)	Cypremort Point, Louisiana, EUA	ULLZ 8584	KP178999	KP179118	KP179063	
<i>Palaemon vietnamicus</i> (Nguyễn, 1992)	Kuching, Malásia	M2009-K	KC515037	KC515079	KC515054	Kou <i>et al.</i> , 2013 (16S, H3 e 18S)
<i>Palaemon xiphias</i> Risso, 1816	Campese, Giglio, Itália	OUMNH-ZC 2011-09-0019	KP178993	KP179110	KP179064	
<i>Palaemon zariquieyi</i> (Sollaud, 1938)	Alicante, Espanha	OUMNH-ZC 2012-01-0065	KP178975	NO	NO	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
Outros Palaemoninae						
<i>Brachycarpus biunguiculatus</i> (Lucas, 1846)	Ilha de Santa Helena	OUMNH-ZC 2014-12-0001	KP179005	KP179125	KP179008	
<i>Creaseria morleyi</i> (Creaser, 1936)	Cenote Santo Domingo, Quintana Roo, México	OUMNH-ZC 2013-05-0030	KP178970	KP179078	KP179009	
<i>Cryphiops caementarius</i> (Molina, 1782)	Chile?	JC1219	DQ079711	DQ079672	DQ079747	Porter <i>et al.</i> , 2005 (16S, H3 e 18S)
<i>Leander paulensis</i> Ortmann, 1897	Ubatuba, São Paulo, Brasil	CCDB 3436	KP179007	KP179127	KP179010	
<i>Leptocarpus potamiscus</i> (Kemp, 1917)	Rio Sungai Petani, Malásia	OUMNH-ZC 2009-03-0006	JN674328	JN674392	NO	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S, H3)
<i>Leptopalaemon glabrus</i> (Bruce, 1993)	Rio Alligator Sul, Austrália	GUK6_2, GU-1199	EF588318	EU249461	EU249463	Page <i>et al.</i> , 2008 (16S, H3 e 18S)
<i>Macrobrachium americanum</i> Spence Bate, 1868	Pacífico, Costa Rica	CCDB 2883	JQ805797	JQ805861	JQ805843	Rossi & Mantelatto, 2013 (16S, H3 e 18S)
<i>Macrobrachium hainanense</i> (Parisi, 1919)	Tongzha, Haina, China	MACR016	FM986615	FM958101	FM986565	Wowor <i>et al.</i> , 2009 (16S, H3 e 18S)
<i>Macrobrachium jaroense</i> (Cowles, 1914)	Lany, Taiwan	MACR020	FM986619	FM958105	FM986569	Wowor <i>et al.</i> , 2009 (16S, H3 e 18S)
<i>Macrobrachium lar</i> (Fabricius, 1798)	Manado, norte de Sulawesi, Indonésia	MACR022	FM986621	FM958107	FM986571	Wowor <i>et al.</i> , 2009 (16S, H3 e 18S)

Tabela 1. Continuação.

Táxon	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank H3	GenBank 18S	Referência (gene)
<i>Macrobrachium mammillodactylus</i> (Thallwitz, 1892)	Samarinda, leste de Kalimantan, Indonésia	MACR031	FM986629	FM958116	FM986579	Wowor <i>et al.</i> , 2009 (todos)
<i>Macrobrachium olfersii</i> (Wiegmann, 1836)	Ilhéus, Bahia Brasil	CCDB 2439	JQ805924	JQ805881	JQ805853	Rossi & Mantelatto, 2013 (todos)
<i>Macrobrachium potiuna</i> (Müller, 1880)	Rio Branco, Cananeia, São Paulo, Brasil	CCDB 3652	JX466936	KP179067	KP179011	Carvalho <i>et al.</i> , 2013 (16S)
<i>Pseudopalaemon chryseus</i> Kensley & Walker, 1982	Praia do Tupé, Manaus, Amazonas, Brasil	CCDB 4241	KP178967	KP179069	KP179055	
<i>Urocaridella cyrtorhyncha</i> (Fujino & Miyake, 1969)	Singapura	OUMNH-ZC 2011-02-0002	KP179006	KP179126	KP179066	

Análises Moleculares

As sequências foram editadas utilizando-se o programa Bioedit (Hall, 2005). O alinhamento para cada gene foi realizado no software MAFFT (versão 7.058) (Kato & Standley, 2013) com configuração padrão. Os alinhamentos foram concatenados no software Sequence Matrix, constituindo uma matriz com 1473 sítios. A reconstrução da filogenia foi realizada por inferência Bayesiana e máxima verossimilhança.

Foram utilizados os modelos de substituição de nucleotídeos TIM2+ Γ +I para 16S, TrNef+ Γ +I para H3 e TPM2+ Γ +I para 18S, selecionados pelo critério de informação Bayesiano no jModeltest (versão 2.1.4) (Darriba *et al.*, 2012). Os modelos selecionados e parâmetros estimados (Tabela 2) foram implementados na inferência Bayesiana e considerados para a escolha do modelo mais próximo possível na máxima verossimilhança.

Tabela 2. Modelos selecionados no jModeltest para os genes 16S rRNA, histona H3 e 18S rRNA com base no critério de informação Bayesiano.

	16S rRNA	Histona H3	18S rRNA
Modelo	TIM2+ Γ +I	TrNef+ Γ +I	TPM2+ Γ +I
Distribuição Gama	0.6950	1.2300	0.7210
Proporção de sítios invariáveis	0.4300	0.6500	0.5860
Taxa de substituição AC	1.4813	1.0000	0.2599
Taxa de substituição AG	9.2538	2.9785	0.9275
Taxa de substituição AT	1.4813	1.0000	0.2599
Taxa de substituição CG	1.0000	1.0000	1.0000
Taxa de substituição CT	15.5732	4.6796	0.9275
Taxa de substituição GT	1.0000	1.0000	1.0000
Frequência de A	0.3316	-	-
Frequência de C	0.0655	-	-
Frequência de G	0.1720	-	-
Frequência de T	0.4309	-	-

A inferência Bayesiana foi usada para reconstruir as relações filogenéticas das espécies analisadas, tendo os três genes como partições distintas no software MrBayes (versão 3.2.2) (Ronquist *et al.*, 2012). A simulação de Monte Carlo via cadeia de Markov com algoritmo de Metropolis-Hastings foi usada para empiricamente determinar a distribuição de probabilidade *a posteriori* das topologias, comprimentos de ramos e parâmetros do modelo de substituição de forma independente para cada partição. Cinco categorias da distribuição gama foram assumidas. A distribuição *a priori* dos parâmetros do modelo para cada gene foi implementada com base nos respectivos modelos (Tabela 2). A inferência Bayesiana foi realizada com 30 milhões de gerações em duas análises independentes, com cinco cadeias paralelas cada, uma “fria” e quatro “quentes”. Os parâmetros foram salvos a cada 1000 simulações. A análise foi concluída se atingia estacionariedade (desvio padrão médio abaixo de 0.01) após o número de gerações estipulado. O primeiro quarto dos parâmetros e árvores foi descartado (burn-in de 25%) [ver Ronquist *et al.* (2009) para mais detalhes].

Sete configurações alternativas da matriz de dados e configurações de partições também foram testadas em simulações com 10 milhões de gerações ou até atingirem estacionariedade. Embora o teste de saturação de Xia *et al.* (2003) implementado no software DAMBE (versão 5.3.48) não tenha indicado saturação significativa em nenhum dos genes utilizados ($P < 0.05$), foram realizadas análises com a exclusão de regiões muito variáveis (configuração 1) e exclusão de regiões muito variáveis e gaps (configuração 2) no programa Gblocks (versão 0.91b) (Castresana, 2000; Talavera & Castresana, 2007). Também foram conduzidas análises com apenas as espécies com matriz molecular completa (sem gene faltante) (configuração 3), com todos os genes em apenas uma partição (configuração 4) e com cinco partições, onde cada posição dos

códons no gene H3 foi tratada como uma partição (configuração 5), análises com apenas um gene (configuração 6) e em combinação de dois genes (16S+H3, 16S+18S, H3+18S) (configuração 7).

A análise de máxima verossimilhança foi conduzida no programa RAxML (7.6.3) (Stamatakis, 2006) implementado na plataforma CIPRES (“Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research”) (Miller *et al.*, 2010). Os três genes foram incluídos como partições distintas. A consistência da topologia foi mensurada por bootstrap (1000 pseudorréplicas). Os parâmetros do modelo de substituição GTR+ Γ +I foram definidos pelo programa RAxML.

Árvores consenso foram construídas no pacote Mesquite (2.75, build 566) utilizando o critério 50% majority-rule.

Obtenção de informações sobre hábitat e desenvolvimento larval

As informações sobre hábitat e desenvolvimento larval foram obtidas principalmente a partir da literatura disponível. Também foram consideradas informações obtidas em campo durante as coletas e informações presentes nos lotes depositados em museus.

Foram consideradas duas categorias de espécies **dulcícolas**: **estritamente dulcícolas**, aquelas que completam todo o ciclo de vida em água doce, sem relatos de populações costeiras ou outros indícios biológicos que possam de alguma forma implicar na dependência de áreas com maior salinidade em alguma fase da vida; **anfídromas**, encontradas na água doce em alguma fase da vida, principalmente adulta,

mas eventualmente encontradas em áreas estuarinas ou com características que impliquem na ocorrência das larvas em ambientes com maior salinidade.

Foram consideradas espécies **estuarinas** aquelas que ocorrem principalmente na zona de mistura do estuário até áreas com salinidade reduzida, mas não possuem uma fase tipicamente dulcícola, embora possam ser eventualmente encontradas na zona de maré de rios, e são frequentemente encontradas em áreas adjacentes ao estuário. As espécies **marinhas** foram caracterizadas pela presença predominante nas áreas marinhas com menor influência estuarina, embora possam ser encontradas eventualmente nas áreas de maior salinidade da zona de mistura do estuário.

As espécies com **desenvolvimento larval estendido** foram caracterizadas pelo maior número de estágios larvais (4 ou mais). Espécies sem descrição do desenvolvimento larval foram consideradas com possível desenvolvimento larval estendido quando possuíam ovos pequenos e maior fecundidade, comparada com espécies de Palaemoninae de tamanho similar. Foram consideradas espécies com **desenvolvimento larval abreviado** aquelas com menos de 4 estágios larvais (para desenvolvimento larvais descritos) ou possuindo ovos grandes e baixa fecundidade.

Para mais informações sobre estratégias de ocupação de hábitat e desenvolvimento larval, que serviram de base para os critérios assumidos aqui, consulte Bauer (2004) e Vogt (2013).

Análise morfológica

As análises morfológicas foram realizadas no Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de

Ribeirão Preto (FFCLRP) da Universidade de São Paulo (USP) e no Oxford University Museum of Natural History, University of Oxford, ou durante visitas a outras coleções.

Após a reconstrução da filogenia com base em dados moleculares, foram averiguados os caracteres diagnósticos tradicionais utilizados para espécies do gênero *Palaemon* (Holthuis, 1950a, 1952; De Grave & Ashelby, 2013), acrescidos de outros ainda pouco utilizados no grupo: forma do rostro e o número e disposição dos dentes presentes no mesmo; disposição de cerdas na porção ventro-distal do rostro; projeção da margem ântero-lateral do primeiro segmento antenular; tamanho do dente ântero-lateral e disposição de cerdas do primeiro segmento antenular; tamanho do estilocerito em relação ao primeiro segmento antenular; forma do escafocerito; tamanho e pigmentação dos olhos; palpo e número de dentes do processo incisivo da mandíbula; forma do endito e epipodito do primeiro maxilípede; tamanho e posição do dente branquiostegal; tamanho relativo dos dois primeiros pares de pereópodos; forma dos dátilos e tamanho em relação à palma; tamanho relativo do carpo, mero e ísquio do segundo pereópodo; presença de apêndice interno no primeiro pleópodo; forma da pleura do quinto somito abdominal; forma do telso; tamanho das cerdas espiniformes e número de cerdas plumosas da margem distal do telso; presença e tamanho da cerda espiniforme no exópodo do urópodo.

Os espécimes foram analisados em estereomicroscópios Leica M205 C ou Wild M5. Os desenhos foram realizados com o uso de câmara clara ou vetorizados a partir de fotografias com câmara digital acoplada ao Leica M205 C.

O comprimento da carapaça (CC), mensurado da margem pós-orbital à margem posterior da carapaça, foi adotado para representar o tamanho dos indivíduos.

Algumas estruturas foram analisadas com uso de microscopia eletrônica de varredura seguindo os métodos descritos em Martin *et al.* (2007) e De Grave & Goulding (2011). A estrutura de interesse anteriormente conservada em etanol 75% foi reidratada em séries de 15 min em etanol a 75-60-40-20% e duas etapas em água destilada. A limpeza foi feita por imersão da amostra por 10-15 s no surfactante polissorbato 80 (TWEEN 80) em limpador ultrassônico Branson 1510. Após duas etapas de 15 min em água destilada as amostras foram desidratadas em séries de 15 min em etanol a 10-40-60-75-95% e duas etapas em etanol 100%. A secagem foi feita com HMDS (hexametildisilazano) por 1 a 5 minutos dependendo do volume da estrutura. Após 12 h as amostras secas foram montadas em stubs e receberam cobertura de liga ouro-paládio em um metalizador Polaron E5000. As amostras foram observadas e micrografadas em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-5510 do Department of Plant Sciences, University of Oxford.

RESULTADOS

Relações filogenéticas

Todas as abordagens nas análises (com inclusão de todas as espécies; exclusão de espécies com gene faltante; exclusão de áreas muito variáveis; exclusão de áreas muito variáveis e gaps; matriz com uma partição, três partições e cinco partições) geraram topologias similares, com pequenas variações nos valores de suporte e na resolução de alguns clados terminais. As análises com matrizes de apenas um gene, considerando as características de cada gene, geraram topologias compatíveis com os resultados obtidos nas análises concatenadas. Similarmente, as análises com dois genes geraram topologias similares às análises com três genes.

A filogenia reconstruída indicou um status não monofilético para o gênero *Palaemon*, com as espécies distribuídas em três linhagens distintas (Figura 2). A primeira linhagem foi composta apenas por *P. concinnus* Dana, 1852, sem relacionamento próximo com nenhuma espécie de *Palaemon* analisada. A segunda linhagem, chamada informalmente aqui de “*Alaocaris*”, incluiu as espécies americanas *P. antrorum* (Benedict, 1896), *P. carteri* (Gordon, 1935), *P. gracilis* (Smith, 1871), *P. hancocki* Holthuis, 1950, *P. ivonicus* Holthuis, 1950, *P. pandaliformis* (Stimpson, 1871) e *P. yuna* Carvallho, Magalhães & Mantelatto (2014). A terceira linhagem, denominada informalmente de “*Palaemon*”, teve *P. mercedae* (Pereira, 1986) como espécie irmã do grande clado, tratado aqui como *Palaemon sensu stricto*, que compreende todas as espécies restantes do gênero que foram utilizadas na análise, incluindo a espécie-tipo do gênero *P. adspersus* Rathke, 1837.

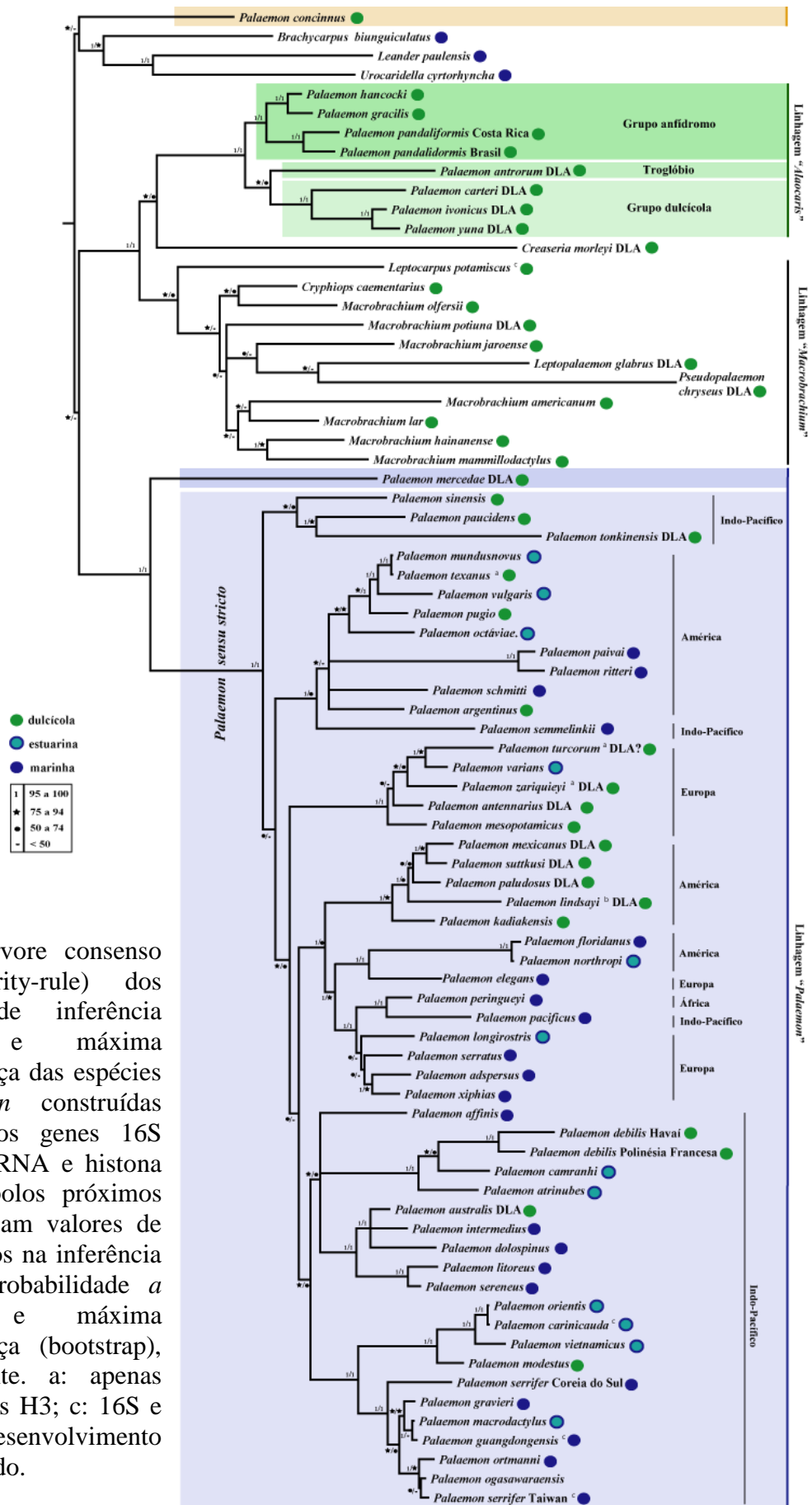


Figura 2. Árvore consenso (50% majority-rule) dos filogramas de inferência Bayesiana e máxima verossimilhança das espécies de *Palaemon* construídas com base nos genes 16S rRNA, 18S rRNA e histona H3. Os símbolos próximos aos nós indicam valores de suporte obtidos na inferência Bayesiana (probabilidade *a posteriori*) e máxima verossimilhança (bootstrap), respectivamente. a: apenas 16S; b: apenas H3; c: 16S e H3. DLA: desenvolvimento larval abreviado.

A linhagem “*Alaocaris*” incluiu apenas espécies da América e foi dividida em três subgrupos, tendo *Creaseria morleyi* como linhagem irmã: o primeiro foi formado por espécies da bacia Amazônica (*P. carteri*, *P. ivonicus* e *P. yuna.*); o segundo é composto pela espécie *P. antrorum*, endêmica dos Estados Unidos; o terceiro grupo compreendeu espécies que se distribuem nas vertentes pacífica (*Palaemon gracilis* e *P. hancocki*) e atlântica da América Central e do Sul, bem como em ilhas do Caribe (*Palaemon pandaliformis*).

A linhagem “*Palaemon*” foi composta por subgrupos que, de forma geral, correspondem às regiões de origem das espécies. Essa linhagem incluiu espécies de todas as regiões com ocorrência do gênero *Palaemon*.

As espécies da Ásia+Indo-Pacífico da linhagem “*Palaemon*” foram alocadas em quatro grupos de espécies. As espécies da Austrália e Nova Zelândia em conjunto com espécies da Ásia e ilhas do Pacífico formaram o maior grupo da região Ásia+Indo-Pacífico dentro de “*Palaemon*”, sendo distribuídas em dois subgrupos: um subgrupo formado por espécies da Ásia e outro que compreende predominantemente espécies da Oceania, mas incluindo também *P. debilis* do Havaí e *P. camranhi* (Nguyên, 1997) do Vietnã. Esse grupo compreende também a espécie neozelandesa *P. affinis*, que não apresentou relacionamento filogenético bem resolvido com nenhuma das espécies do grupo.

As outras espécies da região Ásia+Indo-Pacífico formaram um pequeno clado composto por *P. sinensis* (Sollaud, 1911b), *P. paucidens* De Haan, 1844 e *P. tonkinensis* (Sollaud, 1914), ou foram alocadas em clados formados predominantemente por espécies de outras regiões.

As espécies europeias foram distribuídas em duas linhagens: uma linhagem compreende um grupo formado exclusivamente por espécies da Europa e a outra linhagem ficou intercalada com espécies da África do Sul [*P. peringueyi* (Stebbing, 1915)], Indo-Pacífico [*P. pacificus* (Stimpson, 1860)] e América [*P. northropi* (Rankin, 1898) e *P. floridanus* Chace, 1942].

Além da linhagem de espécies americanas entre as europeias, as espécies do continente americano formaram mais duas linhagens em “*Palaemon*”. O maior clado de espécies americanas possui *P. semmelinkii* (De Man, 1881), da região Ásia+Indo-Pacífico, como linhagem irmã e inclui espécies das vertentes atlântica e pacífica do continente. Outra linhagem foi formada por espécies da vertente atlântica do México e Estados Unidos.

Evolução da ocupação de hábitat e do desenvolvimento larval

As espécies marinhas, estuarinas e dulcícolas não formaram grupos monofiléticos. Da mesma forma, espécies com desenvolvimento larval abreviado e desenvolvimento larval estendido não representaram clados distintos. Entretanto, pequenos grupos de espécies que compartilham esses aspectos ecológicos puderam ser constatados.

Na linhagem “*Alaocaris*”, em que todas as espécies ocorrem em ambiente dulcícola, há uma clara distinção de grupos de espécies com base no padrão de ocupação de hábitat e desenvolvimento larval, com um grupo de desenvolvimento larval estendido, indicando um padrão anfídromo, um de desenvolvimento larval abreviado,

indicando um padrão estritamente dulcícola, incluindo uma espécie troglóbia com desenvolvimento larval abreviado.

As espécies da linhagem “*Palaemon*” são, em sua maioria, marinhas ou estuarinas com desenvolvimento larval estendido. Espécies com desenvolvimento larval abreviado foram alocadas principalmente no clado de espécies americanas estritamente dulcícolas do México e Estados Unidos [*P. mexicanus* (Streth, 1976), *P. suttkusi* (Smalley, 1964), *P. paludosus* (Gibbes, 1850) e *P. lindsayi* (Villalobos Figueroa & H.H.Jr. Hobbs, 1974)], formando um grupo monofilético, e no clado europeu de espécies predominantemente dulcícolas [*P. turcorum* (Holthuis, 1961), *P. zariquieyi* (Sollaud, 1938) (não estritamente dulcícola), *P. antennarius* (H. Milne Edwards, 1837) e *P. mesopotamicus* (Pesta, 1913)] que também inclui uma espécie estuarina com desenvolvimento larval estendido (*P. varians* (Leach, 1813)]. Na região Ásia+Indo-Pacífico o desenvolvimento larval abreviado está presente na espécie dulcícola *P. australis* (Dakin, 1915), alocada no clado australiano formado principalmente por espécies marinhas, e em *P. tonkinensis*, posicionada em um grupo dulcícola da Ásia+Indo-Pacífico. Adicionalmente, *P. mercedae*, externo a *Palaemon sensu stricto*, também possui desenvolvimento larval abreviado e hábito estritamente dulcícola.

Além do grupo anfídromo do clado “*Alaocaris*”, espécies dulcícolas com desenvolvimento larval estendido, indicando um provável padrão anfídromo, foram registradas em vários clados da linhagem “*Palaemon*” e em *P. concinnus*.

Morfologia

As três linhagens de *Palaemon* foram divididas em quatro grupos morfológicos monofiléticos que correspondem a *Palaemon sensu stricto*, à linhagem “*Alaocaris*” e às espécies *P. concinnus* e *P. mercedae* (Tabela 3).

Palaemon sensu stricto

Palaemon sensu stricto englobou todas as espécies do gênero incluídas na análise molecular que possuem quatro dentes no processo incisivo da mandíbula esquerda (Figura 3a). Outras espécies não inseridas na análise molecular também possuem o estado de caráter de quatro dentes, assim como os outros caracteres diagnósticos de *Palaemon sensu stricto* (vide abaixo) [*P. africanus* (Balss, 1916); *P. cummingi* Chace, 1954; *P. curvirostris* Nguyễn, 1992; *P. gladiator* Holthuis, 1950; *P. hiltoni* (Schmitt, 1921); *P. hobbsi* (Strenth, 1994); *P. khori* De Grave & Al-Maslamani, 2006; *P. maculatus* (Thallwitz, 1892); *P. mesogenitor* (Sollaud, 1912); *P. powelli* Ashelby & De Grave, 2009; *P. sewelli* (Kemp, 1925); *P. tenuidactylus* Liu, Liang & Yan, 1990; *P. vicinus* Ashelby, 2009].

As espécies desse clado possuem projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atingindo 3/4 do comprimento do segundo segmento (Figura 4c, Figura 5) (exceto alguns exemplares de *P. tonkinensis*, Figura 4b, Figura 5); apêndice interno ausente no primeiro pleópodo de machos (Figura 3c); telso com extremidade distal triangular aguda (exceto *P. tonkinensis*), cerdas espiniformes distais internas que ultrapassam o ápice do telso que é ornamentado com duas a 12 cerdas plumosas entre as cerdas espiniformes internas, geralmente duas a quatro (Figura 3e). De forma geral, as espécies desse clado possuem epipodito do primeiro maxílpede com lobos parcialmente

fundidos (algumas espécies dulcícolas, como *P. tonkinensis*, *P. kadiakensis*, *P. lindsayi* e *P. suttkusi* possuem lobos completamente fundidos) e com lobo anterior não alongado para frente, possuindo forma elipsoide, arredondada ou quadrangular (Figuras 6f, 7 e 8); pereópodos geralmente menores e mais robustos que os encontrados na linhagem “*Alaocaris*” e em *P. concinnus*; primeiro e segundo pereópodos diferentes em forma e tamanho; linha de cerdas ventrais da metade distal do rostro simples ou dupla, com falhas sobre os dentes (Figura 3g); cerda espiniforme do exópodo do urópodo desenvolvido, com o mesmo tamanho ou maior que o dente látero-distal, podendo estar ausente em algumas espécies do México (*P. lindsayi* e *P. suttkusi*). O rostro possui forma e tamanho muito variável, frequentemente é arcado ventralmente, podendo ultrapassar ou não o escafoцерито.

Linhagem “*Alaocaris*”

O clado “*Alaocaris*” incluiu espécies com três dentes no processo incisivo da mandíbula esquerda (Figura 3b) e epipodito do primeiro maxilípede com lobos fundidos e lobo anterior alongado para frente, assumindo uma forma delgada (*P. antrorum*, Figura 6e) ou aproximadamente triangular (demais espécies, Figuras 6c-d); apêndice interno ausente no primeiro pleópodo de machos; telso com extremidade distal triangular aguda (Figura 3e), cerdas espiniformes distais internas que ultrapassam o ápice do telso (exceto *P. gracilis* e *P. hancocki*) e ornamentado com duas cerdas plumosas entre as cerdas espiniformes internas; rostro sem crista ventral.

Com exceção de *P. antrorum*, as espécies dessa linhagem possuem projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular ultrapassando 3/4 do comprimento do

segundo segmento (Figuras 4a e 5); pereópodos longos e delgados; primeiro e segundo pereópodos diferentes em forma e tamanho; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular nunca ultrapassando a margem anterior (Figura 4a); cerda espiniforme do exópodo do urópodo reduzida, não ultrapassando a metade do comprimento do dente látero-distal. Também com exceção de *P. antrorum*, outros caracteres foram frequentes no grupo: linha ventral de cerdas ventrais da metade distal do rostró dupla e sem falha sobre os dentes (Figura 3h) (algumas populações de *P. ivonicus* possuem um maior espaçamento nas cerdas sobre os dentes); rostró ultrapassando o escafocerito e curvado para cima na porção distal (exceto *P. ivonicus*, cujo rostró, que não ultrapassa o escafocerito, é reto ou levemente curvado).

Os grupos anfídromo (*P. gracilis*, *P. hancocki* e *P. pandaliformis*) e dulcícola (*P. carteri*, *P. ivonicus* e *P. yuna*) da linhagem “*Alaocaris*” podem ser distinguidos pela presença de palpo mandibular no grupo anfídromo (*vide* Figura 3a para representação de um palpo), que está ausente no grupo dulcícola (Figura 3b). A forma da borda interna do endito anterior do primeiro maxilípede também difere entre os grupos, sendo a borda interna no grupo dulcícola mais pronunciadamente convexa do que no grupo anfídromo (Figuras 6c-d).

Palaemon antrorum possui caracteres que a distingue das demais espécies da linhagem “*Alaocaris*”. Entre todas as espécies de *Palaemon sensu lato*, apenas *P. antrorum* não possui dentes na margem ventral do rostró, tendo apenas uma fileira simples de cerdas na região distal. Adicionalmente, a córnea degenerada e não pigmentada, a similaridade em forma e tamanho entre o primeiro e segundo pereópodo e o epipodito do primeiro maxilípede reduzido e delgado (Figura 6e) foram caracteres que permitiram a distinção entre *P. antrorum* e as demais espécies analisadas. A espécie

também possui projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atingindo 3/4 do segundo segmento (Figura 5); pereópodos não alongados; ausência de cerda espiniforme no exópodo do urópodo; rostró não ultrapassando o escafocerito.

Palaemon concinnus

Palaemon concinnus foi a única espécie com apêndice interno no primeiro pleópodo dos machos (Figura 3d). A espécie também possui três dentes no processo incisivo esquerdo; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atingindo 3/4 do segundo segmento (Figura 5); telso com extremidade distal triangular aguda e cerdas espiniformes distais internas que ultrapassam o ápice do telso, que é ornamentado com duas cerdas plumosas entre as cerdas espiniformes internas; epipodito do primeiro maxilípede com lobos parcialmente fundidos e lobo anterior com forma elipsoide (Figura 6a); pereópodos delgados e alongados; primeiro e segundo pereópodos diferentes em forma e tamanho; linha de cerdas ventrais da metade distal do rostró dupla e presente apenas entre os dentes, com grandes falhas; cerda espiniforme do exópodo do urópodo desenvolvido, maior que o dente látero-distal; rostró delgado, ultrapassando o escafocerito.

Palaemon mercedae

Palaemon mercedae foi a única espécie a possuir a extremidade distal do telso arredondada e ornamentada com 8 a 18 cerdas plumosas (Figura 3f). Cerdas espiniformes distais internas do telson não ultrapassam o ápice do telso; processo incisivo da mandíbula esquerda possui três dentes; projeção ântero-lateral do primeiro

segmento antenular não ultrapassa 3/4 do segundo segmento (Figura 5); apêndice interno ausente no primeiro pleópodo de machos; epipodito com lobos fundidos e lobo anterior alongado distalmente criando uma forma triangular (Figura 6b); pereópodos não alongados; primeiro e segundo pereópodos diferentes em forma e tamanho; linha de cerdas ventrais da metade distal do rostro simples com falhas entre os dentes; cerda espiniforme do exópodo do urópodo maior que o dente látero-distal; rostro delgado, não ultrapassando o escafoцерito.

Diferenciação morfológica entre as linhagens de *Palaemon sensu lato* e a linhagem “*Macrobrachium*”

Palaemon mercedae e a linhagem “*Alaocaris*” possuem o dente branquiostegal afastado da sutura branquiostegal com pelo menos cerca de 1/3 da distância entre o dente antenal e a sutura (Figura 9a). Entretanto, a posição do dente branquiostegal foi muito variável (Figura 9b-f) em *Palaemon sensu stricto*, assumindo uma posição hepática em algumas espécies australianas (Figura 9c-f), similar à posição observada em *Macrobrachium* e *Pseudopalaemon* (Figura 10a-d). Adicionalmente, a presença de sutura no entorno do dente, observada em *Macrobrachium* e *Pseudopalaemon*, dois gêneros filogeneticamente próximos entre si, também foi constatada em algumas espécies de *Palaemon sensu stricto* da Austrália. Entretanto, as espécies da linhagem “*Macrobrachium*” possuem uma fileira longitudinal de cerdas plumosas na face dorsal do primeiro segmento antenular (Figura 10e-f) que não é observada em nenhuma espécie de *Palaemon sensu lato*.

Tabela 3. Caracterização dos grupos morfológicos de *Palaemon sensu lato* e da linhagem “*Macrobrachium*”.

	<i>Palaemon sensu stricto</i>	<i>Palaemon mercedae</i>	Linhagem “ <i>Alaocaris</i> ”	<i>Palaemon concinnus</i>	Linhagem “ <i>Macrobrachium</i> ”
Mandíbula esquerda	4 dentes no processo incisivo	3 dentes no processo incisivo	3 dentes no processo incisivo	3 dentes no processo incisivo	3 dentes no processo incisivo
Projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular	Não atinge ¾ do segundo segmento (exceto <i>P. tonkinensis</i>)	Não atinge ¾ do segundo segmento	Ultrapassa ¾ do segundo segmento (exceto <i>P. antrorum</i>)	Não atinge ¾ do segundo segmento	Não atinge ¾ do segundo segmento
Extremidade distal do telso	Aguda (exceto <i>P. tonkinensis</i>); cerdas espiniformes ultrapassam ápice do telso; 2 a 12 cerdas plumosas	Arredondada; cerdas espiniformes não ultrapassam ápice do telso; 8 a 18 cerdas plumosas	Aguda; cerdas espiniformes ultrapassam ápice do telso (exceto <i>P. gracilis</i> e <i>P. hancocki</i>); 2 cerdas plumosas	Aguda; cerdas espiniformes ultrapassam ápice do telso; 2 cerdas plumosas	Aguda; cerdas espiniformes não ultrapassam ou não o ápice do telso; 2 a mais de 20 cerdas plumosas
Epipodito do primeiro maxilípede	Lobos fundidos ou parcialmente fundidos; lobo anterior não alongado para frente	Lobos fundidos; lobo anterior alongado para frente	Lobos fundidos; lobo anterior alongado para frente	Lobos parcialmente fundidos; lobo anterior não alongado para frente	Lobos fundidos ou parcialmente fundidos; lobo anterior alongado para frente
Apêndice interno	Ausente no primeiro pleópodo de machos	Ausente no primeiro pleópodo de machos	Ausente no primeiro pleópodo de machos	Presente no primeiro pleópodo de machos	Ausente no primeiro pleópodo de machos
Cerdas do primeiro segmento antenular	Fileira longitudinal de cerdas dorsais ausente	Fileira longitudinal de cerdas dorsais ausente	Fileira longitudinal de cerdas dorsais ausente	Fileira longitudinal de cerdas dorsais ausente	Fileira longitudinal de cerdas dorsais presente

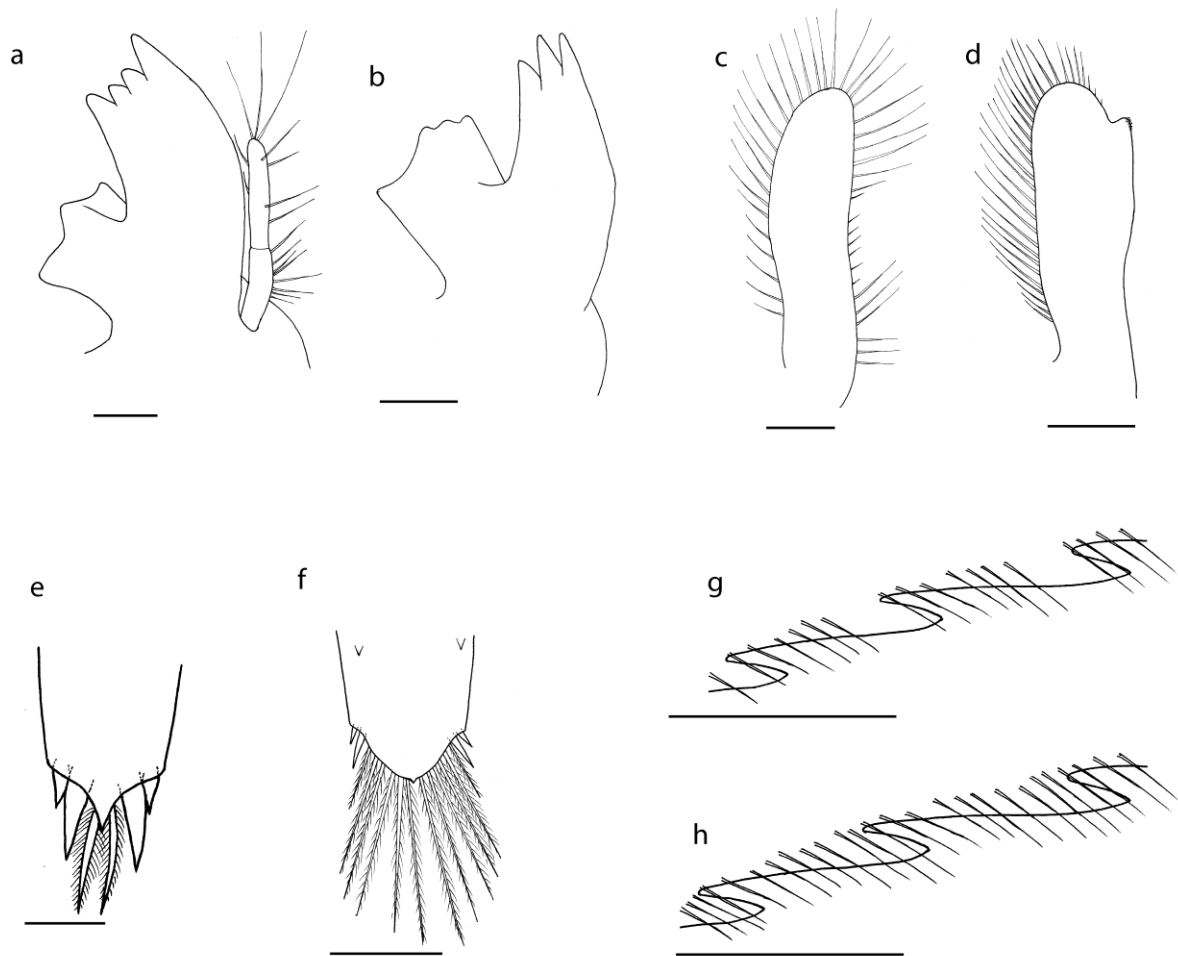


Figura 3. **a-b**: mandíbula esquerda de *Palaemon northropi* (CCDB 1432, ♀, CC 7 mm e *P. yuna* (CCDB 4866, ♀, CC 6 mm), respectivamente; **c-d**: endópodo do primeiro pleópodo de *P. northropi* (CCDB 1432, ♂, CC 4,5 mm) e *P. concinnus* (OUMNH-ZC 2010-02-0079, ♂, CC 8,5), respectivamente; **e-f**: parte distal do telso de *P. yuna* (CCDB 4866, ♂, CC 5,5 mm) e *P. mercedae* (INPA 345, ♀, CC 4 mm), respectivamente; **g-h**: porção da margem ventro-distal do rostro de *P. debilis* (UF 18572, ♂, CC 5 mm) e *P. pandaliformis* (CCDB 4392, ♀, CC 7 mm), respectivamente. Escalas: a-c, e-f = 250 μ m; d, g, h = 500 μ m.

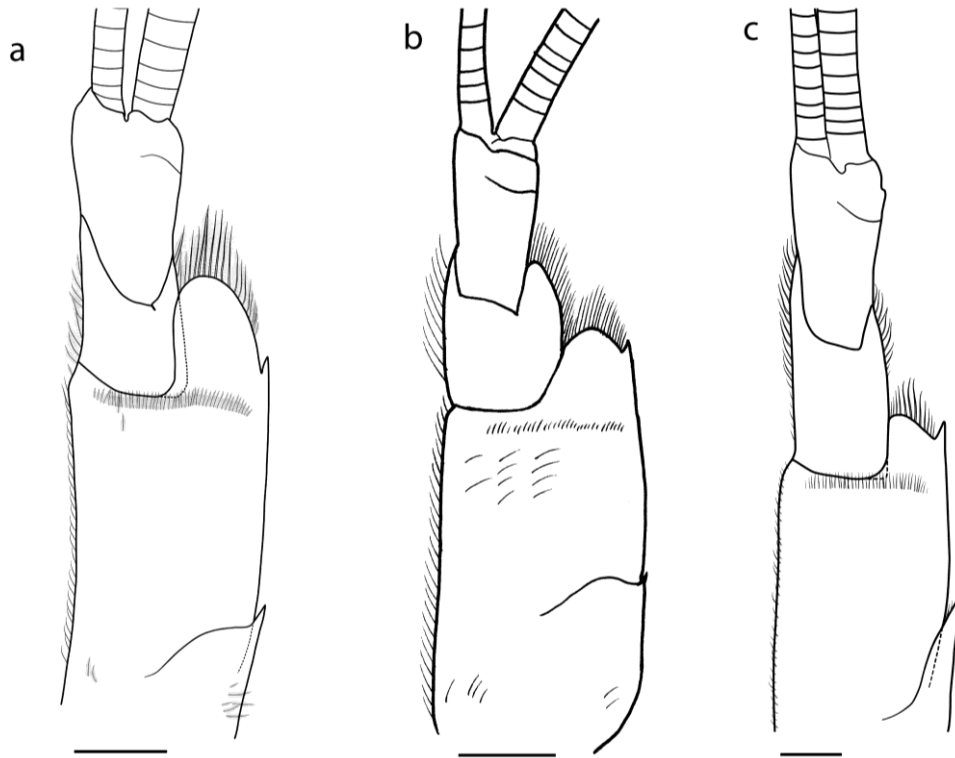


Figura 4. Pedúnculo antenar. **a:** *Palaemon yuna* (CCDB 4866, ♂, CC 5,5 mm); **b:** *P. tonkinensis* (OUNMN-ZC 2003-07-0001, ♀, CC 7,2 mm); **c:** *P. argentinus* (CCDB 3312, ♀, CC 6,5 mm). Escala = 500 μ m.

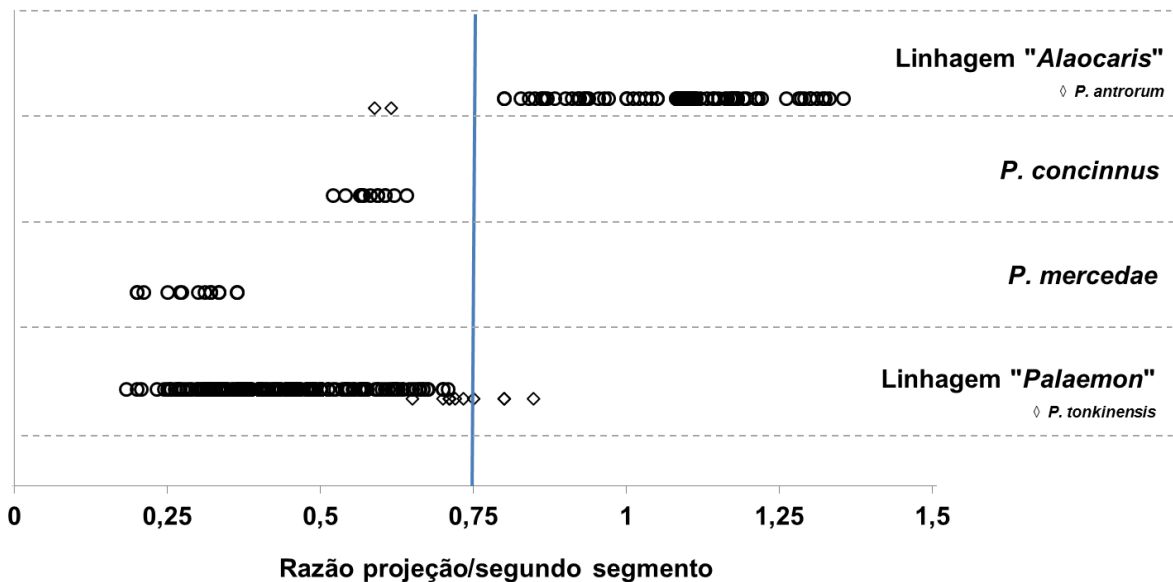


Figura 5. Razão entre o comprimento da projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenar e o comprimento do segundo segmento em espécies de diferentes grupos morfológicos de *Palaemon*.

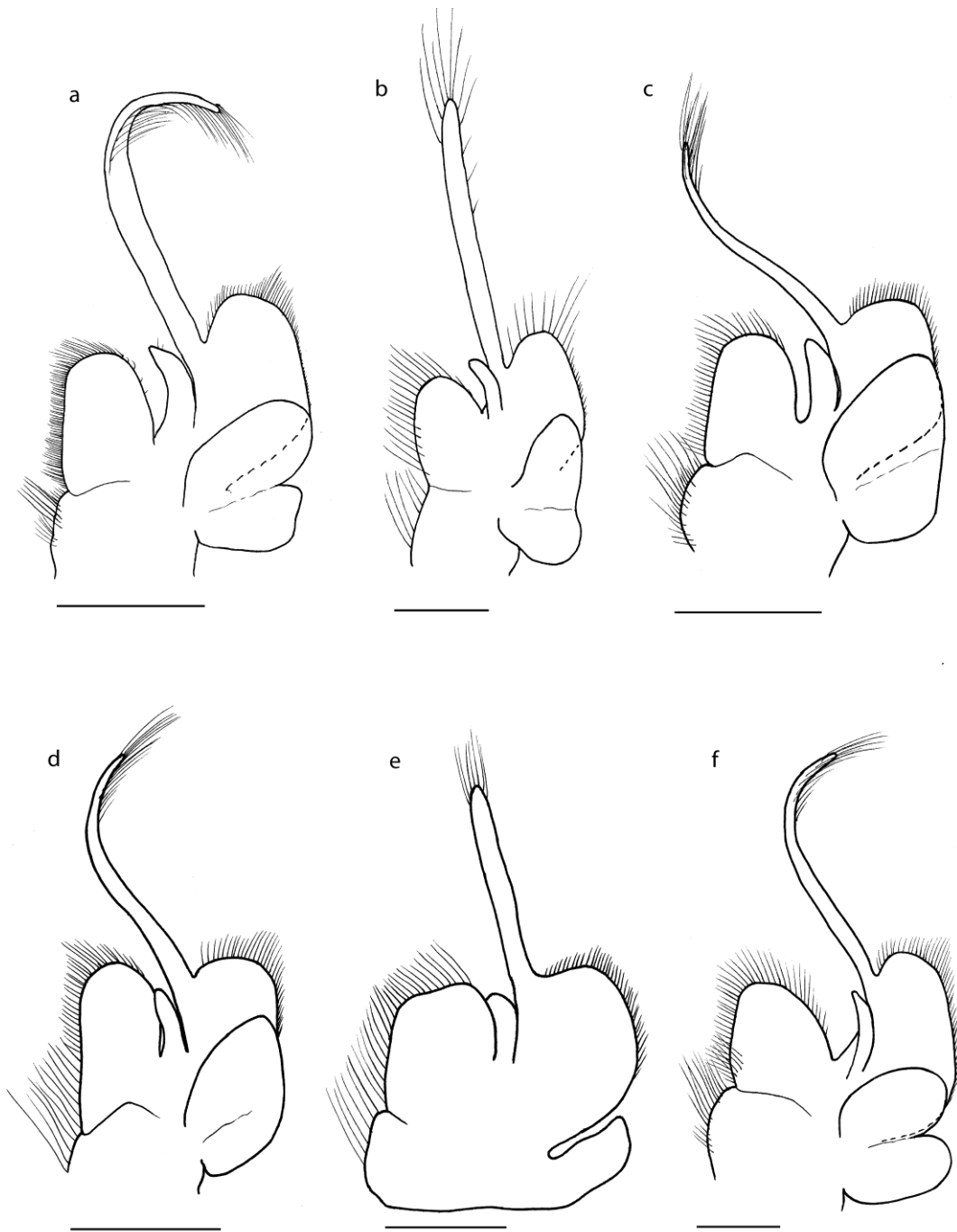


Figura 6. Primeiro maxilípede direito de espécies de *Palaemon sensu lato*, vista dorsal. **a:** *P. concinnus* (OUMNH-ZC 2010-02-0079, ♀, CC 11 mm); **b:** *P. mercedae* (CCDB 4878, ♀, CC 3 mm); **c:** *P. pandaliformis* (OUMNH-ZC 2009-14-0014, ♀, CC 5 mm); **d:** *P. carteri* (OUMNH-ZC 2013-05-0051, ♀, CC 4 mm); **e:** *P. antrorum* (adaptado de Holthuis, 1952); **f:** *P. adpersus* (OUMNH-ZC 2003-03-0001, ♀, CC 10 mm). Escalas: a, c, d, f = 1 mm; b = 500 μ m; e = aproximadamente 1 mm.

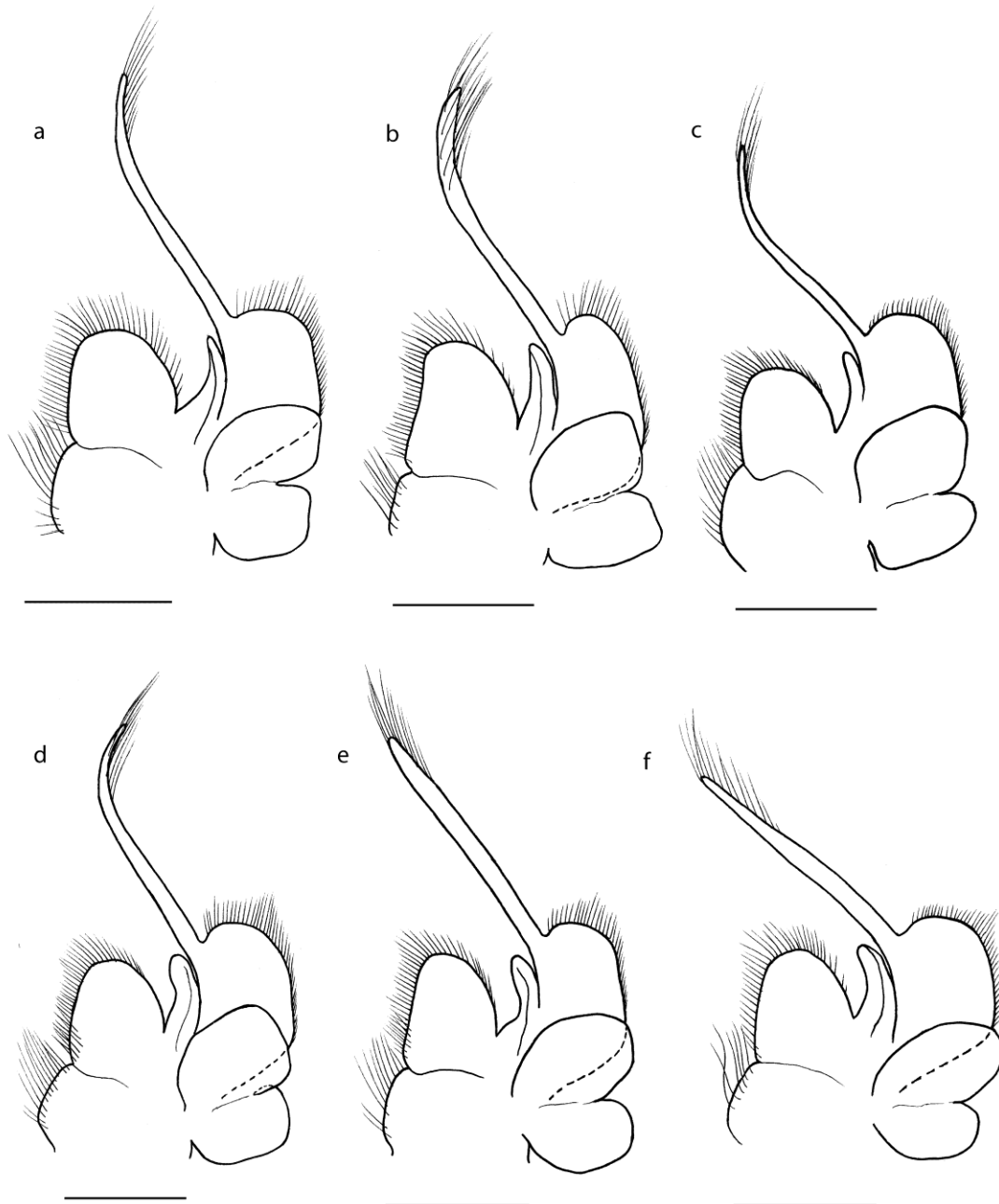


Figura 7. Primeiro maxilípede direito de espécies de *Palaemon sensu lato*, vista dorsal. **a:** *P. northropi* (OUMNH-ZC 2012-10-0034, ♀, CC 6 mm); **b:** *P. intermedius* (OUMNH-ZC 2009, ♀, CC 6,5 mm); **c:** *P. maculatus* (NHM, 1961.8.1.114-119, ♀, CC 6 mm); **d:** *P. vulgaris* (OUMNH-ZC 2005-01-0003, ♀, CC 5 mm); **e:** *P. macrodactylus* (OUMNH-ZC 2011-11-0027, ♀, CC 6 mm); **f:** *P. schmitti* (OUMNH-ZC 2011-09-0035, ♀, CC 5 mm). Escalas = 1 mm.

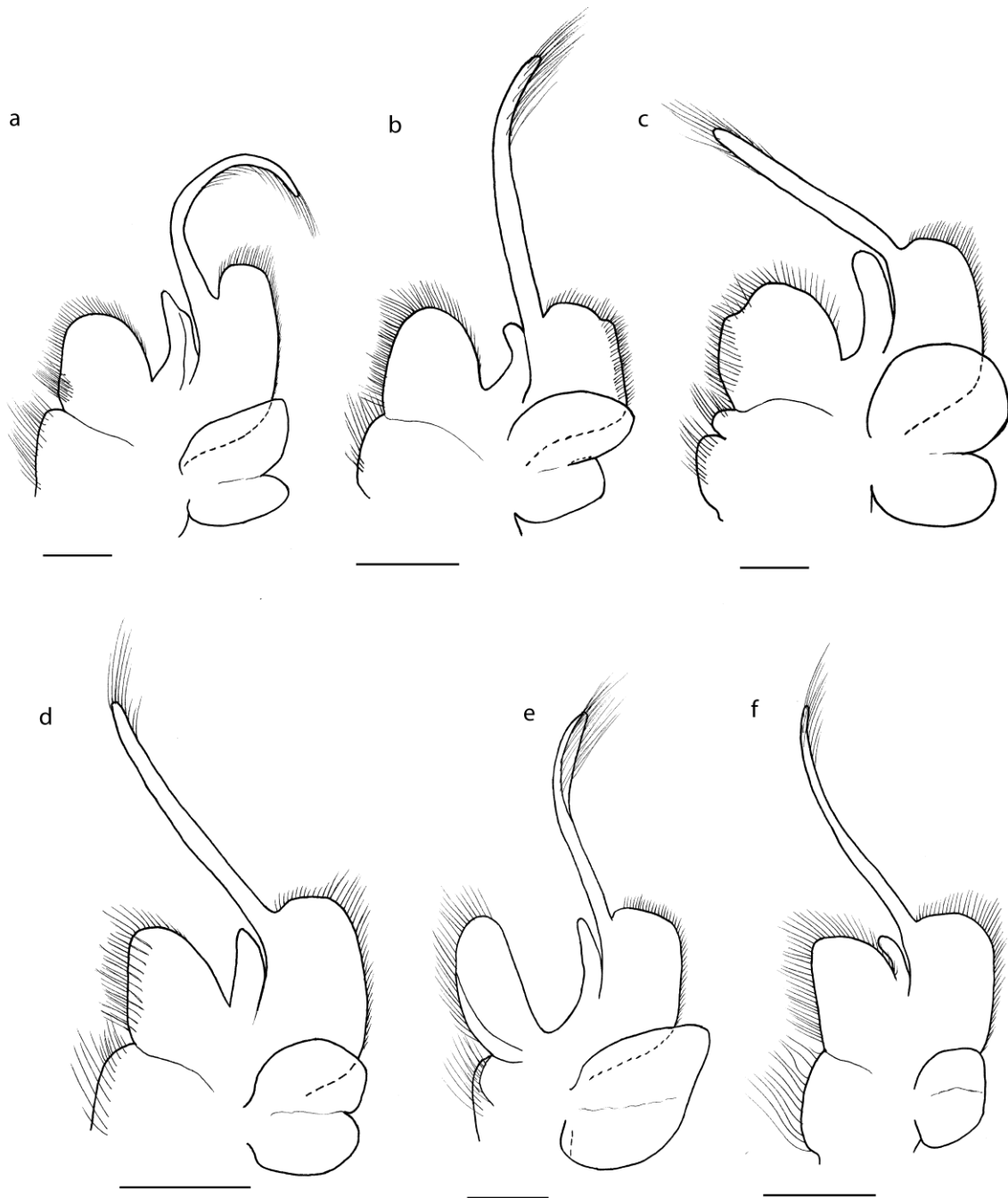


Figura 8. Primeiro maxilípede direito de espécies de *Palaemon sensu lato*, vista dorsal. **a:** *P. paucidens* (OUMNH-ZC 2003-06-0003, ♀, CC 12 mm); **b:** *P. semmelinkii* (OUMNH-ZC 2009-20-0001, ♀, CC 8,5 mm); **c:** *P. carinicauda* (OUMNH-ZC 2005-04-0002, ♀, CC 17 mm); **d:** *P. varians* (OUMNH-ZC 2004-02-0002, ♀, CC 7 mm); **e:** *P. tonkinensis* (OUMNH-ZC 2003-01-0001, ♀, CC 7,5 mm); **f:** *P. kadiakensis* (OUMNH-ZC 2002-13-0001, ♀, CC 7 mm). Escalas = 1 mm.

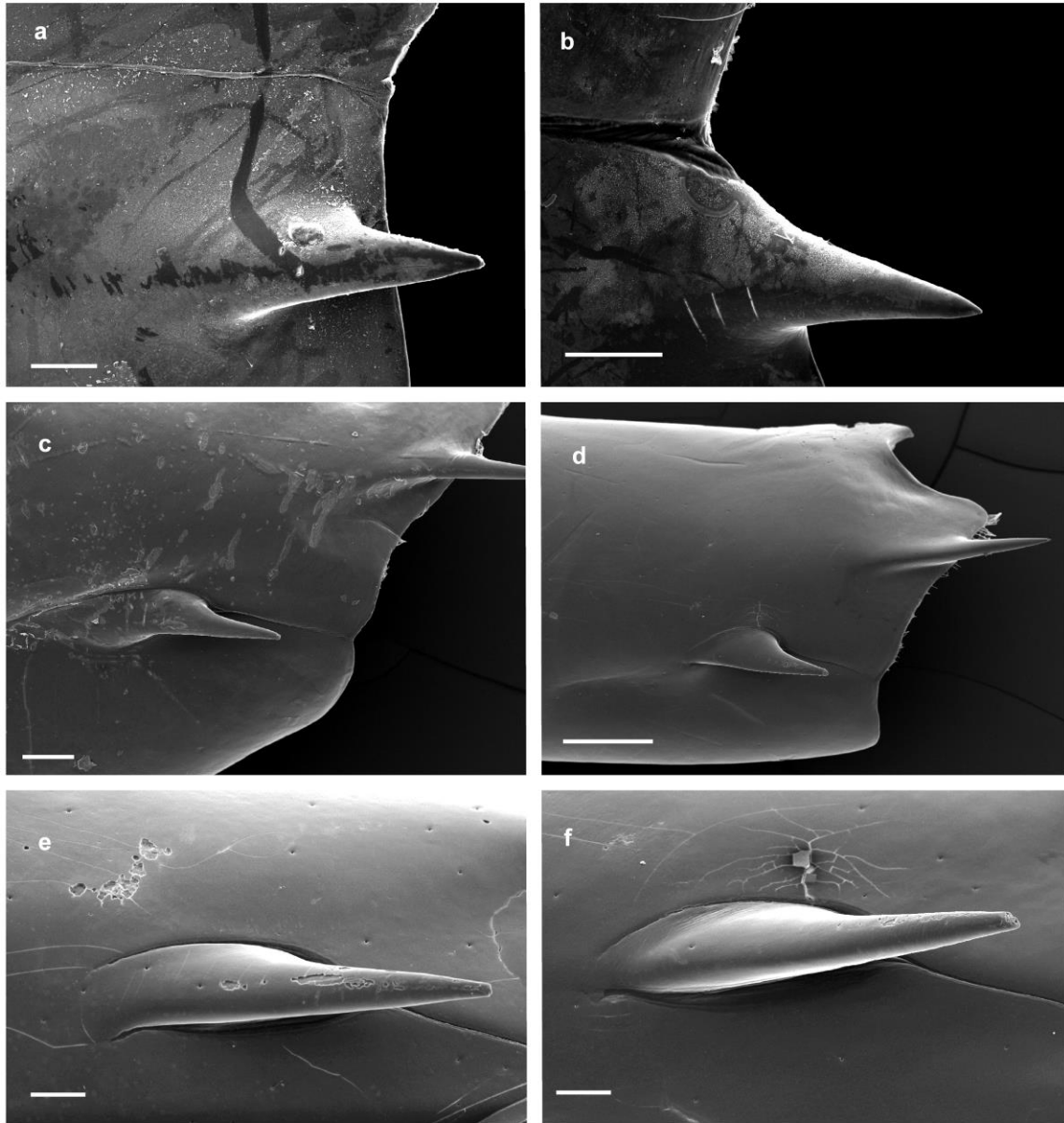


Figura 9. Eletromicrografia de varredura do dente branquiostegal. **a:** *Palaemon carteri* (OUMNH-ZC 2013-05-0049, ♀, CC 5 mm); **b:** *P. debilis* (OUMNH-ZC 2007-18-0009, ♀, CC 5,5 mm); **c, e:** *P. intermedius* (OUMNH-ZC 2009-09-0004, ♀, CC 4,5 mm); **d, f:** *P. intermedius* (OUMNH-ZC 2009-09-0004, ♀, CC 5 mm). Escalas: a, b, e, f = 100 μ m; c = 200 μ m; d = 500 μ m.

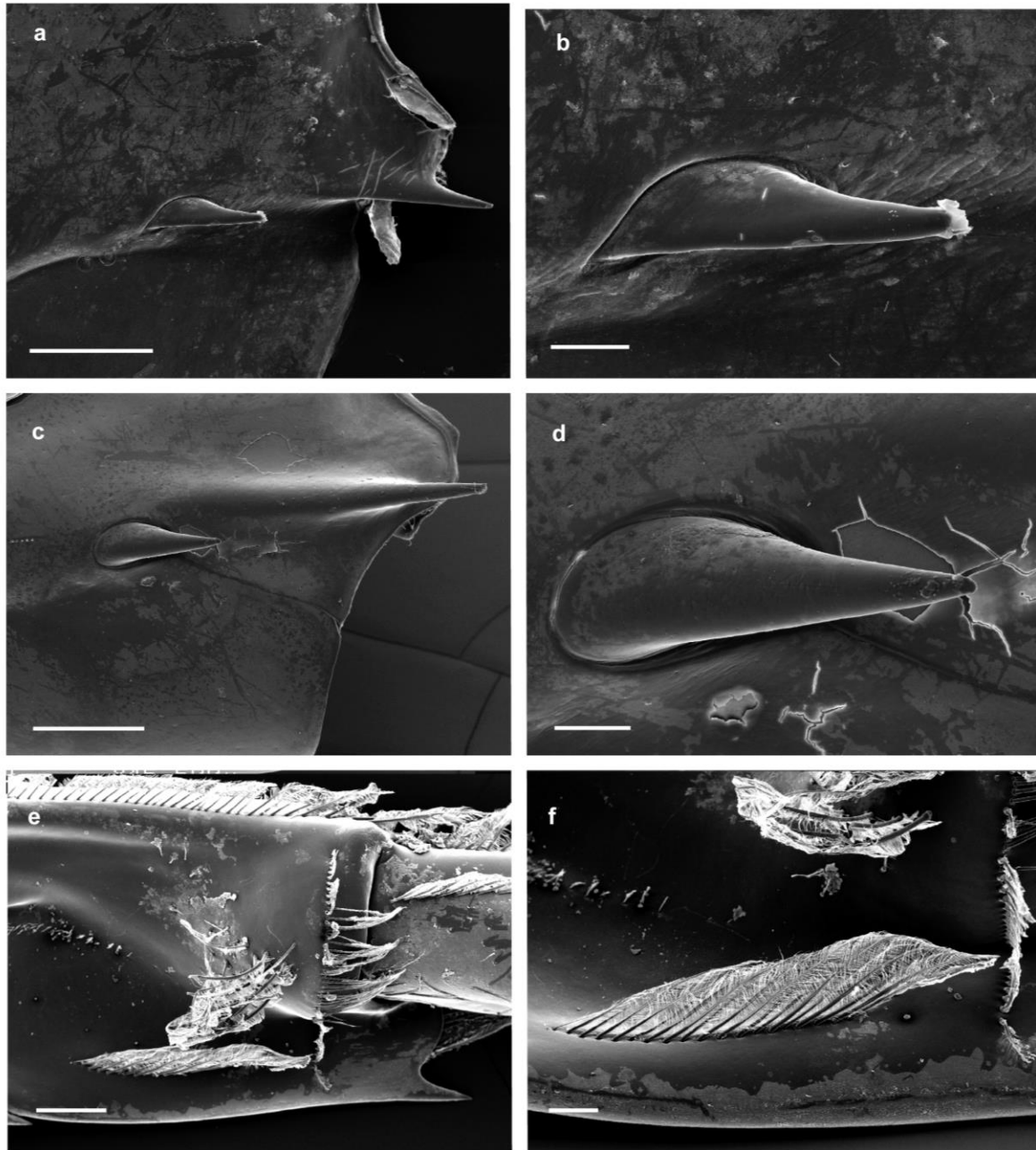


Figura 10. Eletromicrografia de varredura do dente branquiostegal (a-d) e primeiro segmento antenular (e-f). **a-b:** *Pseudopalaemon chryseus* (OUMNH-ZC 2013-08-0002, ♂, CC 4 mm); **c-f:** *Macrobrachium nipponense* (OUMNH-ZC 2011-01-0060, ♂, CC 6 mm). Escalas: a, c, e = 500 μm ; b, d = 100 μm ; f = 200 μm .

DISCUSSÃO

Relações filogenéticas

As relações filogenéticas inferidas com dados moleculares de 72% das espécies do gênero, com representantes de todos os grupos morfológicos atribuídos a *Palaemon*, indicam o status polifilético do gênero (Figura 11) e a necessidade de alterações na composição de espécies e caracteres diagnósticos para que apenas grupos monofiléticos sejam associados a táxons.

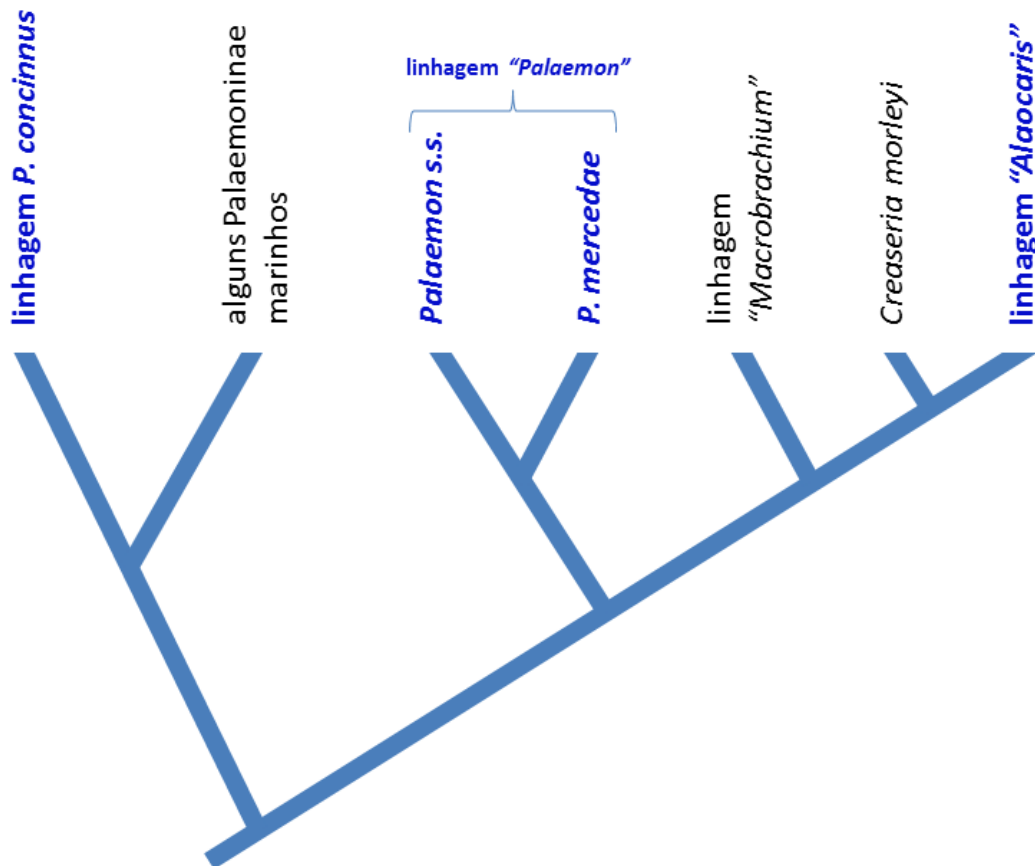


Figura 11. Hipótese filogenética para as relações entre as linhagens de *Palaemon lato sensu*.

O status parafilético de *Palaemon* foi proposto anteriormente com base em dados moleculares (Ashelby *et al.*, 2012; Cuesta *et al.*, 2012), quando este não incluía as espécies de *Palaemonetes*, *Exopalaemon* e *Coutierella*. Esses gêneros foram posteriormente considerados sinônimos de *Palaemon* (De Grave & Ashelby, 2013), incluindo também espécies não filogeneticamente próximas à espécie-tipo do gênero (*P. adpersus*), como *P. concinnus*, *P. gracilis* e *P. pandaliformis*. Embora o gênero tenha passado por mudanças recentes, os resultados obtidos com a ampliação da amostragem taxonômica e molecular no presente trabalho demonstram o status ainda não monofilético do gênero, com as espécies distribuídas em três linhagens: “*Palaemon*”, “*Alaocaris*” e uma terceira linhagem composta apenas por *P. concinnus*.

Não há indicação de um relacionamento filogenético próximo de *P. concinnus* com nenhuma das espécies de *Palaemon* analisadas, o que constitui indicativo que esta é uma linhagem distinta das demais espécies de *Palaemon lato sensu*. Os dados morfológicos (*vide* discussão abaixo) também indicam uma clara distinção dessa linhagem em relação às espécies das linhagens “*Alaocaris*”, “*Palaemon*” e mesmo do grupo que inclui *Macrobrachium* e gêneros relacionados.

Embora o posicionamento de *P. concinnus* fora da linhagem “*Palaemon*” possua alto suporte na análise molecular e respaldo na análise morfológica, Kou *et al.* (2013) indicaram uma relação próxima entre *P. concinnus* e *P. debilis*, o que incluiria *P. concinnus* em *Palaemon sensu stricto* ou excluiria *P. debilis* desse gênero. Entretanto, a análise da sequência de *P. debilis* depositada por Kou *et al.* (2013) no GenBank (KC515044) revelou que o espécime possui 99% de similaridade genética no gene 16S rRNA com outros espécimes de *P. concinnus* (comparado com sequências no GenBank e obtidas no presente trabalho). Essa similaridade é comparável com a encontrada em

indivíduos da mesma espécie em Palaemoninae (Pileggi & Mantelatto, 2010; Vergamini *et al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2013, 2014b; Rossi & Mantelatto, 2013). *Palaemon concinnus* possui algumas similaridades morfológicas com *P. debilis*, principalmente o rostro longo e curvado, um dos caracteres mais usados na diagnose de espécies da família. Dessa forma, é possível sugerir que o resultado obtido por Kou *et al.* (2013) em relação a essas duas espécies deve-se a um provável erro de determinação de um espécime de *P. concinnus* como *P. debilis*, culminando no depósito de uma sequência equivocada no GenBank.

A linhagem “*Alaocaris*” possui relação mais próxima com *Creaseria* e gêneros da linhagem “*Macrobrachium*” (*Cryphiops*, *Macrobrachium*, *Leptocarpus*, *Leptopalaemon* e *Pseudopalaemon*), do que com *Palaemon sensu stricto*. Embora a exclusão de *P. pandaliformis* e *P. gracilis* da linhagem “*Palaemon*” tenha sido relatada previamente (Ashelby *et al.*, 2012), uma relação bem suportada dessas espécies com o grupo “*Macrobrachium*”, tornando *Palaemon* um gênero claramente não natural, não tinha sido recuperada em estudos prévios.

A diversificação na linhagem “*Alaocaris*” pode ser atribuída a possíveis eventos de vicariância e processos de especiação direcionados por forças ecológicas. O isolamento entre *P. hancocki* + *P. gracilis* da vertente pacífica e *P. pandaliformis* da vertente atlântica pode ter relação com o fechamento do istmo do Panamá, uma vez que as espécies ocupam ambientes similares nos dois lados da América Central. Similarmente, a vicariância causada por incursões marinhas na região amazônica pode ter propiciado a divergência entre as linhagens de *P. carteri* e *P. ivonicus* + *P. yuna* (Carvalho *et al.*, 2014b; capítulo 2). Processos ecológicos podem estar relacionados à divergência entre *P. ivonicus* e *P. yuna* (Carvalho *et al.*, 2014b; capítulo 2), como

sugerido para outras espécies de Palaemoninae (Carvalho *et al.*, 2013) e peixes da região amazônica (Cooke *et al.*, 2012). Por outro lado, a divergência de *P. antrorum* pode ser atribuída tanto à especiação após o isolamento de populações nas cavernas, quanto à especiação causada pela ocupação de um nicho disponível em um eventual período em que houve conexão entre o atual ambiente e corpos de água em superfície.

O fato de *Creaseria morleyi*, uma espécie que habita cenotes e cavernas da vertente atlântica do México (Botello & Alvarez, 2010), ter se posicionado como grupo irmão da linhagem “*Alaocaris*”, e que nenhuma espécie dessa linhagem tenha ocorrência em outros continentes, sugere que “*Alaocaris*” possui um ancestral comum com distribuição exclusivamente americana. Adicionalmente, considerando que *P. hancocki* e *P. gracilis* são espécies da vertente pacífica, o ancestral comum dessa linhagem deve ter habitado águas costeiras do mar do Caribe há no mínimo três milhões de anos, antes do fechamento do istmo do Panamá, que gerou a separação de populações de carídeos do Atlântico e Pacífico (Hurt *et al.*, 2009). Entretanto, considerando o tempo de divergência estimado entre *P. carteri* e *P. ivonicus* + *P. yuna*, que pode ter ocorrido a aproximadamente 10 milhões de anos (Carvalho *et al.*, 2014b), a diversificação dos três grupos em “*Alaocaris*” deve ter uma origem miocênica ou anterior.

Palaemon antrorum foi alocado no subgênero monoespecífico *Alaocaris* por Holthuis (1949) em função dos caracteres morfológicos peculiares dessa espécie. Posteriormente, Strenth (1976) sinonimizou *Alaocaris* com o subgênero *Palaemonetes* por considerar que os caracteres diagnósticos do subgênero seriam adaptações ao ambiente cavernícola onde a espécie é encontrada. De Grave & Ashelby (2013), ao sinonimizar *Palaemonetes* com *Palaemon*, mantiveram a espécie em *Palaemon*, uma

vez que Ashelby *et al.* (2012) não haviam incluído essa espécie nas análises moleculares. O posicionamento de *P. antrorum* fora de *Palaemon sensu stricto* indica que essa espécie de fato representa uma linhagem distinta da maioria das espécies do gênero. Entretanto, tendo em vista a sua relação com as espécies epígeas da linhagem “*Alaocaris*”, não se pode descartar que os caracteres diagnósticos propostos para *Alaocaris* por Holthuis (1949) sejam resultado da sua especiação em ambiente subterrâneo, com modificações de características morfológicas encontradas nas demais espécies da linhagem. Alternativamente, levando-se em conta que os valores de suporte para uma relação mais próxima de *P. antrorum* com as espécies amazônicas do grupo dulcícola foi menor do que os valores de suporte para todos os outros nós da linhagem “*Alaocaris*”, um posicionamento externo aos grupos dulcícola e anfídromo não pode ser descartado. Nesse cenário, as alterações morfológicas em *P. antrorum* seriam autapomorfias de uma linhagem irmã de um grupo morfológicamente mais homogêneo formado por *P. carteri*, *P. gracilis*, *P. hancocki*, *P. ivonicus*, *P. pandaliformis* e *P. yuna*. Uma ampliação da amostragem molecular nessa linhagem pode elucidar as relações filogenéticas e evolução morfológica desse grupo, auxiliando a resolução das questões taxonômicas que envolvem essas espécies.

Outra espécie com hábito subterrâneo é encontrada na mesma região de *P. antrorum*. Inicialmente considerados como possíveis juvenis de *P. antrorum* por Holthuis 1952, *Calathaemon holthuisi* (Strenth, 1976) foi transferido para o gênero monoespecífico *Calathaemon* por Bruce & Short (1993), sendo posteriormente alocado na família Kakaducarididae por Bruce (1993) e finalmente em Palaemonidae (Short *et al.* 2013). A inclusão de *C. holthuisi* em um contexto filogenético baseado em dados moleculares é fundamental para que se possa verificar se as similaridades observadas

entre essas duas espécies representam uma relação filogenética próxima ou convergência evolutiva.

Palaemon mercedae é posicionada como uma linhagem irmã de *Palaemon sensu stricto*. Essa espécie, com distribuição nas bacias do Amazonas e Orinoco, nunca tinha sido incluída em análises moleculares. Pereira (1997), em sua análise cladística, propõe uma relação próxima com as demais espécies de *Palaemon* da região amazônica (alocadas em “*Alaocaris*”). Entretanto, essa relação é claramente refutada pela filogenia recuperada no presente trabalho. Por outro lado, também não há uma associação morfológica clara entre *P. mercedae* e as espécies de *Palaemon sensu stricto*. Dessa forma, análises adicionais com a inclusão de todos os gêneros de Palaemonidae e a obtenção de registros fósseis do grupo poderão elucidar os processos evolutivos que causaram a origem dessa linhagem.

A linhagem mais diversificada (linhagem “*Palaemon*”) e com distribuição mais ampla possui em maior número espécies da região Ásia+Indo-Pacífico. Esse padrão é compatível com o encontrado para diversos invertebrados marinhos (Moretzsohn & McShane, 2004) e indica um possível centro de origem dessa linhagem nessa região, assim como sugerido para o gênero *Macrobrachium* (Anger, 2013).

Considerando uma origem indo-pacífica, a ocorrência da linhagem “*Palaemon*” no continente europeu deve ser resultado de pelo menos dois eventos de colonização, sendo um correspondente às espécies dulcícolas do continente e outro correspondente às espécies predominantemente marinhas. Por conseguinte, o ancestral comum das espécies marinhas europeias deve ter originado também a espécie sul-africana *P. peringueyi*, a indo-pacífica *P. pacificus* e duas espécies americanas.

As espécies americanas de *Palaemon sensu stricto* são resultado de pelo menos três eventos distintos de colonização. O evento que deu origem ao maior grupo de espécies do continente americano e a sua posterior diversificação provavelmente ocorreu muito antes do fechamento do istmo do Panamá, que estaria associado à recente separação entre as espécies irmãs *P. ritteri* (Pacífico) e *P. paivai* (Atlântico). Outro evento originou as espécies dulcícolas da América do Norte há aproximadamente 17 milhões de anos (intervalo de 11 a 25 milhões de anos) (Álvarez *et al.*, 2014), que provavelmente possuem uma diversificação mais recente do que as espécies do primeiro evento. Por sua vez, *P. floridanus* e *P. northropi* são resultado de um evento de colonização distinto das demais espécies americanas, mas com relação mais próxima às espécies dulcícolas da América do Norte e, mais próximo ainda, às espécies predominantemente marinhas da Europa, uma vez que *P. floridanus* e *P. northropi* formam uma linhagem irmã da espécie europeia *P. elegans*.

Além do maior número de espécies, a região indo-pacífica possui quatro linhagens que estão intercaladas com espécies de outras regiões. O maior clado de espécies indo-pacíficas possui quatro grupos de espécies: um grupo exclusivamente australiano; um grupo de espécies asiáticas; um grupo de distribuição ampla composto por *P. debilis* (Havaí e Polinésia Francesa), *P. camranhi* (Vietnã) e *P. atrinubes* Bray, 1976 (Austrália); e um grupo monoespecífico composto por *P. affinis* H. Milne Edwards, 1837 (Nova Zelândia).

Um relacionamento próximo entre espécies da Austrália, Nova Zelândia e ilhas do Pacífico é esperado, uma vez que similaridades entre a fauna dessas áreas têm sido registradas para outros organismos (Newman, 1986). A presença de *Palaemon* nessas áreas pode ser atribuída a eventos de dispersão e colonização, uma vez que a separação

entre essas linhagens é um evento provavelmente recente, restrita ao Cenozóico, em uma estimativa máxima, tendo em vista os tempos de divergência para grandes linhagens de Decapoda (Porter *et al.*, 2005), e que não existem evidências de eventos que justifiquem um isolamento por vicariância. Assim como sugerido para outros organismos marinhos de ilhas do Pacífico (Newman, 1986) a similaridade genética entre as linhagens de *P. debilis* no Havaí e Polinésia Francesa, reforçam a hipótese de origem dessas linhagens por eventos de dispersão.

A distribuição das espécies australianas na filogenia indica um expressivo processo de diversificação na porção sul da Austrália. O alto endemismo dessa região tem sido relatado em decápodes, outros grupos de invertebrados e algas, sendo associado a diversos fenômenos biogeográficos, ecológicos e filogenéticos (O'Hara & Poore, 2000; Phillips, 2001; Poore, 2004). A única espécie australianas que ficou separada das demais, *P. atrinubes*, é alocada no grupo de ampla distribuição do Indo-Pacífico e ocorre principalmente na porção norte da Austrália (Bruce, 1988) onde habita manguezais que são encontrados principalmente nessa região do país.

Outros processos podem estar associados à divergência de outras linhagens do Indo-Pacífico, entretanto estudos desenhados especificamente para testar hipóteses biogeográficas são necessários para um melhor entendimento dos eventos que levaram à diversificação das espécies de *Palaemon sensu stricto* nessa região.

Evolução da ocupação de hábitat e do desenvolvimento larval

A invasão do ambiente dulcícola por várias linhagens de Palaemoninae propiciou a ocupação de nichos não explorados por outros carídeos de áreas costeiras e deve ter desempenhando um papel importante na diversificação do grupo.

A filogenia recuperada revela que tanto o desenvolvimento larval abreviado quando as ocupações de hábitats estuarinos e dulcícolas são encontradas em vários grupos de espécies. Esse padrão, também reportado na subfamília por Wowor *et al.* (2009), Ashelby *et al.* (2012) e Botello & Alvarez (2013), tem sido atribuído a eventos independentes de adaptação ao ambiente dulcícola. Entretanto, a disseminação da capacidade de tolerar salinidades reduzidas por todas as linhagens de *Palaemon sensu lato*, bem como de espécies da linhagem “*Macrobrachium*”, sugere que essa capacidade estaria presente no ancestral comum mais recente das linhagens “*Alaocaris*”, “*Palaemon*” e “*Macrobrachium*”.

A capacidade hiperregulatória pode ser muito mais antiga do que as linhagens de Palaemoninae estuarinos e dulcícolas, uma vez que também é encontrada em caranguejos Brachyura (Péqueux, 1995). Entretanto, um ancestral comum anfídromo com desenvolvimento larval estendido e alta capacidade de dispersão poderia suportar os processos de dispersão e colonização de novas regiões geográficas e de ocupação de ambientes dulcícolas observados nas linhagens “*Alaocaris*” e “*Palaemon*”, bem como em “*Macrobrachium*”, sem a necessidade do surgimento ou reativação de mecanismos hiperreguladores osmóticos de forma independente em diversas linhagens. Uma vez que não existem representantes marinhos no clado que inclui as linhagens “*Alaocaris*” e “*Macrobrachium*” é possível conjecturar que esses cladros compartilham um ancestral anfídromo, como proposto por Wowor *et al.* (2009) para *Macrobrachium*, embora estes

autores não tenham incluído gêneros proximamente relacionados à linhagem que deu origem ao gênero *Macrobrachium*. Por outro lado, o padrão ecológico do ancestral comum de *Palaemon sensu stricto* é incerto, podendo ser tanto anfídromo quanto estuarino descendente de uma linhagem anfídroma.

Linhagens anfídomas recentes com alta capacidade de dispersão por correntes oceânicas são encontradas em *Palaemon sensu stricto*, uma vez que *P. debilis* do Havaí e *P. debilis* da Polinésia Francesa habitam ambientes dulcícolas e estão separadas por mais de 4.000 km de oceano. Embora em menor escala, espécies anfídomas de *Macrobrachium* com ampla distribuição também indicam a existência de fluxo gênico recente (Rossi & Mantelatto, 2013), enfatizando a capacidade de dispersão das suas larvas. Esta capacidade é claramente limitada em espécies estritamente dulcícolas com desenvolvimento larval abreviado (Carvalho *et al.*, 2013). Tais evidências reforçam a hipótese de que um ancestral comum anfídromo reuniria condições que poderiam propiciar a capacidade prévia para colonização de ambientes dulcícolas sem restringir a sua capacidade de dispersão por longas distâncias.

Freire *et al.* (2003) demonstraram que a espécie anfídroma *P. pandaliformis* e a estuarina *P. northropi* possuem uma ampla capacidade osmorregulatória e também sugerem que essa característica deveria estar presente no ancestral comum dos Palaemonidae dulcícolas. Congruentemente, essas são espécies com alta capacidade de dispersão larval, uma vez que *P. northropi* ocorre, sem estruturação genética expressiva no gene 16S (*vide* Capítulo 2), da Flórida até o sul do Brasil e possui uma espécie europeia (*P. elegans*) como linhagem irmã de *P. northropi* + *P. floridanus*. Por sua vez, o clado que inclui as duas linhagens de *P. pandaliformis* ocorre desde Cuba até o sul do Brasil, mesmo possuindo um padrão anfídromo anterior ao estabelecimento da atual

distribuição, como se pode inferir a partir do relacionamento próximo com espécies anfídromas da vertente pacífica e da ausência de espécies estuarinas ou marinhas no clado.

Espécies, ou pelo menos linhagens proximamente relacionadas, de carídeos anfídromos com distribuição anfiatlântica são encontradas em Atyidae. *Atya gabonensis* Giebel, 1875 e *Atya scabra* (Leach, 1816) ocorrem em rios costeiros da América Central, Caribe e África (Hobbs & Hart, 1982), sem a existência de divergência genética expressiva que indique uma separação antiga das linhagens (Oliveira *et al.*, 2014a,b). Mesmo considerando uma possível divergência recente entre linhagens do Atlântico oriental e ocidental, não haveria evidência de que um evento de vicariância teria separado essas linhagens, o que requer a adoção de uma hipótese de dispersão transoceânica para o atual padrão de distribuição, enfatizando assim a capacidade de dispersão de espécies anfídromas.

O grupo irmão de *Palaemon sensu stricto* (*P. mercedae*) e da maioria das espécies desse clado (*P. sinensis*, *P. paucidens* e *P. tonkinensis*) ocorrem em ambientes dulcícolas, sendo *P. mercedae* estritamente dulcícola. Esse posicionamento reforça a hipótese que a capacidade e tendência de ocupação de ambientes dulcícolas já estariam presentes no período de divergência dessas linhagens. Similarmente, Pileggi & Mantelatto (2010) também propõem que *M. jelskii* (Miers, 1877), uma espécie estritamente dulcícola da América do Sul, e com desenvolvimento larval abreviado assim como *P. mercedae* (também sul-americana), seria grupo irmão das demais espécies de *Macrobrachium*.

Anger (2013) também propõe que o ancestral de *Macrobrachium* possuía adaptações para habitar ambientes estuarinos e dulcícolas. Entretanto atribuiu o atual

padrão de distribuição do gênero e origem das espécies neotropicais à vicariância em função da formação do Oceano Atlântico. Por outro lado, Pileggi & Mantelatto (2010) não recuperaram as espécies da América como um grupo monofilético. Os eventos independentes de colonização do continente americano encontrado em *Palaemon sensu stricto* e a possibilidade de ampla capacidade de dispersão apresentada por linhagens anfídromas torna provável uma história evolutiva similar para o gênero *Macrobrachium*.

A proposição de um ancestral anfídromo com alta capacidade hiperosmótica para as linhagens “*Alaocaris*”, “*Palaemon*” e “*Macrobrachium*” implica em uma posterior ocupação de ambientes marinhos e das porções mais salinas de estuários a partir de linhagens anfídromas em espécies de *Palaemon sensu stricto*. As relações filogenéticas entre *P. varians* e espécies estritamente dulcícolas da Europa gera indícios do retorno ao ambiente marinho, ou com maior influência marinha, a partir de linhagens altamente adaptadas à água doce, sugerindo que regressões a partir de espécies anfídromas também podem ter ocorrido em outros momentos da história do grupo. Considerando que espécies anfídromas ainda apresentam significativa capacidade hiperosmótica (Freire *et al.*, 2003; Faleiros, 2011) e que os Palaemoninae compartilham um ancestral marinho em algum momento, é perfeitamente factível sugerir que a ocupação de nichos disponíveis em ambientes marinhos de áreas colonizadas possa ter ocorrido sem a necessidade de novidades fisiológicas.

Em função do posicionamento não claro de *P. concinnus* em relação à *Palaemon sensu lato* e a possível proximidade com espécies marinhas da família, não se pode sugerir que *P. concinnus* possua o mesmo ancestral comum anfídromo proposto para as linhagens “*Alaocaris*”, “*Palaemon*” e “*Macrobrachium*”. Embora *P. concinnus* ocorra

no provável centro de origem das linhagens “*Palaemon*” e “*Macrobrachium*”, não se pode excluir a possibilidade de um evento distinto de ocupação do ambiente dulcícola nessa linhagem.

Espécies com desenvolvimento larval abreviado estão distribuídas tanto na linhagem “*Alaocaris*” quanto na linhagem “*Palaemon*”. Essa característica teria surgido uma ou duas vezes na linhagem “*Alaocaris*” e pelo menos cinco vezes na linhagem “*Palaemon*”, indicando uma origem por evolução convergente, como sugerido por Magalhães & Walker (1988).

Com exceção de *P. australis* e *P. zariquieyi*, encontradas em áreas dulcícolas e estuarinas, as demais espécies de *Palaemon* que apresentam desenvolvimento larval abreviado são estritamente dulcícolas, o que indica fortemente que essa estratégia reprodutiva está associada à obtenção de independência em relação ao ambiente marinho. Essa redução do número de estágios larvais pode ser atribuída a uma pressão para a redução na capacidade de dispersão das larvas, propiciando que os juvenis permaneçam em ambientes favoráveis ao desenvolvimento da espécie. Alternativamente, considerando que a produtividade de ambientes dulcícolas é menor do que a encontrada em ambientes costeiros (Whittaker, 1975; Lohrenz *et al.*, 1990; Begon *et al.*, 2007), as águas pobres em plâncton podem forçar a disponibilização de mais nutrientes no ovo para que o embrião ecloda em estágios mais avançados. Por fim, o maior investimento da fêmea por ovo, acompanhado por uma redução da fecundidade, pode representar algum nível de cuidado parental, evitando o impacto da predação sobre a prole em um ambiente pobre em plâncton.

O desenvolvimento larval abreviado não é exclusividade de espécies dulcícolas. Espécies marinhas, como representantes de família Alpheidae, também possuem

desenvolvimento larval abreviado (Dobkin, 1969; Knowlton 1975; Wehrtmann & Albornoz, 2002) e tem sido relacionado à eusocialidade presente nesse grupo, em que a redução na dispersão propiciaria a formação de grupos familiares (Duffy & MacDonald, 2010). Entretanto, a eusocialidade não é encontrada em Palaemoninae e até mesmo comportamentos territorialistas e agonísticos podem ser observados, como em *Macrobrachium*. Dessa forma, a pressão seletiva para a redução dos estágios larvais em Palaemoninae é diferente da encontrada em Alpheidae.

Morfologia

Os grupos morfológicos propostos, suportados por dados moleculares, indicam claramente que grande parte da expressiva variabilidade morfológica presente na atual composição do gênero *Palaemon* reflete a inclusão de linhagens distintas em um único táxon e, portanto, necessitam de ajustes.

A sinonimização dos gêneros *Palaemonetes*, *Exopalaemon* e *Coutierella* com *Palaemon* (De Grave & Ashelby, 2013) aumentou expressivamente a variabilidade morfológica atribuída a *Palaemon*. Esses gêneros foram propostos com base em caracteres homoplásicos, o que não atende aos critérios filogenéticos para proposição de táxons (Henning, 1966). A presença do palpo mandibular em *Palaemon* e a ausência no sinônimo *Palaemonetes*, que incluía 31 espécies (De Grave & Fransen, 2011), era o único caráter utilizado na distinção entre os gêneros e demonstrou-se inválido. Embora a função do palpo mandibular ainda seja objeto de discussão (Borradaile, 1917; Bauer, 2004), as múltiplas perdas independentes do palpo mandibular podem estar relacionadas a pressões seletivas sobre essa estrutura. Portanto, a separação dos gêneros era baseada em um caráter homoplásico. Da mesma forma, a presença de uma crista rostral em *Exopalaemon* e a forma das peças bucais, bem como a forma e o maior número de

cerdas plumosas e espiniformes na margem distal do telso utilizados para distinguir *Coutierella*, mostraram não representar linhagens distintas de *Palaemon*.

A ausência de uma filogenia consistente que abranja toda a família inviabiliza uma polarização segura dos caracteres e a proposição de táxons apenas com base em sinapomorfias. Contudo, os grupos morfológicos propostos no presente trabalho representam grupos monofiléticos e podem ser distinguidos por uma combinação de caracteres.

Os caracteres diagnósticos propostos para a distinção das linhagens permitem a identificação dos mesmos na maioria dos casos. Entretanto, algumas espécies com um grande número de autapomorfias, como *P. tonkinensis* e *P. antrorum*, e variações intraespecíficas podem dificultar a correta identificação das linhagens.

As espécies de *Palaemon sensu stricto* possuem quatro dentes no processo incisivo da mandíbula esquerda. Presente em todas as espécies desse clado, esse é claramente um estado de caráter que permite o reconhecimento morfológico da maioria dos indivíduos pertencentes a esse grupo. Entretanto, alguns espécimes podem apresentar variações com três ou cinco dentes. Fujino & Miyake (1968) relataram uma frequência de até 31% de indivíduos com três dentes na mandíbula esquerda em *Palaemon paucidens* De Haan, 1844, que ficou alocado no clado irmão das demais espécies de *Palaemon sensu stricto*. Entretanto, a frequência desse estado de caráter no grupo precisa ser abordada com uma amostragem apropriada, uma vez que Fujino & Miyake (1968) analisaram apenas uma localidade para cada espécie. A análise de todos os 87 espécimes depositados no OUMNH indicou que apenas cinco exemplares possuíam três dentes (5,7%) e um exemplar possuía cinco dentes (1,1%) no processo incisivo esquerdo (OUMNH-ZC 2011-11-0021, Kagoshima, Japão: n = 68, 3 dentes =

1, 4 dentes = 66, 5 dentes = 1; OUMNH-ZC 2003-06-0003, Yamaguchi, Japão: n = 23, 3 dentes = 4, 4 dentes = 19). Alguns espécimes possuem os dentes medianos parcialmente fundidos, sendo necessária a utilização de magnificação suficiente para a distinção entre os dois dentes. Adicionalmente, dentre os espécimes que possuíam três dentes, alguns possuem uma pequena elevação entre o dente mediano e o anterior, ou indícios de má-formação. Isso sugere que a frequência de indivíduos com três dentes em *P. paucidens* pode ter sido expressivamente superestimada por Fujino & Miyake (1968) e que, desconsiderando possíveis más-formações que possam ocorrer em baixa frequência, esse caráter é constante em *Palaemon sensu stricto*. Independente da presença de alguns indivíduos possuindo três dentes em baixa frequência dentro de cada espécie, esse caráter demonstra ter relação clara com a história evolutiva do grupo, uma vez que apenas espécies desse clado possuem quatro dentes dentre todas as espécies de *Palaemon sensu lato* analisadas. Também não foi possível identificar na literatura ou nos lotes analisados espécies com quatro dentes na linhagem “*Macrobrachium*” ou em *Creaseria*.

Palaemon sensu stricto possui forma do epipodito do primeiro maxilípede variável, o que pode refletir adaptações aos diversos ambientes onde as espécies são encontradas, mas nunca possuem o lobo anterior em forma triangular e anteriormente alongada, como encontrado em *P. mercedae* e na linhagem “*Alaocaris*”, bem como em espécies da linhagem “*Macrobrachium*”. Dessa forma, embora possam haver convergências adaptativas, pode-se notar que esse caráter possui relação com as diferentes linhagens em Palaemoninae e pode ser usado no reconhecimento das mesmas.

Embora *Palaemon cummingi* (Chace, 1954), uma espécie com ocorrência em cavernas da Flórida (EUA), também apresente córnea reduzida e não pigmentada como

em *P. antrorum*, e não tenha sido incluída na análise molecular, essa espécie possui caracteres que indicam uma relação próxima com as espécies do clado *Palaemon sensu stricto*, como o epipodito do primeiro maxilípede com lobos parcialmente fundidos, embora reduzidos, e quatro dentes no processo incisivo da mandíbula esquerda. A redução dos olhos e perda de pigmentação podem ocorrer por diversos mecanismos genéticos (Protas *et al.*, 2011), o que favorece a ocorrência de convergência morfológica a partir de eventos independentes de ocupação do ambiente cavernícola. Portanto, a utilização desse caráter para a proposição de táxons supraespecíficos deve ser fortemente evitada para que não haja criação de táxons não monofiléticos. Tanto *P. antrorum* quanto *P. cummingi* possuem epipodito reduzido. Entretanto, a diferença entre a linhagem “*Alaocaris*” e “*Palaemon s.s*” ainda pode ser notada pela fusão completa dos lobos anterior e posterior em *P. antrorum* e parcial em *P. cummingi*, permitindo-se propor que a redução dessa estrutura pode estar associada a pressões similares em função de características alimentares do ambiente cavernícola.

O gênero *Rhopalaemon* Ashelby & De Grave, 2010 foi erigido para alocar *Leander belindae* Kemp, 1925. Incluído em *Palaemon* por Holthuis (1950), a espécie foi transferida para um novo gênero, monoespecífico, principalmente por possuir o própodo dos pereópodos 3 a 5 expandidos distalmente. Os demais caracteres diagnósticos propostos: dente e sutura branquiostegal presente, crista basal do rostro ausente, apêndice interno no primeiro pleópodo de machos ausente e palpo mandibular presente, podem ser observados em várias espécies de *Palaemon sensu stricto*. Adicionalmente, *Rhopalaemon belindae* possui epipodito do primeiro maxilípede muito similar ao encontrado na maioria das espécies desse clado e quatro dentes no processo incisivo da mandíbula esquerda. Considerando essa combinação de caracteres, há alta

probabilidade que *Rhopalaemon* tenha sido proposto com base em uma autapomorfia. Não foi possível a amplificação dos genes usados nesse trabalho a partir de um espécime depositado no MNHN (Paris) e utilizado por Ashelby & De Grave, 2010. A obtenção de espécimes adequados para análises moleculares é fundamental para avaliar se *Rhopalaemon* representa ou não uma linhagem distinta de *Palaemon sensu stricto*.

Palaemon sinensis e *P. tonkinensis* também já foram alocados em gêneros monoespecíficos (*Allocaris*, Sollaud 1911 e *Coutierella*, Sollaud 1914, respectivamente) baseado em caracteres das peças bucais e telso (Sollaud, 1911, 1914). Diante dos poucos caracteres usados na classificação da subfamília, a proposição de gêneros baseados em apenas um caráter morfológico sem a utilização de outras evidências independentes deve ser evitada e conduzida com cautela.

Os caracteres que distinguem *Palaemon mercedae* das demais linhagens de *Palaemon*: forma do telso e tamanho e número de cerdas na margem distal do telso, é similar ao encontrado em muitas espécies de *Macrobrachium*. Embora *P. tonkinensis* e algumas espécies da região do Mediterrâneo (como *P. mesopotamicus* e espécies próximas) também possuam telso com mais do que as usuais duas cerdas plumosas entre as cerdas espiniformes distais do telso, outros caracteres propostos (forma do epipodito e número de dentes do processo incisivo) também permitem a distinção entre *P. mercedae* e *Palaemon sensu stricto*.

O posicionamento de *P. antrorum* entre as espécies do grupo anfídromo e dulcícola da linhagem “*Alaocaris*” sugere a regressão da provável sinapomorfia da linhagem: a margem ântero-lateral do primeiro segmento antenular fortemente projetada para frente. Contudo, considerando as implicações taxonômicas e os menores valores de suporte da relação entre *P. antrorum* e as demais espécies da linhagem, análises

adicionais sobre esse clado, com a ampliação da matriz molecular e análise de mais espécimes de *P. antrorum* são necessárias para que ajustes na classificação sejam realizados.

Os caracteres diagnósticos que permitem a distinção entre *P. antrorum* e as demais espécies da linhagem “*Alaocaris*” também foram propostos por Holthuis (1949) para a criação do subgênero *Alaocaris*, com exceção do epipodito do primeiro maxilípede. Esta linhagem também possui caracteres morfológicos que a diferenciam dos gêneros *Creaseria* Holthuis, 1950 e *Calathaemon* Bruce & Short, 1993, uma espécie também cavernícola endêmica da mesma região de *P. antrorum*. *Creaseria* não possui sutura branquiostegal (Holthuis, 1950b) e *Calathaemon* possui peças bucais aparentemente adaptadas para filtração e modificações nos dedos das quelas [veja Bruce & Short (1993) para detalhes sobre a morfologia de *Calathaemon*].

A presença de um estado de caráter intermediário entre *Palaemon sensu stricto* e espécies do grupo anfídromo e dulcícola de “*Alaocaris*” observado na projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular em *P. tonkinensis* pode ser atribuída à convergência. Não existem estudos sobre a função dessa estrutura e de que forma pressões ambientais poderiam levar à presença de estruturas similares em espécies claramente não relacionadas proximamente. Contudo, a presença de diversas autapomorfias em *P. tonkinensis* [veja Bruce (1989) para mais detalhes sobre a morfologia da espécie] e a sua inclusão em *Palaemon sensu stricto* sugere que a espécie passou por pressões de seleção distintas das demais espécies do clado, o que pode explicar a ocorrência de um estado de caráter intermediário apenas nessa espécie. Nesse contexto, a projeção anterior do primeiro segmento antenular possui considerável

informação filogenética e pode ser utilizada no reconhecimento da maioria das espécies de “*Alaocaris*”, excluindo-se *P. antrorum*.

Palaemon concinnus foi a única espécie, considerando *Palaemon lato sensu*, *Creaseria* e a linhagem *Macrobrachium*, que possui um apêndice interno rudimentar no primeiro pleópodo de machos e foi alocado próximo a *Leander*, *Brachycarpus* e *Urocaridella*, que também possuem esse caráter morfológico. Outra espécie, *P. karukera* (Carvalho, 1979), também possui o mesmo caráter, mas foi recentemente sinonimizada com *Leander paulensis* Ortmann, 1897 (Carvalho et al., 2014a). Dessa forma, existem evidências moleculares e morfológicas que indicam a exclusão de *Palaemon concinnus* de *Palaemon sensu stricto* e das outras linhagens de *Palaemon sensu lato* e a consequente necessidade de ajustes na classificação.

A exclusão de *P. concinnus*, *P. mercedae* e da linhagem “*Alaocaris*” do gênero *Palaemon* e a recente sinonimização de *P. karukera* (Carvalho, 1979) com *Leander paulensis* Ortmann, 1897 reduz consideravelmente a variabilidade morfológica em *Palaemon*.

Embora possam ocorrer algumas sobreposições nos caracteres morfológicos que permitam o reconhecimento dos clados, as evidências moleculares suportam fortemente a monofilia dos grupos. Mesmo a distinção entre as espécies de *Palaemon sensu lato* e *Macrobrachium* também implica no aceite de alguma sobreposição, como pode ser visto na diferenciação entre o dente branquiostegal e hepático, que parecem representar apenas uma modificação no posicionamento da mesma estrutura, como também sugerido por Pereira (1997). De fato, *P. intermedius* era anteriormente alocado em *Macrobrachium*, sendo transferido para *Palaemon* por Walker & Poore (2003), depois que o uso de dados moleculares evidenciou uma relação mais próxima com *Palaemon*

(Murphy & Austin, 2003). Entretanto, a linha de cerdas do primeiro segmento antenular é um caráter útil na distinção entre as linhagens de *Palaemon sensu lato* e a linhagem “*Macrobrachium*”. A presença de alguns indivíduos de *P. intermedius* com dentes da carapaça similares aqueles presentes em *Macrobrachium* demonstra que caracteres amplamente utilizados em Palaemonidae não são completamente constantes nos gêneros. Tendo em vista o claro posicionamento de *P. intermedius* (Stimpson, 1860) em *Palaemon sensu stricto*, pequenos desvios do padrão morfológico dos gêneros podem ser tolerados, desde que outras evidências suportem a monofilia dos táxons.

Os grupos morfológicos propostos aqui tiveram como base caracteres que não têm sido empregados na classificação da família. Isso indica que muitos dos caracteres atualmente utilizados, como a presença de sutura branquiostegal, presença e posição do dente branquiostegal, palpo, entre outros, podem ser resultados de eventos evolutivos independentes ou caracteres plesiomórficos. Dessa forma, muitos táxons em Palaemonidae podem ter sido definidos com base em homoplasias, tornando evidente a necessidade de uma ampla revisão da família.

CONCLUSÕES

As relações filogenéticas das espécies de *Palaemon* indicam que o gênero não é monofilético e requer novas mudanças em sua composição, com a criação de dois novos gêneros para alocar *P. concinnus* e *P. mercedae* e a revalidação de *Alaocaris* Holthuis, 1949 para alocar *P. antrorum*, provavelmente incluindo também *P. carteri*, *P. gracilis*, *P. hanchocki*, *P. ivonicus*, *P. pandaliformis*, e *P. yuna*.

Os caracteres diagnósticos genéricos em Palaemonidae necessitam ser amplamente reavaliados. Caracteres não utilizados no nível genérico, como o número de dentes do processo incisivo da mandíbula, projeção ântero-lateral do primeiro segmento ântero-lateral, epipodito do primeiro maxílpede, forma do telso e apêndice interno no primeiro pleópodo de machos são informativos para o reconhecimento de linhagens em Palaemoninae e podem ser empregados em outros grupos de Palaemonidae.

As espécies de *Palaemon sensu stricto* da América e da Europa não formam grupos monofiléticos, sendo resultado de pelo menos três e dois eventos de colonização distintos, respectivamente.

O ancestral comum mais recente de *Palaemon sensu lato*, excluindo-se *P. concinnus*, e espécies da linhagem “*Macrobrachium*” provavelmente foi anfídromo. A capacidade de ocupação do ambiente dulcícola foi então perdida em algumas linhagens de *Palaemon sensu stricto*. Esses possíveis processos de retorno a ambientes de maior influência marinha pode ter ocorrido após a dispersão e colonização de novas regiões

geográficas. Alternativamente, um ancestral estuarino oriundo de uma linhagem anfídroma pode ter originado as espécies de *Palaemon sensu stricto*.

A proposição de novos gêneros reduzirá consideravelmente a expressiva variabilidade morfológica de *Palaemon*. Entretanto o gênero continuará compreendendo um espectro amplo de variação morfológica e incluirá espécies com a maior diversidade de ocupação de ambientes em Palaemoninae, com espécies marinhas, estuarinas e dulcícolas.

REFERÊNCIAS

- ÁLVAREZ, F.; PEDRAZA-LARA, C.; VILLALOBOS, J.L. 2014. Identity of freshwater shrimp populations (*Palaemon* Weber, 1795) from northern Mexico: genetic variation at local and regional scales. *Journal of Crustacean Biology*, 34(4): 481-493.
- ANGER, K. 2013. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology*, 33(2): 151-183.
- ASHELBY, C.W.; PAGE, T.J.; DE GRAVE, S.; HUGHES, J.M.; JOHNSON, M.L. 2012. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). *Zoologica Scripta*, 41(3): 293-306.
- ASHELBY, C.W.; DE GRAVE, S. 2010. A new genus of palaemonid shrimps (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) to accommodate *Leander belindae* Kemp, 1925, with a redescription of the species. In: DE GRAVE, S. & C.H.J.M. FRANSEN (Eds.). *Contributions to shrimp taxonomy*. *Zootaxa*, 2372: 369-37.
- BAUER, R.T. 2004. *Remarkable Shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans*. Animal natural history series 7. Norman: University of Oklahoma Press. 282 p.
- BEGON, M; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. 2007. *Ecologia: De Indivíduos a Ecosystemas*. 4 ed. Artmed. Porto Alegre. 752p.

- BORRADAILE, L.A. 1917. On the structure and function of the mouth parts of palaemonid prawns. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1917: 37-71.
- BOTELLO, A.; ÁLVAREZ, F. 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae), evidence of bottlenecks and reinvasions in the Yucatan Peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 315-325.
- BOTELLO, A.; ÁLVAREZ, F. 2013. Phylogenetic relationships among the freshwater genera of palaemonid shrimps (Crustacea: Decapoda) from Mexico: evidence of multiple invasions? *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4): 773-780.
- BRUCE, A.J. 1988. The occurrence of *Palaemonetes atrinubes* Bray (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) on the Australian east coast. *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory*, 5(1): 115-117.
- BRUCE, A.J. 1989. Reestablishment of the genus *Coutierella* Sollaund, 1914 (Decapoda: Palaemonidae), with a redescription of *C. tonkinensis* from the Mai Po marshes, Hong Kong. *Journal of Crustacean Biology*, 9: 176-187.
- BRUCE, A.J. 1993. *Kakaducaris glabra* gen. nov., sp. nov., a new freshwater shrimp from the Kakadu National Park, Northern Territory, Australia, Crustacea: Decapoda: Palaemonidae with the designation of a new subfamily Kakaducaridinae. *Hydrobiologia*, 268: 27-44.
- BRUCE, A.J.; SHORT, J.W. 1993. *Leptopalaemon gagadjui* gen. nov., sp. nov., a new freshwater palaemonid shrimp from Arnhem land, and a re-evaluation of

Palaemonetes holthuisi Strenth, with the designation of a new genus, *Calathaemon*. *Hydrobiologia*, 257: 73-94.

CARVALHO, F.L.; DE GRAVE, S.; MANTELATTO, F.L. 2014a. *Palaemonetes karukera* Carvacho, 1979, a junior synonym of *Leander paulensis* Ortmann, 1897 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 87(13): 1586-1590.

CARVALHO, F.L.; MAGALHÃES, C.; MANTELATTO, F.L. 2014b. Molecular and morphological differentiation between two Miocene-divergent lineages of Amazonian shrimps, with the description of a new species (Decapoda, Palaemonidae, *Palaemon*). *Zookeys*, 457: 79-108.

CARVALHO, F.L.; PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2013. Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 14(4): 707-717.

CASTRESANA, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 17: 540-552.

CHACE, F.A. 1972. *Palaemon debilis* from Hawaii and the status of the genus *Palaemonetes* (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 23: 12-19.

COLGAN, D.J.; MCLAUCHLAN, A.; WILSON, G.D.F.; LIVINGSTON, S.P.; EDGECOMBE, G.D.; MACARANAS, J.; CASSIS, G.; GRAY, M.R. 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology*, 46: 419-37.

- COOKE, G.M.; CHAO, N.L.; BEHEREGARAY, L.B. 2012. Natural selection in the water: freshwater invasion and adaptation by water colour in the Amazonian pufferfish. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 1305-1320.
- CRANDALL, K.A.; FITZPATRICK, J.F. 1996. Crayfish molecular systematics: using a combination of procedures to estimate phylogeny. *Systematic Biology*, 45: 1-26.
- CUESTA, J.A.; DRAKE, P.; MARTÍNEZ-RODRÍGUEZ, G.; RODRÍGUEZ, A.; SCHUBART, C.D. 2012. Molecular phylogeny of the genera *Palaemon* and *Palaemonetes* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from a European perspective. *Crustaceana*, 85(7): 877-888.
- DARRIBA, D.; TABOADA, G.L.; DOALLO, R.; POSADA, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9: 772.
- DE GRAVE, S.; ASHELBY, C.W. 2013. A re-appraisal of the systematic status of selected genera in Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Zootaxa*, 3734(3): 331-344.
- DE GRAVE, S.; GOULDING, L.Y.D. 2011. Comparative morphology of the pereopod 1 carpo-propodal (P1-CP) antennal flagellar grooming brush in caridean shrimps (Crustacea, Decapoda). *Zoologischer Anzeiger*, 250: 280-301.
- DE GRAVE, S.; FRANSEN, C.H.J.M. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 85(9): 195-589.
- DOBKIN, S. 1969. Abbreviated larval development in caridean shrimps and its significance in the artificial culture of these animals. *FAO FRm/R 57.3:935-946*.

- DUFFY, J.E.; MACDONALD, K.S. 2010. Kin structure, ecology and the evolution of social organization in shrimp: a comparative analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1681): 575-584.
- FALEIROS, R.O. 2011. Osmorregulação em camarões Palaemonidae (Decapoda, Caridea): uma abordagem molecular e bioquímica. Tese de doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. Universidade de São Paulo. 114 p.
- FREIRE, C.A., CAVASSIN, F., RODRIGUES, E.N., TORRES, A.H.; MCNAMARA, J.C. 2003. Adaptive patterns of osmotic and ionic regulation, and the invasion of fresh water by the palaemonid shrimps. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 136: 771-778.
- FUJINO, T.; MIYAKE, S. 1968. On the mandible of the genus *Palaemon* of Japanese palaemonid shrimps with discussion on its taxonomical value. *Ohmu*, 1: 191-200.
- HALL, T. 2005. BioEdit v.7.0.5. Biological sequences alignment editor for Windows. Ibis Therapeutics a division of Isis pharmaceuticals. Disponível em: <http://www.mbio.nesu.edu/bioefit.html>.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*, viii +. University of Illinois Press, Urbana. 236 p.
- HOBBS, H.H.; HART, C.W. 1982. The shrimp genus *Atya* (Decapoda, Atyidae). *Smithsonian Contribution to Zoology*, 364:1-143.

HOLTHUIS, L.B. 1949. Note on the species of *Palaemonetes* (Crustacea Decapoda) found in the United States of America. Proceedings van de Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, 52: 87-95.

HOLTHUIS, L.B. 1950a. Preliminary descriptions of twelve new species of palaemonid prawns from American waters (Crustacea Decapoda). Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 53: 93-99.

HOLTHUIS, L.B. 1950b. The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius Expeditions with Remarks on other Species. I. Subfamily Palaemoninae. The Decapoda of the Siboga Expedition. Part X. Siboga Expedition. 1-268.

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: 1-396.

HURT, C.; ANKER, A.; KNOWLTON, N. 2009. A multilocus test of simultaneous divergence across the isthmus of Panama using snapping shrimp in the genus *Alpheus*. Evolution, 63: 514-530.

KATOH, K.; STANDLEY, D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. Molecular Biology and Evolution, 30: 772-780.

KOU, Q.; LI, X.Z.; CHAN, T.Y.; CHU, K.H.; GAN, Z. 2013. Molecular phylogeny of the superfamily Palaemonoidea (Crustacea: Decapoda: Caridea) based on mitochondrial and nuclear DNA reveals discrepancies with the current classification. Invertebrate Systematics, 27: 502-514.

- KNOWLTON, R.E. 1975. Larval development of the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say, reared in the laboratory. *Journal of Natural History*, 7:273-306.
- KNOWLTON, R.E.; VARGO, C.K. 2004. The larval morphology of *Palaemon floridanus* Chace, 1942 (Decapoda, Palaemonidae) compared with other species of *Palaemon* and *Palaemonetes*. *Crustaceana*, 77(6): 683-715.
- LOHRENZ, S.E.; DAGG, M.J.; WHITLEDGE, T.E. 1990. Enhanced primary production at the plume/oceanic interface of the Mississippi River. *Continental Shelf Research*, 10: 639-664.
- MAGALHAES, C.; WALKER, I. 1988. Larval development and ecological distribution of central Amazonian palaemonid shrimps (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 55: 279-292.
- MANTELATTO, F.L.; PARDO, L.M.; PILEGGI, L.G.; FELDER, D.L. 2009a. Taxonomic reexamination of the hermit crab species *Pagurus forceps* and *Pagurus comptus* (Decapoda: Paguridae) by molecular analysis. *Zootaxa*, 2133: 20-32.
- MANTELATTO, F.L.; ROBLES, R.; FELDER, D.L. 2007. Molecular phylogeny of the Western Atlantic species of the genus *Portunus* (Crustacea, Brachyura, Portunidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 211-220.
- MANTELATTO, F.L.; ROBLES, R.; SCHUBART, C.D.; FELDER, D.L. 2009b. Molecular phylogeny of the genus *Cronius* Stimpson, 1860, with reassignment of *C. tumidulus* and several American species of *Portunus* to the genus *Achelous* De Haan, 1833 (Brachyura: Portunidae). In: MARTIN, J.W.; CRANDALL, K.A.;

- FELDER, D.L. (Ed.). Decapod Crustacean Phylogenetics. Taylor and Francis/CRC Press, Boca Raton. Crustacean Issues, 18: 567-579.
- MARTIN, J.W.; LIU, E.M.; STRILEY, D. 2007. Morphological observations on the gills of dendrobranchiate shrimps. Zoologischer Anzeiger, 246: 115-125.
- MELO, G.A.S. 2003. Famílias Atyidae, Palaemonidae e Sergestidae. In: MELO, G.A.S. (Ed.). Manual de Identificação dos Crustáceos Decápodos de Água Doce Brasileiros. São Paulo: Editora Loyola. p. 289-415.
- MILLER, M.A.; PFEIFFER, W.; SCHWARTZ, T. 2010. "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees" in Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, LA p. 1-8.
- MORETZSOHN, F.; MCSHANE, M.K.K. 2004. Mapping marine invertebrate biodiversity hotspots in the Indo-Pacific ocean using GIS. Bishop Museum Technical Report No 30. Honolulu, Hawai'i: The John D. and Catherine T. MacArthur Foundation. 93 p.
- MURPHY, N.P.; AUSTIN, C.M. 2003. Molecular taxonomy and phylogenetics of some species of Australian palaemonid shrimps. Journal of Crustacean Biology, 23(1): 169-177.
- NEWMAN, W.A. 1986. Origin of the Hawaiian marine fauna: dispersal and vicariance as indicated by barnacles and other organisms. In: GORE, R.H.; HECK, K.L. Crustacean biogeography. Crustacean Issues, 4: 21-49.

- O'HARA, T.D.; POORE, G.C.B. 2000. Patterns of distribution for southern Australian marine echinoderms and decapods. *Journal of Biogeography*, 27: 1321-1335.
- OLIVEIRA, C.M.C.A; TEROSSI, M.; MANTELATTO, F.L. 2014a. Could populations of a freshwater shrimp isolated by 5000 kilometers constitute a single species? a case of *Atya gabonensis* (Caridea: Atyidae). VIII Congresso Brasileiro sobre Crustáceos, Bonito – MS.
- OLIVEIRA, C.M.C.A; TEROSSI, M.; MANTELATTO, F.L. 2014b. Genetic variability of a widespread amphidromous shrimp: does molecular data support *Atya scabra* (Caridea, Atyidae) populations as a single species?. VIII Congresso Brasileiro sobre Crustáceos, Bonito – MS.
- PÉQUEUX, A. 1995. Osmotic regulation in crustaceans. *Journal of Crustacean Biology*, 15: 1-60.
- PEREIRA, G. 1997. A cladistic analysis of the freshwater shrimps of the family Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Caridae). *Acta Biologica Venezuelica*, 17: 1-69.
- PHILLIPS, J.A. 2001. Marine macroalgal biodiversity hotspots: why is there high species richness and endemism in southern Australian marine benthic flora? *Biodiversity & Conservation*, 10(9): 1555-1577.
- PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. *Invertebrate Systematics*, 24: 194-208.

- POORE, G.C.B. 2004. Marine Decapod Crustacea of southern Australia: a guide to their identification. CSIRO Publishing. 517 p.
- PORTER, M.L.; PÉREZ-LOSADA, M.; CRANDALL, K.A. 2005. Model-based multi-locus estimation of decapod phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 355-369.
- PROTAS, M. E.; TRONTELJ, P.; PATEL, N.H. 2011. Genetic basis of eye and pigment loss in the cave crustacean, *Asellus aquaticus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108: 5702-5707.
- RONQUIST, F.; VAN DER MARK, P.; HUELSENBECK, J.P. 2009. Bayesian phylogenetic analysis using MRBAYES. In: LEMEY, P.; SALEMI, M.; VANDAMME, A-M. (Eds.). *The phylogenetic handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 210-266.
- RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LARGET, B.; LIU, L.; SUCHARD, M.A.; HUELSENBECK, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61: 539-542.
- ROSSI, N.; MANTELATTO, F.L. 2013. Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. *PLoS ONE*, 8(1): e54698.
- SCHUBART, C.D.; CUESTA, J.A.; FELDER, D.L. 2002. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. *Journal of Crustacean Biology*, 22: 28-44.

- SHORT, J.W.; HUMPHREY, C.L.; PAGE, T.J. 2013. Systematic revision and reappraisal of the Kakaducarididae Bruce (Crustacea: Decapoda: Caridea) with the description of three new species of *Leptopalaemon* Bruce & Short. *Invertebrate Systematics*, 27: 87-117.
- SOLLAUD, E. 1911. *Allocaris sinensis* n. g., n. sp., crevette des eaux douces des environs de Pékin, Infusoire commensal de ce Crustacé. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 1ère série, 17: 50-56.
- SOLLAUD, E. 1914. Sur deux nouveaux palémonides, à développement condensé, vivant dans les eaux douces du Tonkin: *Leander manin* sp. et *Coutierella tonkinensis* n. g. n. sp. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 39: 314-324.
- STAMATAKIS, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22: 2688-2690.
- STRENGTH, N.E. 1976. A review of the systematics and zoogeography of the freshwater species of *Palaemonetes* Heller of North America (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 228: 1-27.
- TALAVERA, G., CASTRESANA, J. 2007. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology*, 56: 564-577.
- TSANG, L.M.; SCHUBART, C.D.; AHYONG, S.T.; LAI, J.C.; AU, E.Y.; CHAN, T.Y.; NG, P.K.; CHU, K.H. 2014. Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. *Molecular Biology and Evolution*, 31(5): 1173-1187.

- TZOMOS, T.; KOUKOURAS, A. 2015. Redescription of *Palaemon antennarius* H. Milne Edwards, 1837 and *Palaemon migratorius* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) and description of two new species of the genus from the circum-Mediterranean area. *Zootaxa*, 3905: 027-051.
- VERGAMINI, F.G.; PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2011. Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Contributions to Zoology*, 80(1): 67-83.
- VOGT, G. 2013. Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews*, 88: 81-116.
- WALKER, T.M.; POORE, G.C.B. 2003. Rediagnosis of *Palaemon* and differentiation of southern Australian species (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Memoirs of Museum Victoria*, 60: 243-256.
- WEHRTMANN, I.S.; ALBORNOZ, L. 2002. Evidence of different reproductive traits in the transisthmian sister species, *Alpheus saxidomus* and *A. simus* (Decapoda, Caridea, Alpheidae): description of the first postembryonic stage. *Marine Biology*, 140: 605-612.
- WHITTAKER, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2 ed. Macmillan, New York. 352 p.
- WILLIAMS, A.B. 1984. *Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the eastern United States, Maine to Florida*. Washington: Smithsonian Institution Press. 550 p.

WHITING, M. F.; CARPENTER, J. C.; WHEELER, Q. D.; WHEELER, W. C. 1997.

The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, 46: 1-68.

WOWOR, D.; MUTHU, V.; MEIER, R.; BALKE, M.; CAI, Y.; NG, P.K.L. 2009.

Evolution of life history traits in Asian freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) based on multilocus molecular phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 340-350.

XIA, X.; XIE, Z.; SALEMI, M.; CHEN, L.; WANG, Y. 2003. An index of substitution

saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 1-7.

CAPÍTULO

2

Uma abordagem molecular e
morfológica sobre o status
taxonômico das espécies de *Palaemon*
sensu lato no Brasil



RESUMO

Além de questões no nível genérico, a validade de algumas espécies de *Palaemon* Weber, 1795 que ocorrem no Brasil também é questionada. Estudos prévios indicavam a ocorrência de oito espécies de *Palaemon* no Brasil. Entretanto, a expressiva variabilidade nos caracteres diagnósticos e distribuição geográfica de alguns grupos levantam dúvidas quanto à validade de alguns táxons ou à existência de espécies ainda não descritas. Visando resolver as questões taxonômicas relacionadas às espécies de *Palaemon* no Brasil foram obtidas sequências dos genes mitocondriais 16S e COI e do nuclear H3 das espécies-alvo e de espécies proximalmente relacionadas. As relações filogenéticas foram inferidas por máxima verossimilhança e inferência Bayesiana. A morfologia externa correspondente aos clados terminais obtidos nas análises moleculares foi analisada para a obtenção de caracteres diagnósticos que propiciem o reconhecimento dos grupos e a correta atribuição dos táxons. A análise conjunta de dados moleculares e morfológicos demonstrou a existência de nove espécies de *Palaemon sensu lato* no Brasil, sendo cinco da linhagem “*Palaemon*” (*P. mercedae* e quatro de *Palaemon s.s.* – *P. argentinus*, *P. octaviae*, *P. northropi* e *P. paivai*) e quatro da linhagem “*Alaocaris*” (*P. carteri*, *P. ivonicus*, *P. pandaliformis* e *P. yuna*). A possível existência de espécies crípticas também é apontada. Além da confirmação da validade das nove espécies, os resultados indicam a necessidade de ajustes taxonômicos e expressivas alterações na distribuição geográfica das espécies de *Palaemon* com ocorrência no Brasil.

ABSTRACT

In addition to generic level questions, the validity of some species of *Palaemon* Weber, 1795 from Brazil is also questioned. Previous studies have indicated eight species of *Palaemon* from Brazil. However, the high variability in diagnostic characters and the geographic distribution of some groups rise doubt about the validity of some taxa and the existence of non-described species. Aiming to solve the taxonomic issues related to the Brazilian species of *Palaemon*, we have obtained sequences of the mitochondrial genes 16S and COI as well as the nuclear H3 from our target species and other close related species. The phylogenetic relationships were inferred by maximum likelihood and Bayesian inference. The external morphology of the terminal clades obtained in the molecular analyzes was verified in order to find diagnostic characters to propitiate the recognition of the groups and the correct use of taxa. The combined analysis of molecular and morphological data shows the presence of nine species of *Palaemon sensu lato* in Brazil. Five of which belong to the “*Palaemon*” lineage (*P. mercedae* and four of *Palaemon s.s.* – *P. argentinus*, *P. octaviae*, *P. northropi* and *P. paivai*) and four to the “*Alaocaris*” lineage (*P. carteri*, *P. ivonicus*, *P. pandaliformis* and *P. yuna*). The probable existence of cryptic species is also suggested. Moreover, the results indicate the need for taxonomic rearrangements and expressive changes in the geographic distribution attributed to some species of *Palaemon* recorded in Brazil.

INTRODUÇÃO

O gênero *Palaemon* Weber, 1795, claramente não monofilético de acordo com estudos filogenéticos recentes com o grupo (Ashelby *et al.*, 2012; capítulo 1), deverá passar por modificações em sua composição, com a revalidação de *Alaocaris* Holthuis (1949) e criação de um novo gênero para alocar algumas das espécies que ocorrem no Brasil (*vide* capítulo 1). Dessa forma, embora o presente capítulo aborde espécies de *Palaemon*, deve-se considerar que algumas das espécies estudadas aqui serão posteriormente alocadas em outros gêneros.

Além de questões no nível genérico, a validade de algumas espécies de *Palaemon* que ocorrem no Brasil também é questionada. Oito espécies eram reportadas para o Brasil até o início do presente trabalho: *Palaemon argentinus* (Nobili, 1901); *Palaemon carteri* (Gordon, 1935); *Palaemon ivonicus* (Holthuis, 1950); *Palaemon mercedae* (Pereira, 1986); *Palaemon paivai* Fausto Filho, 1967; *Palaemon pandaliformis* (Stimpson, 1871); *Palaemon northropi* (Rankin, 1898) e *Palaemon ritteri* Holmes, 1895 (Ramos-Porto & Coelho, 1998; Melo, 2003; Ferreira *et al.*, 2010).

As espécies de *Palaemon* que ocorrem no Brasil possuem distribuição restrita às Américas. Considerando as informações biogeográficas disponíveis previamente, algumas espécies possuem ampla distribuição no continente americano mesmo com possíveis barreiras geográficas ao longo de sua distribuição, a exemplo do rio Amazonas para as espécies *P. northropi* e *P. pandaliformis*, e do continente americano para *Palaemon ritteri*. Por outro lado, uma distribuição restrita era atribuída a *P. paivai*, com destacado endemismo para o estado do Ceará (Ramos-Porto & Coelho, 1998;

Melo, 2003; Ferreira *et al.*, 2010). Uma espécie recentemente descrita também possuía distribuição restrita à bacia do rio Negro (Carvalho *et al.*, 2014), porém com possibilidade de ocorrência em outras bacias amazônicas. Adicionalmente, *Palaemon ivonicus* era caracterizado por sua ampla distribuição na América do Sul, ocorrendo em bacias hidrográficas que estão isoladas ou com possibilidade de fluxo gênico reduzido. Dessa forma, tornou-se necessário averiguar se as espécies com distribuição restrita constituem entidade equivalente a este nível taxonômico ou refletem apenas variações intraespecíficas e ainda verificar se as espécies com distribuição disjunta não correspondem a espécies distintas, mas semelhantes morfologicamente.

Quanto ao hábitat, essas espécies ocorrem em ambientes marinhos, estuarinos e dulcícolas. *Palaemon carteri*, *P. ivonicus*, *P. mercedae* e *P. yuna* são estritamente dulcícolas. *Palaemon argentinus* e *P. pandaliformis* habitam sistemas estuarinos e de água doce. As demais espécies são registradas em ambientes marinhos e estuarinos. Essa variedade de hábitats pode indicar a existência de significativas variações em aspectos morfológicos, fisiológicos e reprodutivos em função de respostas ao meio e diferenças entre populações geograficamente distantes, isoladas ou com baixo fluxo gênico, como já reportado para algumas espécies de *Palaemon* e de outros palaemonídeos (Odinetz-Collart & Rabelo, 1996; García-Dávila *et al.*, 2005; Vergamini, 2009; Konan *et al.*, 2010, Vergamini *et al.*, 2011).

A delimitação das espécies desse grupo é dificultada em função do pequeno porte, semelhança morfológica e expressiva plasticidade de alguns caracteres utilizados na identificação das espécies, a exemplo do número de dentes do rostró e a posição do dente branquiostegal (García-Dávila *et al.*, 2005). Tais variações, como a existente entre *P. ivonicus* e *P. carteri*, levantavam dúvidas se os padrões morfológicos encontrados

representavam espécies distintas ou apenas variações intraespecíficas (Odinetz-Collart & Enriconi, 1993; García-Dávila & Magalhães, 2003).

As relações filogenéticas obtidas no capítulo 1 indicam uma relação muito próxima entre *P. northropi* e *P. floridanus*. Holthuis (1952) relatou a distinção entre essas espécies com base em caracteres do rostro e proporções da quela, caracteres amplamente empregados na diagnose de palemonídeos, porém reconhecidamente variáveis. Embora esses caracteres sejam úteis na distinção de muitas espécies, a proposição de táxons baseada apenas nessas estruturas, sem evidências adicionais de divergência e monofilia, pode levar à criação de táxons parafiléticos. Da mesma forma, a separação entre *P. paivai* e *P. ritteri* também era baseada em caracteres rostrais e do segundo pereópodo (Fausto Filho, 1967). Considerando que essas espécies são posicionadas como linhagens irmãs (*vide* capítulo 1), a suposta presença de *P. ritteri* tanto na vertente do Pacífico quanto na do Atlântico poderia implicar na existência de uma espécie anfiamericana ou em duas espécies válidas, provavelmente separadas após o fechamento do istmo do Panamá. Entretanto, evidências adicionais além da morfologia são necessárias para uma melhor avaliação das relações filogenéticas entre grupos próximos.

O uso de dados moleculares vem auxiliando na resolução de problemas taxonômicos no nível específico e na inferência sobre relações filogenéticas na família Palaemonidae e em outros grupos de decápodes (Boulton & Knott, 1984; Schubart *et al.*, 2000; Murphy & Austin, 2003; Murphy *et al.*, 2004; Mantelatto *et al.*, 2006, 2007, 2009a, b; Toon *et al.*, 2009; Vergamini, 2009; Pileggi & Mantelatto, 2010; Vergamini *et al.*, 2011, Ashelby *et al.*, 2012; Cuesta *et al.*, 2012; Rossi & Mantelatto, 2013; Carvalho *et al.*, 2013, 2014). Considerando a ampla distribuição e diversidade de habitats

ocupados por *Palaemon*, os marcadores moleculares representam uma ferramenta apropriada para abordar os problemas taxonômicos do grupo, uma vez que não apresentam plasticidade em função do ambiente e fornecem um grande número de caracteres para análise (Futuyma, 1992; Buso, 2005; Ridley, 2006).

Dados moleculares foram utilizados para abordar as questões taxonômicas relacionadas às espécies *P. carteri* e *P. ivonicus* e revelaram a validade de ambas, além de indicar a existência de uma nova espécie na bacia do rio Negro (Carvalho *et al.*, 2014). Da mesma forma, ferramentas moleculares podem ser úteis na avaliação da monofilia das demais espécies com registro no Brasil e interpretação de outros caracteres (como morfológicos e ecológicos, entre outros) que permitam a delimitação desses grupos.

Considerando a natureza aleatória da ocorrência de mutações nas sequências de nucleotídeos, a divergência genética pode fornecer estimativas do tempo de divergência entre linhagens, desde que taxas de mutação ou pontos de calibração sejam conhecidos (Kumar, 2005). Respeitadas as limitações dos métodos (Kumar, 2005), as estimativas do tempo de divergência permitem a formulação de hipóteses sobre possíveis eventos geológicos, ecológicos e fisiológicos, dentre outros, associados à separação das linhagens estudadas, propiciando a identificação de padrões evolutivos também potencialmente aplicáveis a outros grupos.

Apesar da robustez dos dados moleculares, amostragens genéticas e taxonômicas representativas devem ser conduzidas para que as filogenias recuperadas possam representar de forma mais próxima a real história do grupo sob estudo. Nesse sentido, a análise de genes mitocondriais e moleculares de espécimes de diferentes localidades (para estudos no nível específico) pode reduzir vieses de genes e populações.

A proposição de espécies em Decapoda vem sendo feita apenas quando existem caracteres morfológicos diagnósticos. Para que os clados obtidos com base em dados moleculares possam ser reconhecidos morfolologicamente, uma análise conjunta de evidências moleculares e morfológicas foi realizada visando a resolução das questões taxonômicas relacionadas às espécies de *Palaemon* com ocorrência no Brasil. Para esse fim, o nível de espécie é atribuído aqui para os clados menos inclusivos que possuam caracteres morfológicos diagnósticos.

OBJETIVOS

1. Testar a hipótese de monofilia das espécies de *Palaemon* com ocorrência no Brasil com base em dados moleculares.
2. Propor caracteres morfológicos que permitam a identificação de clados terminais correspondentes às espécies de *Palaemon* presentes no Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção dos espécimes

A obtenção dos espécimes seguiu os métodos descritos no capítulo 1, buscando a melhor representatividade possível da distribuição das espécies sob estudo. Inicialmente foram analisados os espécimes depositados na CCDB e em outras coleções. Foram realizadas coletas adicionais visando a aquisição de amostras adequadas para análises moleculares quando não foi possível a amplificação das regiões de interesse a partir dos lotes depositados em coleções. Sempre que possível, as coletas buscaram a maior cobertura da distribuição das espécies e a maior variedade de habitats disponíveis.

A identificação prévia das espécies foi realizada com base nas descrições originais e literatura pertinente (Holthuis, 1952; Williams, 1984; Melo, 2003) considerando as espécies relatadas para o Brasil.

Análises Moleculares

Foram obtidas sequências parciais dos genes mitocondriais 16S rRNA (~550 pb) e citocromo c oxidase subunidade I (COI) (~680 pb) e do nuclear histona H3 (~340 pb) de todas as espécies de *Palaemon* com ocorrência prévia para o Brasil, além de uma recentemente descrita (Carvalho *et al.*, 2014) e outra aqui registrada pela primeira vez no litoral brasileiro. *Palaemon ritteri*, do Pacífico, e *P. floridanus*, do Atlântico norte, também foram incluídas nas análises por serem filogeneticamente próximas às espécies

brasileiras, de acordo com a filogenia inferida no capítulo 1, podendo implicar na necessidade de ajustes taxonômicos que envolvam as espécies brasileiras.

Foram incluídas nas análises moleculares 36 sequências inéditas de 16S, 27 de COI e 30 de H3 (desconsiderando aquelas já utilizadas no capítulo 1). Adicionalmente foram obtidas do GenBank 17 sequências de 16S [das quais 11 foram obtidas durante a execução do presente trabalho (Carvalho *et al.*, 2014)], cinco de COI e três de H3 (Tabela 1, Figura 1).

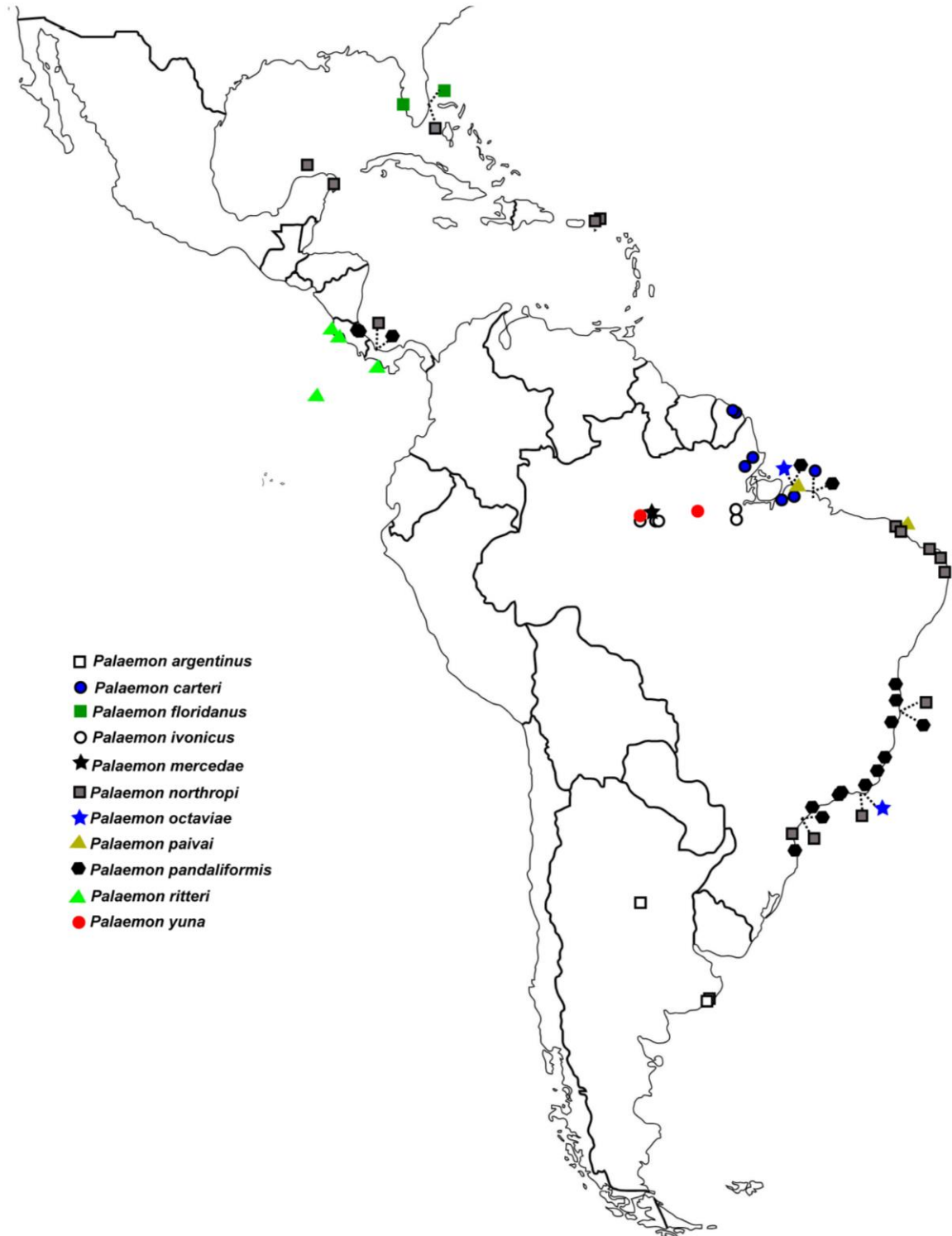


Figura 1. Distribuição das amostras por espécie usadas nas análises moleculares. Amostras oriundas do GenBank sem localidade precisa não estão incluídas no mapa.

Tabela 1. Espécimes utilizados nas análises moleculares das espécies de *Palaemon* que ocorrem no Brasil. CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Brasil; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México; INPA: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil; MPEG: Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil; MZUCR: Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica; OUMNHC-ZC: Zoological Collections of Oxford Museum of Natural History, Inglaterra; SMF: Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Alemanha; UESC: Universidade Estadual de Santa Cruz, Brasil; UFC: Universidade Federal do Ceará, Brasil; ULLZ: University of Louisiana in Lafayette, EUA. UMML: University of Miami Marine Laboratories, EUA. ID: Identificador da amostra de cada espécie. NO: sequência não obtida.

Táxon	ID	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank COI	GenBank H3	Referência (gene)
<i>Palaemon argentinus</i> (Nobili, 1901)	1	Mar del Plata, Argentina	CCDB 3312	KP178997	Pendente (Isolate 193)	KP179115	
<i>Palaemon argentinus</i> (Nobili, 1901)	2	Mar del Plata, Argentina	CCDB 3312	NO	NO	KP179192	
<i>Palaemon argentinus</i> (Nobili, 1901)	3	Mar del Plata, Argentina	CCDB 1701	HM352425	NO	NO	Pileggi & Mantelatto, 2010 (16S)
<i>Palaemon argentinus</i> (Nobili, 1901)	4	Mar del Plata, Argentina	OUMNH-ZC 2002-03-0001	JN674351	NO	JN674397	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S, H3)
<i>Palaemon argentinus</i> (Nobili, 1901)	5	Mar Chiquita, Cordova, Argentina	SMF 40685	JQ042305	NO	NO	Cuesta <i>et al.</i> , 2012 (16S)
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	1	Santa Maria do Pará, Pará, Brasil	CCDB 4339	KF923720	KP179168	KP179074	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	2	Mocambo, Belém, Pará, Brasil	MPEG 0628	KF923730	NO	NO	Carvalho <i>et al.</i> 2014 (16S)
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	3	Jequiri, Bragança, Pará, Brasil	MPEG 0787	KF923721	KP179167	KP179193	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	4	Porto Grande, Amapá, Brasil	CCDB 2755	KP179130	NO	KP179195	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	ID	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank COI	GenBank H3	Referência (gene)
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	5	Igarapé Japim, Floresta Nacional do Amapá, Brasil	MPEG 1108	KF923727	NO	KP179194	Carvalho <i>et al.</i> 2014 (16S)
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	6	Cascades Fourgassie, leste de Cayenne, Guiana Francesa	OUMNH-ZC 2013-05-0050	KP179131	NO	KP179196	
<i>Palaemon carteri</i> (Gordon, 1935)	7	Montagne des Singes, Guiana Francesa	OUMNH-ZC 2013-05-0049	KP179132	NO	KP179197	
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	1	Longboat Key, Flórida, EUA	OUMNH-ZC 2011-09-0044	KP178995	KP179169	KP179112	
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	2	Fort Pierce, Flórida, EUA	UMML 32.9620	GQ227820	NO	NO	Baeza, 2010 (16S)
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	3	Atlântico norte ocidental	-	NO	KC019177	NO	Baeza & Fuentes, 2013 (COI)
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	4	Atlântico norte ocidental	-	NO	KC019181	NO	Baeza & Fuentes, 2013 (COI)
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	5	Atlântico norte ocidental	-	NO	KC019183	NO	Baeza & Fuentes, 2013 (COI)
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	6	Atlântico norte ocidental	-	NO	KC019184	NO	Baeza & Fuentes, 2013 (COI)
<i>Palaemon floridanus</i> Chace, 1942	7	Atlântico norte ocidental	-	NO	KC019185	NO	Baeza & Fuentes, 2013 (COI)
<i>Palaemon ivonicus</i> (Holthuis, 1950)	1	Rio Solimões, próximo a Manaus, Amazonas, Brasil	CCDB 1435	KF923717	KP179171	KP179075	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)

Tabela 1. Continuação.

Táxon	ID	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank COI	GenBank H3	Referência (gene)
<i>Palaemon ivonicus</i> (Holthuis, 1950)	2	Rio Xingu, Altamira, Pará, Brasil	MPEG 0715	KF923726	KP179170	KP179198	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon ivonicus</i> (Holthuis, 1950)	3	Itacoatiara, Amazonas, Brasil	CCDB 4716	KF923729	NO	KP179200	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon ivonicus</i> (Holthuis, 1950)	4	Poranga, Itacoatiara, Amazonas, Brasil 155	CCDB 4632	KF923728	NO	KP179199	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon ivonicus</i> (Holthuis, 1950)	5	Rio Xingu, Porto de Moz, Pará, Brasil	CCDB 4867	NO	NO	KP179201	
<i>Palaemon mercedae</i> (Pereira 1986)		Rio Uatumã, Amazonas, Brasil	CCDB 4878	KP178971	KP179172	KP179079	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	1	Rio Mamanguape, Paraíba, Brasil	CCDB 4332	KF923722	KP179174	KP179113	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	2	Ilhas Virgens Britânicas	OUMNH-ZC 2003-33-0043	KP179133	KP179173	KP179202	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	3	Natal, Rio Grande do Norte, Brasil	OUMNH-ZC 2012-10-0034	KP179134	NO	NO	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	4	Taiba, Ceará, Brasil	OUMNH-ZC 2012-07-0013	KP179135	NO	NO	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	5	Areia Branca, Rio Grande do Norte, Brasil	OUMNH-ZC 2012-07-0015	KP179136	NO	NO	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	6	Solidaridad, Quintana Roo, México	CNCR 9808	KP179137	NO	KP179203	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	ID	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank COI	GenBank H3	Referência (gene)
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	7	Prado, Bahia, Brasil	CCDB 4217	KP179138	NO	NO	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	8	Fortaleza, Ceará, Brasil	CCDB 2336	KP179139	NO	NO	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	9	Guaratuba, Paraná, Brasil	CCDB 2261	KP179140	KP179175	KP179204	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	10	Ilha Comprida, São Paulo, Brasil	CCDB 713	KP179142	KP179177	KP179206	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	11	Bocas del Toro, Panamá	CCDB 364	KP179141	KP179176	KP179205	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	12	Tortola, Ilhas Virgens Britânicas	OUMNH-ZC 2002-20-0003	KP179143	NO	NO	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	13	Ilha Perez, Yucatan, México	OUMNH-ZC 2009-22-0003	KP179144	NO	NO	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	14	Lagoa de Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil	CCDB 4102	NO	NO	KP179207	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	15	Fort Pierce, Florida, EUA	ULLZ 6395	NO	NO	KP179208	
<i>Palaemon northropi</i> (Rankin, 1898)	16	Bocas del Toro, Panamá	OUMNH-ZC 2008-14-0129	NO	NO	JN674380	Ashelby <i>et. al.</i> , 2012 (H3)
<i>Palaemon octaviae</i> (Chace, 1972)	1	Lagoa de Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil	CCDB 4103	KP179002	KP179166	KP179119	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	ID	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank COI	GenBank H3	Referência (gene)
<i>Palaemon octaviae</i> (Chace, 1972)	2	Salinópolis, Pará, Brasil	CCDB 4335	KP179129	KP179165	KP179191	
<i>Palaemon paivai</i> Fausto Filho, 1967	1	São João de Pirabas, Pará, Brasil	CCDB 4334	KP179002	KP179178	KP179121	
<i>Palaemon paivai</i> Fausto Filho, 1967	2	São João de Pirabas, Pará, Brasil	CCDB 4334	KP179145	KP179179	KP179209	
<i>Palaemon paivai</i> Fausto Filho, 1967	3	Fortaleza, Ceará, Brasil	UFC 561	NO	NO	KP179210	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	1	Javala, Tortuguero, Limón, Costa Rica	MZUCR 2370-04	KP178968	KP179187	KP179072	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	2	Ilha Comprida, São Paulo, Brasil	CCDB 813	KF923713	KP179185	KP179073	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	3	Lagoa Encantada, Ilhéus, Bahia, Brasil	CCDB 3036	NO	KP179182	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	4	Salinópolis, Pará, Brasil	CCDB 4333	KP179146	KP179180	KP179211	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	5	Rio Pereque, Paraty, Rio de Janeiro, Brasil	CCDB 470	NO	KP179183	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	6	Ubatuba, São Paulo, Brasil	CCDB 3873	KP179147	NO	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	7	Rio Mucuri, Mucuri, Bahia, Brasil	UESC 799	KP179148	NO	NO	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	ID	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank COI	GenBank H3	Referência (gene)
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	8	Rio Camboriú, Camboriú, Santa Catarina, Brasil	CCDB 4392	KP179149	KP179181	KP179212	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	9	Marataízes, Espírito Santo, Brasil	CCDB 3974	KP179150	NO	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	10	Cassimiro de Abreu, Rio de Janeiro, Brasil	CCDB 4240	KP179151	NO	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	11	Rio Jucu, Vila Velha, Espírito Santo, Brasil	CCDB 4010	KP179152	NO	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	12	Prado, Bahia, Brasil	CCDB 4204	KP179153	NO	KP179213	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	13	Furo do Tairi, Bragança, Pará, Brasil	MPEG 267	KP179154	NO	KP179214	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	14	Tortuguero, Limón, Costa Rica	MZUCR 2546-01	KP179155	NO	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	15	Porto Seguro, Bahia, Brasil	CCDB 1453	KP179156	KP179184	KP179215	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	16	Bertioga, São Paulo, Brasil	CCDB 3638	KP179157	KP179186	KP179216	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	17	Rio Oeste, Panamá	OUMNH-ZC 2008-14-0021	KP179158	NO	KP179217	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	18	Rio Oeste, Panamá	OUMNH-ZC 2008-14-0018	KP179159	NO	NO	

Tabela 1. Continuação.

Táxon	ID	Localidade	Tombo em Coleção	GenBank 16S	GenBank COI	GenBank H3	Referência (gene)
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	19	Rio Oeste, Panamá	OUMNH-ZC 2008-14-0017	KP179160	NO	NO	
<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson, 1871)	20	Rio Oeste, Panamá	OUMNH-ZC 2008-14-0020	JN674341	NO	JN674364	Ashelby <i>et al.</i> , 2012 (16S, H3)
<i>Palaemon ritteri</i> Holmes, 1895	1	Baía Wafer, Puntarenas, Costa Rica	MZUCR 2396-04	KF923719	KP179188	KP179122	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon ritteri</i> Holmes, 1895	2	Isla del Coco, Costa Rica	MZUCR 2060	KP179161	NO	NO	
<i>Palaemon ritteri</i> Holmes, 1895	3	Playa Curu, Puntarenas, Costa Rica	CCDB 4227	KP179162	NO	NO	
<i>Palaemon ritteri</i> Holmes, 1895	4	Coiba, Panamá	OUMNH-ZC 2009-18-0011	KP179163	NO	KP179218	
<i>Palaemon yuna</i>	1	Praia do Tupé, Manaus, Amazonas, Brasil	CCDB 2994	KF923716	KP179189	KP179076	Carvalho <i>et al.</i> , 2014 (16S)
<i>Palaemon yuna</i>	2	Praia do Tupé, Manaus, Amazonas, Brasil	CCDB 2994	KP179164	KP179190	KP179220	
<i>Palaemon yuna</i>	3	Rio Trombetas, Pará, Brasil	INPA 1126	NO	NO	KP179219	

Os métodos de extração, amplificação dos genes 16S rRNA e H3, purificação, sequenciamento e alinhamento das sequências foram os mesmos descritos no capítulo 1.

A amplificação do gene citocromo c oxidase subunidade 1 (COI), não utilizado no primeiro capítulo, foi feita por PCR utilizando os primers LCO1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') e HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3') (Folmer *et al.*, 1994). Para um volume de 25 µl de solução para PCR foram utilizados 5 µl de betaína (5 M) (Acrós Organics), 4,5 µl de água ultrapura, 4 µl de DNTPs (5 mM), 3 µl de MgCl₂ (25 mM), 3 µl 10X Taq buffer com KCl (Thermo Scientific), 2 µl de albumina bovina 1% (Sigma), 1 µl de cada primer (10 µM), 1 µl de DNA molde ressuspendido (50 ng/ml) e 0,5 µl Taq DNA Polimerase recombinante (Thermo Scientific). A PCR foi iniciada com um período de desnaturação inicial de 3 minutos a 95 °C, seguido de 40 ciclos termais [30 s de desnaturação a 95 °C, 45 s para pareamento em temperatura variável em função da amostra (44-52 °C) e 1 min para extensão a 72 °C] e extensão final por 10 min a 72 °C.

Foram conduzidas análises por inferência Bayesiana e máxima verossimilhança para cada gene separadamente e para os três genes concatenados (separados em três partições independentes). As configurações para ambas as análises e os modelos de substituição para os genes 16S e H3 foram os mesmos descritos no capítulo 1. O modelo de substituição TIM2+Γ+I e parâmetros do modelo para o gene COI foi selecionado pelo critério de informação Bayesiano no jModeltest (versão 2.1.4) (Darriba *et al.* 2012) (Tabela 2).

Árvores consenso foram construídas no pacote Mesquite (2.75, build 566) utilizando o critério 50% majority-rule.

Tabela 2. Modelos de substituição utilizados para os genes 16S rRNA, histona H3 e citocromo c oxidase subunidade I (COI).

	16S rRNA	Histona H3	COI
Modelo	TIM2+ Γ +I	TrNef+ Γ +I	TIM2+ Γ +I
Distribuição Gama	0.6950	1.2300	1.3260
Proporção de sítios invariáveis	0.4300	0.6500	0.5590
Taxa de substituição AC	1.4813	1.0000	3.4117
Taxa de substituição AG	9.2538	2.9785	6.3376
Taxa de substituição AT	1.4813	1.0000	3.4117
Taxa de substituição CG	1.0000	1.0000	1.0000
Taxa de substituição CT	15.5732	4.6796	26.4309
Taxa de substituição GT	1.0000	1.0000	1.0000
Frequência de A	0.3316	-	0.2913
Frequência de C	0.0655	-	0.2126
Frequência de G	0.1720	-	0.1643
Frequência de T	0.4309	-	0.3319

As estimativas de tempo de divergência foram realizadas no MrBayes (versão 3.2.2) (Ronquist *et al.*, 2012) utilizando as amostras com sequências para os três genes (n = 24) em uma análise concatenada. Os modelos de substituição e parâmetros dos modelos, bem como as relações filogenéticas conhecidas a partir da filogenia do capítulo 1, foram implementadas na análise. O teste de razão de verossimilhança (LRT) foi usado para testar a hipótese nula de que as sequências evoluem sob um relógio molecular. O valor de verossimilhança para árvores com e sem um relógio molecular estrito imposto foi comparado usando o teste LRT disponível no jModeltest. Como a hipótese de um relógio molecular não pôde ser rejeitada ($P > 0,05$), foi usado um relógio molecular estrito. As taxas de substituição por milhão de anos foram amostradas a partir de distribuições normais com média 0,007 ($\pm 0,001689$) para o gene 16S, 0,02 ($\pm 0,002946$) para COI e 0,0015 ($\pm 0,000507$) para H3, assumindo que a separação entre

as espécies irmãs *P. ritteri* e *P. paivai* (*vide* capítulo 1) ocorreu há três milhões de anos, como demonstrado para outros carídeos estuarinos (Knowlton & Weigt 1998, Hurt *et al.*, 2009).

Os valores estimados do tempo de divergência são expressos em milhões de anos (Ma), seguido do intervalo de credibilidade (intervalo de 95% *highest density probability* – HDP).

Análise morfológica

Após o conhecimento da topologia obtida por dados moleculares, a morfologia externa dos espécimes sequenciados foi examinada em busca de caracteres diagnósticos para os clados terminais correspondentes a espécies com ocorrência no Brasil.

A análise das descrições das espécies de *Palaemon* registradas no Brasil foi realizada para identificar os caracteres utilizados e outros ainda não analisados e que pudessem auxiliar na separação das espécies. Foram analisados os seguintes caracteres: forma, tamanho relativo e número de dentes do rostro; projeção da margem ântero-lateral do primeiro segmento antenular; tamanho do dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular; número de segmentos antenulares; tamanho do estilocerito em relação ao primeiro segmento antenular; palpo e número de dentes do processo incisivo das mandíbulas; tamanho e posição do dente branquiostegal; forma dos dátilos e tamanho em relação à palma; tamanho relativo do carpo, mero e ísquio do segundo pereópodo; presença de projeções da porção mediana do quinto esternito torácico; forma e tamanho do apêndice masculino em relação ao apêndice interno; distribuição de cerdas do apêndice masculino; forma do telso; tamanho das cerdas espiniformes e

número de cerdas plumosas da margem distal do telso; presença e tamanho de cerda espiniforme no exópodo do urópodo.

As análises morfológicas foram realizadas predominantemente no Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP) da Universidade de São Paulo (USP), com um estereomicroscópio Zeiss Discovery.V20 com câmara clara acoplada ou, quando necessário, na coleção de origem dos lotes.

A confirmação de caracteres do apêndice masculino foi feita por microscopia eletrônica de varredura. Após a remoção do exópodo e parte do endópodo, o segundo pleópodo direito dos machos, anteriormente conservados em etanol 80%, foi desidratado por 15 min em etanol a 90% e duas etapas em etanol 100%. As amostras foram submetidas a secagem em ponto crítico em CO₂ líquido (Electron Microscopy Science 850), montadas em stubs, e receberam cobertura de ouro 24 quilates em um metalizador Denton Vacuum Desck II. As amostras foram observadas e micrografadas em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM 5410 no Laboratório de Microscopia Eletrônica da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus de Jaboticabal.

Para cada espécie é fornecida a lista de sinônimos primários, diagnose, lista de material examinado [contendo localidade, número de indivíduos analisados no lote por sexo, coletor, data de coleta e número de tombo (coletor e data de coleta estão ausentes quando essas informações não estavam disponíveis)], distribuição geográfica e considerações.

RESULTADOS

Dados moleculares

As relações filogenéticas obtidas indicam a existência de nove espécies de *Palaemon* no Brasil, desconsiderando possíveis espécies crípticas. Das nove espécies, quatro pertencem à linhagem “*Alaocaris*” e cinco à linhagem “*Palaemon*”, das quais quatro estão alocadas em *Palaemon sensu stricto* (Figuras 2-5). O tempo de divergência estimado entre as espécies de “*Alaocaris*” e “*Palaemon*” foi de 22,9 Ma (19,1 – 27,1 Ma) (Figura 6).

Linhagem “*Palaemon*”

Palaemon mercedae

Palaemon mercedae possui alta diferenciação genética em relação às demais espécies de *Palaemon s.s.* com divergência não corrigida de 0,1900 ($\pm 0,0134$) para o gene 16S, 0,2305 ($\pm 0,0169$) para o COI e 0,1294 ($\pm 0,0176$) para o H3 (Tabelas 3-5). O tempo de divergência entre *P. mercedae* e *Palaemon sensu stricto* foi de 21,3 Ma (17,5 – 25,0 Ma).

Palaemon sensu stricto

Entre as espécies de *Palaemon sensu stricto*, apenas *P. northropi* não foi recuperado como monofilético, sendo intercalado por espécimes de *P. floridanus*. O tempo de divergência entre o clado *P. northropi* + *P. floridanus* e as demais espécies de *Palaemon sensu stricto* foi estimado em 15,9 Ma (13,2 – 18,9 Ma). *Palaemon paivai* foi

recuperado como monofilético, possuindo divergência genética de 0,0290 (\pm 0,0073) no 16S, 0,1029 (\pm 0,0115) no COI e 0,0089 (\pm 0,0049) no H3 em relação à espécie irmã *P. ritteri*. Adicionalmente, foi identificada uma espécie sem registro prévio para o Brasil (*P. octaviae*) e próxima a *P. argentinus*, considerando as espécies-alvo deste trabalho. A divergência genética entre *P. octaviae* e *P. argentinus* foi de 0,1021 (\pm 0,0133) no 16S, 0,1130 (\pm 0,0128) no COI e 0,0365 (\pm 0,0103) no H3 com tempo de divergência estimado em 7,5 Ma (5,4 – 9,5 Ma).

A variabilidade intraespecífica nas espécies de *Palaemon sensu stricto* foi menor do que a encontrada nas espécies da linhagem “*Alaocaris*” (Tabela 6). Todas as espécies possuem divergência genética menor que 0,01 no 16S e COI e 0,001 no H3. O clado *P. northropi* + *P. floridanus* possui uma pequena estruturação, com divergência de 0,0096 (\pm 0,0020) no COI.

Linhagem “*Alaocaris*”

Na linhagem “*Alaocaris*”, *Palaemon carteri*, *P. ivonicus*, *P. pandaliformis* e *P. yuna* formaram grupos monofiléticos tanto na inferência Bayesiana quando no método de máxima verossimilhança para todos os genes. A menor divergência genética interespecífica não corrigida encontrada foi entre *P. ivonicus* e *P. yuna*, com média de 0,0370 (\pm 0,0085) no gene 16S, 0,0926 (\pm 0,0105) no COI e 0,0089 (\pm 0,0050) no H3. A maior divergência foi entre *P. pandaliformis* e *P. carteri* nos genes 16S e COI, com médias de 0,1354 (\pm 0,0137) e 0,1776 (\pm 0,0142), respectivamente, e entre *P. pandaliformis* e *P. yuna* no gene H3, com média de 0,0615 (\pm 0,0125). O tempo de divergência entre as espécies da linhagem “*Alaocaris*” variou de 3,13 Ma (2,37 – 4,10

Ma), entre *P. ivonicus* e *P. yuna*, a 12,20 Ma (9,98 – 14,87 Ma), entre *P. pandaliformis* e as demais espécies da linhagem.

As espécies com maior variabilidade genética intraespecífica foram *P. carteri* e *P. pandaliformis*. Em *P. carteri*, a divergência média não corrigida foi de 0,0312 (\pm 0,0053) no gene 16S, 0,0162 (\pm 0,0044) no COI (considerando apenas espécimes do Pará) e 0,0055 (\pm 0,0028) no H3. Em *P. pandaliformis*, a divergência média foi de 0,0261 (\pm 0,0045) para 16S, 0,0191 (\pm 0,0026) para COI e 0,0014 (\pm 0,0014) para H3. A variabilidade genética em *P. ivonicus* e *P. yuna* foi baixa, não atingindo 0,01 no 16S e COI e 0,001 no H3.

Dois grupos de *P. pandaliformis* foram recuperados em todas as análises: o grupo do Caribe, incluindo espécimes da Costa Rica e Panamá; e o grupo do Brasil, alocando espécimes do Pará até Santa Catarina. O tempo de divergência entre esses grupos foi estimado em 2,37 Ma (1,72 – 3,06 Ma). A presença de estruturação genética também foi observada em *P. carteri*, entre espécimes do Pará, Amapá e Guiana Francesa.

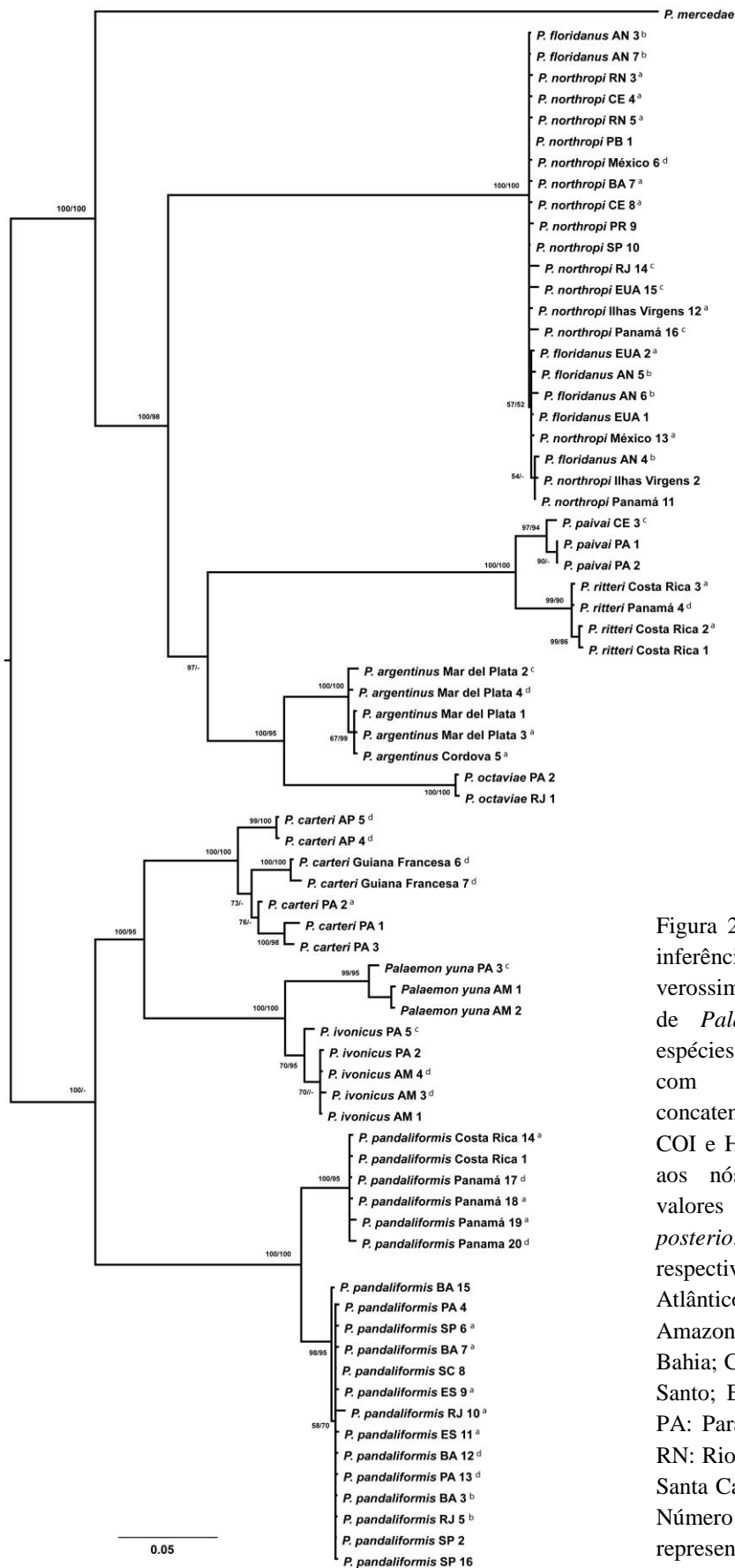


Figura 2. Árvore consenso da inferência Bayesiana e máxima verossimilhança das espécies de *Palaemon* do Brasil e espécies próximas construída com base na matriz concatenada dos genes 16S, COI e H3. Números próximos aos nós correspondem aos valores de probabilidade *a posteriori* e bootstrap, respectivamente. AN: Atlântico norte; AM: Amazonas; AP: Amapá; BA: Bahia; CE: Ceará; ES: Espírito Santo; EUA: Estados Unidos; PA: Pará; RJ: Rio de Janeiro; RN: Rio Grande do Norte; SC: Santa Catarina; SP: São Paulo. Número após localidade representa o identificador da amostra

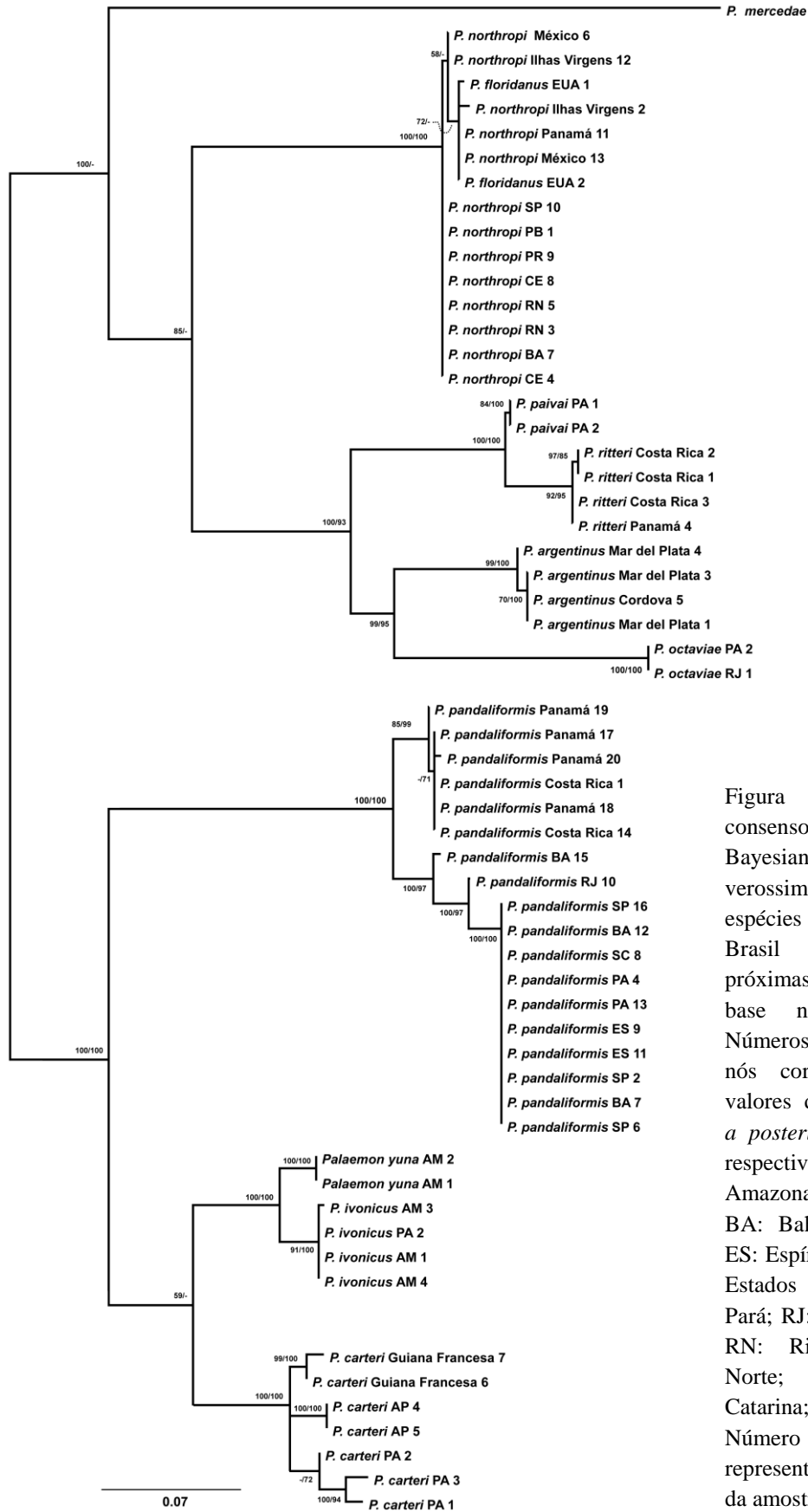


Figura 3. Árvore consenso da inferência Bayesiana e máxima verossimilhança das espécies de *Palaemon* do Brasil e espécies próximas construída com base no gene 16S. Números próximos aos nós correspondem aos valores de probabilidade *a posteriori* e bootstrap, respectivamente. AM: Amazonas; AP: Amapá; BA: Bahia; CE: Ceará; ES: Espírito Santo; EUA: Estados Unidos; PA: Pará; RJ: Rio de Janeiro; RN: Rio Grande do Norte; SC: Santa Catarina; SP: São Paulo. Número após localidade representa o identificador da amostra

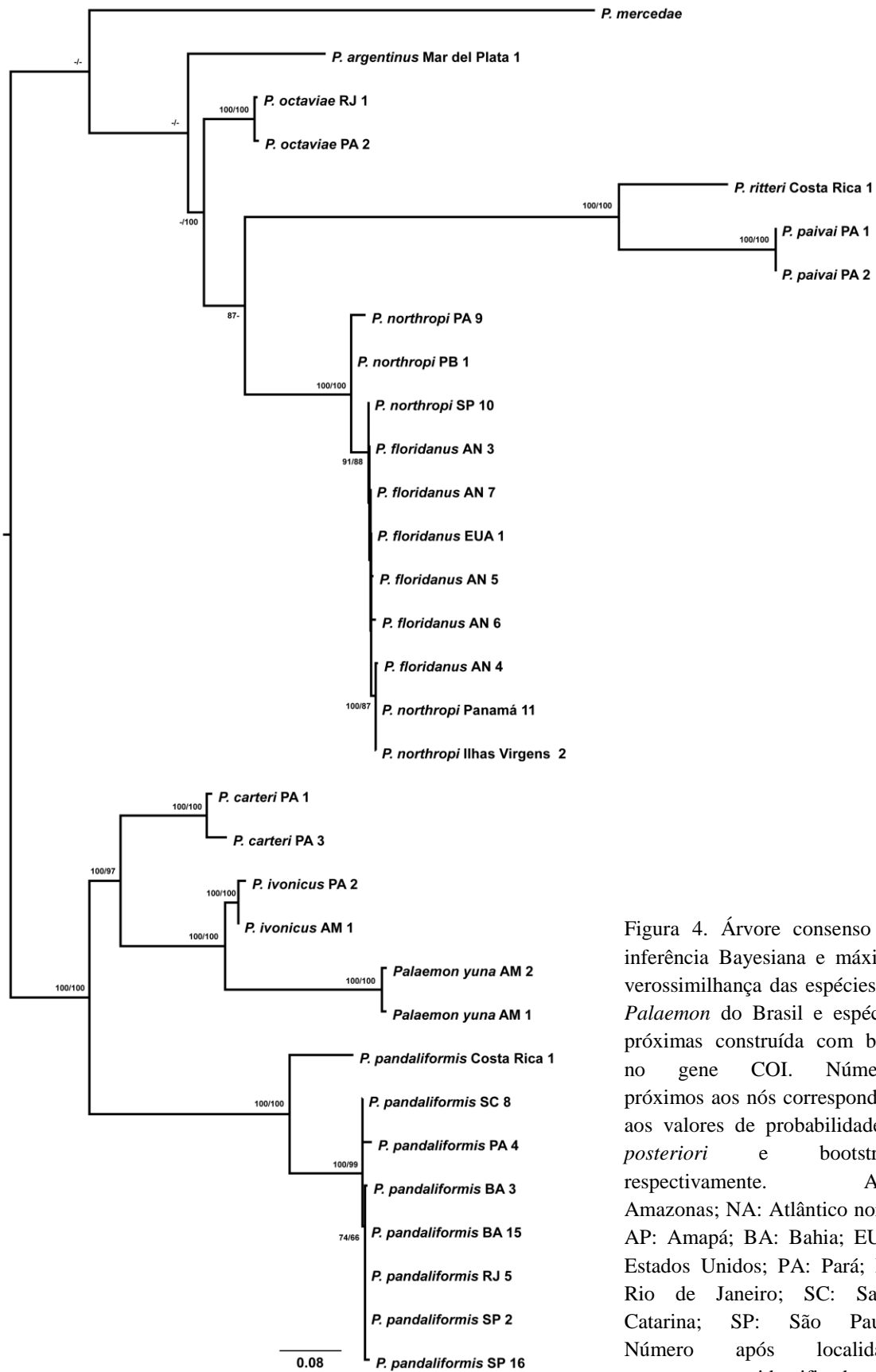


Figura 4. Árvore consenso da inferência Bayesiana e máxima verossimilhança das espécies de *Palaemon* do Brasil e espécies próximas construída com base no gene COI. Números próximos aos nós correspondem aos valores de probabilidade *a posteriori* e bootstrap, respectivamente. AM: Amazonas; NA: Atlântico norte; AP: Amapá; BA: Bahia; EUA: Estados Unidos; PA: Pará; RJ: Rio de Janeiro; SC: Santa Catarina; SP: São Paulo. Número após localidade representa o identificador da amostra

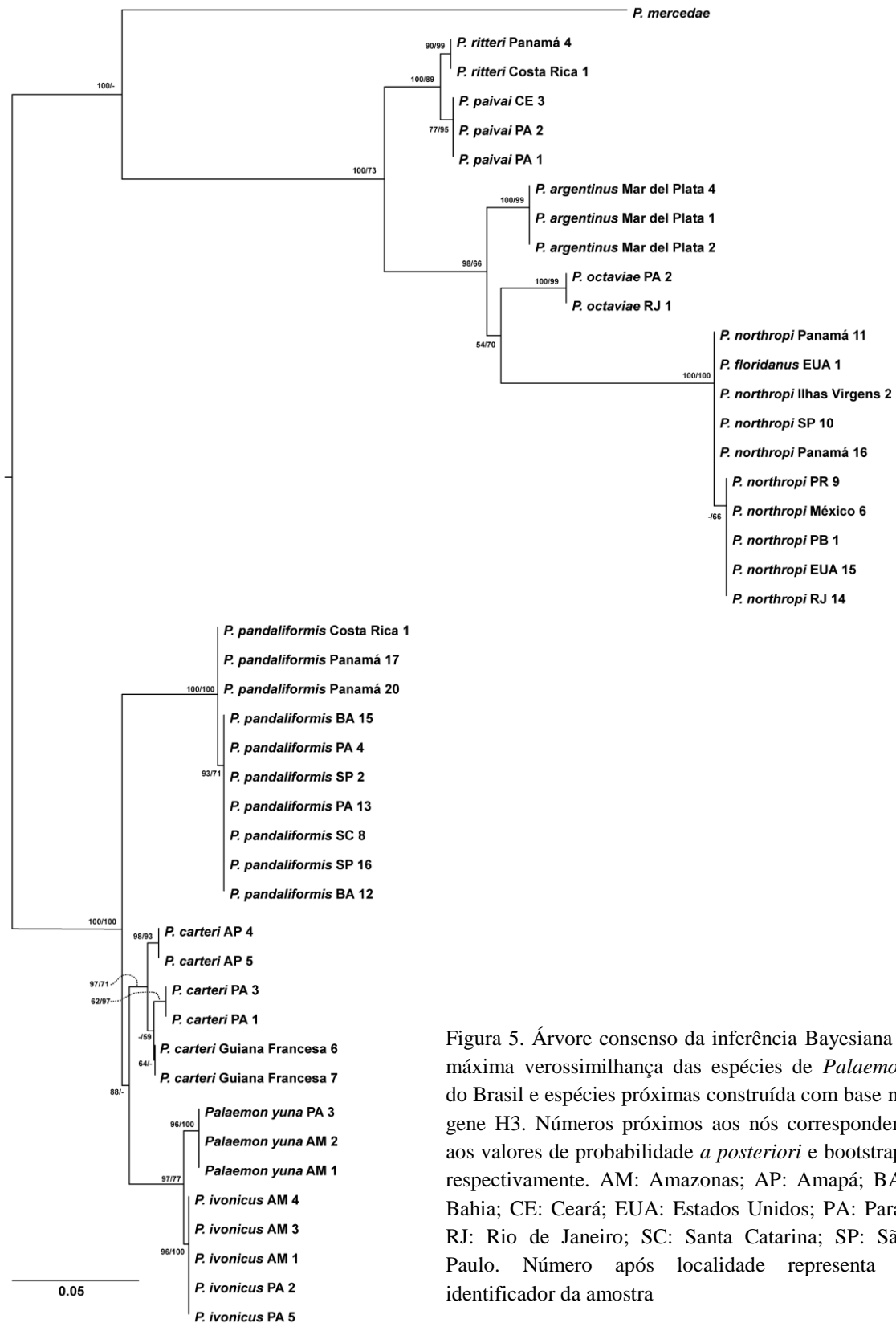


Figura 5. Árvore consenso da inferência Bayesiana e máxima verossimilhança das espécies de *Palaemon* do Brasil e espécies próximas construída com base no gene H3. Números próximos aos nós correspondem aos valores de probabilidade *a posteriori* e bootstrap, respectivamente. AM: Amazonas; AP: Amapá; BA: Bahia; CE: Ceará; EUA: Estados Unidos; PA: Pará; RJ: Rio de Janeiro; SC: Santa Catarina; SP: São Paulo. Número após localidade representa o identificador da amostra

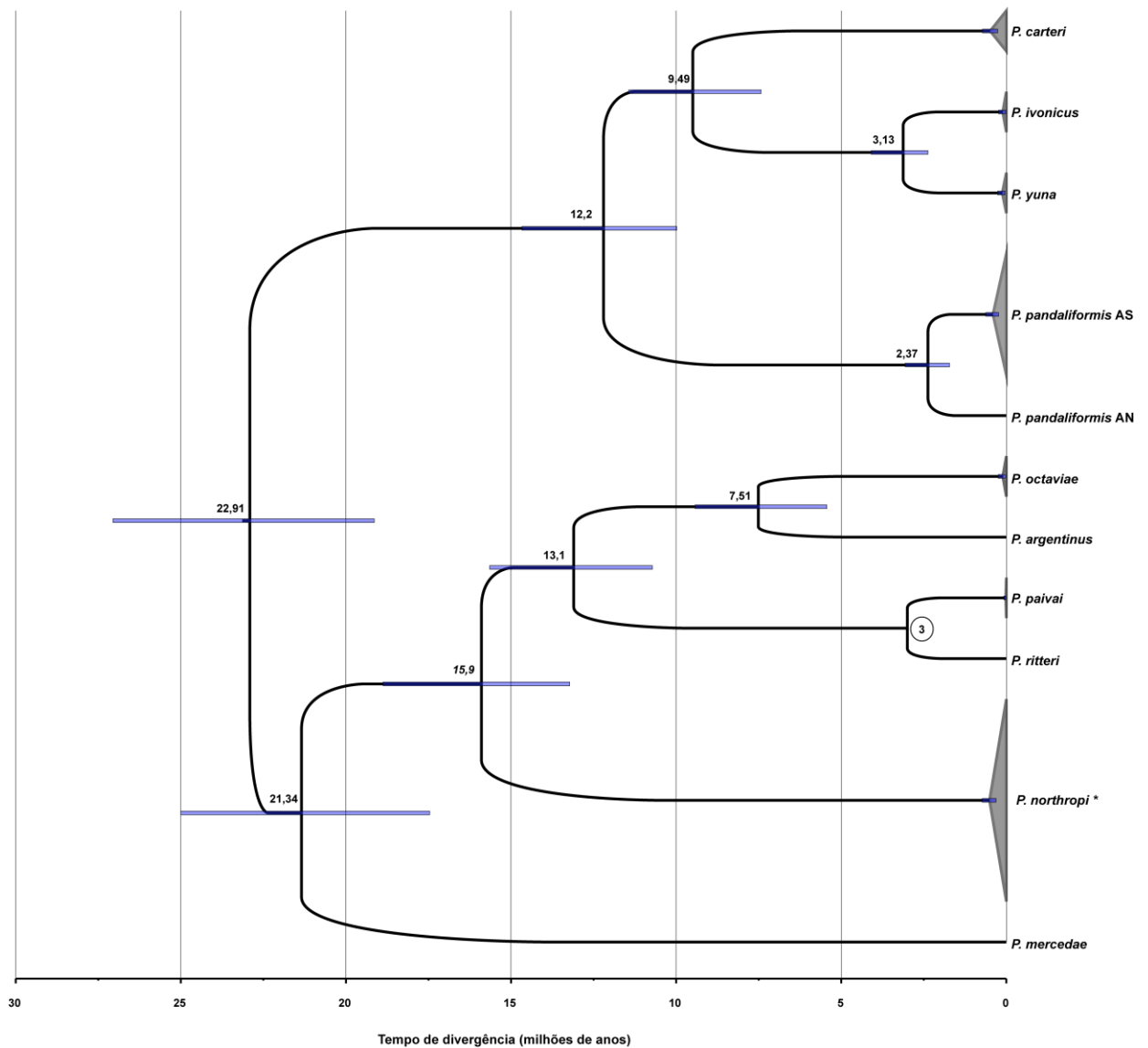


Figura 6. Estimativa do tempo de divergência entre as espécies de *Palaemon* com ocorrência no Brasil. Inferência Bayesiana com base em uma matriz concatenada dos genes 16S, COI e H3, considerando a divergência entre *P. paivai* e *P. ritteri* em 3 Ma. Apenas amostras com sequências para os três genes foram incluídas. Números próximos aos nós indicam o tempo de divergência entre as linhagens (mediana). Barras indicam o intervalo de 95% de credibilidade (HDP 95%). * Inclui espécimes de *P. floridanus*. AN: Atlântico norte; AS: Atlântico sul.

Tabela 3. Valores médios (inferior esquerdo) e erro padrão (superior direito) de divergência genética interespecífica não corrigida (distância p) do gene 16S rRNA das espécies de *Palaemon* analisadas. * Inclui espécimes de *P. floridanus*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 <i>P. argentinus</i>		0,0160	0,0166	0,0169	0,0155	0,0142	0,0168	0,0144	0,0175	0,0133
2 <i>P. carteri</i>	0,1850		0,0125	0,0164	0,0158	0,0163	0,0137	0,0158	0,0137	0,0175
3 <i>P. ivonicus</i>	0,1876	0,1130		0,0159	0,0159	0,0166	0,0131	0,0163	0,0085	0,0183
4 <i>P. mercedae</i>	0,1840	0,1966	0,1750		0,0163	0,0164	0,0167	0,0159	0,0168	0,0184
5 <i>P. northropi</i> *	0,1717	0,1935	0,1858	0,1917		0,0168	0,0167	0,0163	0,0169	0,0171
6 <i>P. paivai</i>	0,1269	0,1892	0,1839	0,1859	0,1707		0,0166	0,0073	0,0172	0,0160
7 <i>P. pandaliformis</i>	0,2085	0,1354	0,1228	0,2038	0,2025	0,1946		0,0164	0,0136	0,0173
8 <i>P. ritteri</i>	0,1298	0,1864	0,1795	0,1841	0,1660	0,0290	0,1928		0,0170	0,0163
9 <i>Palaemon yuna</i>	0,2019	0,1290	0,0370	0,1898	0,2030	0,1993	0,1290	0,1972		0,0182
10 <i>P. octaviae</i>	0,1021	0,1905	0,1939	0,2056	0,1700	0,1389	0,1973	0,1438	0,1941	

Tabela 4. Valores médios (inferior esquerdo) e erro padrão (superior direito) de divergência genética interespecífica não corrigida (distância p) do gene citocromo c oxidase subunidade I das espécies de *Palaemon* analisadas. * Inclui espécimes de *P. floridanus*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 <i>P. argentinus</i>		0,0156	0,0146	0,0156	0,0160	0,0154	0,0152	0,0162	0,0148	0,0128
2 <i>P. carteri</i>	0,1941		0,0127	0,0146	0,0144	0,0150	0,0142	0,0152	0,0123	0,0143
3 <i>P. ivonicus</i>	0,1489	0,1584		0,0141	0,0147	0,0153	0,0136	0,0154	0,0105	0,0137
4 <i>P. mercedae</i>	0,1921	0,2046	0,1800		0,0142	0,0151	0,0148	0,0142	0,0146	0,0144
5 <i>P. northropi</i> *	0,1897	0,2131	0,2034	0,2009		0,0153	0,0145	0,0141	0,0140	0,0132
6 <i>P. paivai</i>	0,1813	0,2215	0,2143	0,1941	0,2056		0,0153	0,0115	0,0150	0,0139
7 <i>P. pandaliformis</i>	0,1764	0,1776	0,1614	0,2070	0,1952	0,2166		0,0146	0,0138	0,0141
8 <i>P. ritteri</i>	0,1867	0,2119	0,2091	0,1897	0,1961	0,1029	0,1991		0,0145	0,0140
9 <i>Palaemon yuna</i>	0,1679	0,1626	0,0926	0,1846	0,1996	0,2103	0,1669	0,2074		0,0142
10 <i>P. octaviae</i>	0,1130	0,2042	0,1695	0,1899	0,1770	0,1794	0,1735	0,1720	0,1914	

Tabela 5. Valores médios (inferior esquerdo) e erro padrão (superior direito) de divergência genética interespecífica não corrigida (distância p) do gene histona H3 das espécies de *Palaemon* analisadas. * Inclui espécimes de *P. floridanus*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 <i>P. argentinus</i>		0,0181	0,0184	0,0180	0,0130	0,0127	0,0185	0,0123	0,0183	0,0103
2 <i>P. carteri</i>	0,1341		0,0076	0,0190	0,0186	0,0168	0,0116	0,0173	0,0081	0,0182
3 <i>P. ivonicus</i>	0,1375	0,0232		0,0186	0,0188	0,0168	0,0122	0,0173	0,0050	0,0188
4 <i>P. mercedae</i>	0,1195	0,1371	0,1361		0,0194	0,0180	0,0192	0,0178	0,0183	0,0185
5 <i>P. northropi</i> *	0,0675	0,1373	0,1412	0,1352		0,0135	0,0183	0,0137	0,0185	0,0122
6 <i>P. paivai</i>	0,0628	0,1145	0,1124	0,1272	0,0728		0,0175	0,0049	0,0172	0,0134
7 <i>P. pandaliformis</i>	0,1339	0,0521	0,0585	0,1387	0,1318	0,1238		0,0180	0,0125	0,0188
8 <i>P. ritteri</i>	0,0598	0,1233	0,1213	0,1213	0,0758	0,0089	0,1327		0,0176	0,0129
9 <i>Palaemon yuna</i>	0,1345	0,0261	0,0089	0,1331	0,1352	0,1183	0,0615	0,1272		0,0185
10 <i>P. octaviae</i>	0,0365	0,1272	0,1372	0,1267	0,0545	0,0664	0,1352	0,0634	0,1342	

Tabela 6. Valores médios e erro padrão de divergência genética intraespecífica não corrigida (distância p) dos genes 16S rRNA, citocromo c oxidase subunidade 1 e histona H3 das espécies de *Palaemon* analisadas. * Inclui espécimes de *P. floridanus*.

	16S		COI		H3	
	Média	Erro Padrão	Média	Erro Padrão	Média	Erro Padrão
<i>P. argentinus</i>	0,0038	0,0021	-	-	0,0000	0,0000
<i>P. carteri</i>	0,0312	0,0053	0,0162	0,0044	0,0055	0,0028
<i>P. ivonicus</i>	0,0010	0,0009	0,0046	0,0026	0,0000	0,0000
<i>P. mercedae</i>	-	-	-	-	-	-
<i>P. northropi</i> *	0,0036	0,0017	0,0096	0,0020	0,0007	0,0006
<i>P. paivai</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>P. pandaliformis</i>	0,0261	0,0045	0,0191	0,0026	0,0014	0,0014
<i>P. ritteri</i>	0,0025	0,0018	-	-	0,0000	0,0000
<i>Palaemon yuna</i>	0,0000	0,0000	0,0059	0,0027	0,0000	0,0000
<i>P. octaviae</i>	0,0000	0,0000	0,0045	0,0025	0,0000	0,0000

Dados morfológicos

Caridea Dana, 1852

Palaemonoidea Rafinesque, 1815

Palaemonidae Rafinesque, 1815

Palaemoninae Rafinesque, 1815

***Palaemon* Weber, 1795**

***Palaemon argentinus* (Nobili, 1901)**

Figuras 7a-f, 14c-d.

Leander brasiliensis Ortmann, 1890: 524; prancha 37, fig. 16.

Palaemonetes argentinus Nobili, 1901: 3.

Diagnose. Rostro reto, ultrapassa o pedúnculo antenular e atinge ou ultrapassa levemente a extremidade distal do escafocerito; 6 a 10 dentes na margem dorsal, sem dente apical; 2 ou 3 dentes na margem ventral. Mandíbula sem palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 4 dentes. Dente branquiostegal próximo à sutura branquiostegal e localizado na margem anterior da carapaça. Flagelos antenulares com 8 a 12 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atinge a metade do comprimento do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular atinge aproximadamente a margem distal da projeção. Estilocerito atinge aproximadamente o meio do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo

pereópodo aproximadamente tão longo quanto a quela. Projeção mediana aguda no quinto esternito torácico de machos adultos presente. Apêndice masculino delgado e levemente curvado, até 1,6 vez o comprimento do apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende por quase todo o comprimento do apêndice; presença de cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 1 par de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno aproximadamente 2,8 vezes mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Síntipos. Argentina. Buenos Aires. Buenos Aires, 4 ♂ 1?, C Berg, 1900; rio Tigre, 10 ind., col. Silvestri, 1901; rio da Prata, 1 ♂ 3 ♀ ov., col. Silvestri, 1901. Não há informação de tombo. Segundo Holthuis (1952), a série-tipo está depositada no Museo di Zoologia e Anatomia Comparata, Università degli Studi di Torino, Turim, Itália. Material não examinado.

Material examinado. Brasil. Rio Grande do Sul. Lagoa dos Patos, 4 ♂ 5 ♀ (MNRJ 15346); lagoa dos Quadros, 5 ♂ 6 ♀ col. H. Kleerekoper, 6/1941 (USNM 81801); rio Grande, Taim 2 ♂ 2 ♀, col. Backup, 5/7/1976 (MNRJ 1074); sem localidade específica, 2 ♂ 3 ♀ 2 ♀ ov., col. H. Kleerekoper (USNM 81804); Osório, 2 ♂ (MNRJ 1075); lagoa dos Patos, saco do Arraial, 3 ♂ 2 ♀ (MNRJ 4406). **Uruguai. Tacuarembó.** Rio Negro, afluente do rio Tacuarembó, 10 ♂ 10 ♀, col. LR Malabarba *et al.*, 28/8/2005 (UFRGS 4168). **Argentina. Buenos Aires.** Chascomus, 4 ♂ 4 ♀ (MNRJ 1076); Mar del Plata, Cobo, arroyo Vivirata, Autovia 2, Km 376, 3 ♂ 3 ♀, col. FL Mantelatto *et al.*, 26/8/2008 (CCDB 3312); Laguna Punta Mogotes, 4 ♂ 4 ♀, col. FL Mantelatto & MA Scelzo, 6/10/2005 (CCDB 1701).

Distribuição. Atlântico sul ocidental. Bacias costeiras de Santa Catarina (Brasil) (Melo, 2003) à província de Buenos Aires (Argentina) e bacia do rio da Prata.

Considerações. Espécie encontrada em ambientes dulcícolas, estuarinos e marinhos de baixo hidrodinamismo. Ovos pequenos e numerosos. São encontradas variações em alguns espécimes do Brasil e Uruguai, que podem não possuir a projeção mediana aguda do quinto esternito torácico, redução no número de dentes ventrais do rostro e ausência de cerdas adicionais do terço proximal do apêndice masculino. Tais variações são encontradas principalmente em indivíduos de porte menor.

***Palaemon carteri* (Gordon, 1935)**

Figuras 7g-l, 13a-b.

Palaemonetes carteri Gordon, 1935: 324; fig. 12.

Diagnose. Rostro delgado, curvado para cima na parte distal, atinge ou ultrapassa levemente a extremidade distal do escafocerito; 6 a 10 dentes da margem dorsal, 1 ou 2 dentes subapicais; 3 a 7 dentes na margem ventral, geralmente 4 ou mais. Mandíbula sem palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 3 dentes. Dente branquiostegal afastado da sutura branquiostegal e posicionado discretamente atrás da margem da carapaça. Flagelos antenulares com 4 a 8 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular geralmente atinge pouco mais de 2/3 do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular atinge ou ultrapassa a metade da projeção. Estilocerito não atinge a metade do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo pereópodo mais longo do que a quela. Projeção mediana

aguda no quinto esternito torácico de machos ausente. Apêndice masculino delgado e reto, até 1,3 vez o comprimento do apêndice interno; cerdas presentes principalmente no ápice do apêndice masculino, com cerdas esparsas eventualmente presentes até a metade distal da face anterior; ausência de cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 1 par cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Holótipo. Guiana. Rio Cuyuni, ♂, col. GS Carter (NHM 1935.5.20.19). **Parátipos.** Mesmos dados do holótipo, 7 ♂ 3 ♀ 1 ♀ov. 1 juvenil (NHM 1935.5.20.20-29); Mazaruni, Karow Creek, 2 milhas NE do conjunto penal, 1 ♂ (NHM 1935.5.20.20-29); rio Cuyuni, 1 ♀ov. (NHM 1935.5.20.20-29); Cuyuni, floresta alagada, 1 ♂ (NHM 1935.5.20.20-29).

Material adicional examinado. Guiana Francesa. Cascades Fourgassie, leste de Cayenne, 6 ♀ 2 ♀ 10 ♀ov., col. O Helke, 2012 (OUMNH-ZC 2013-05-0050); Crique Blanche, entre Cayenne e Regina, 2 ♀ 5 ♀ 5 ♀ov., col. O Helke, 2012 (OUMNH-ZC 2013-05-0051). **Suriname.** Nickerie. Lower Naui Kreek, sul de Niew, 10 ♂ 10 ♀, col. DC Geijskes, 18/3/1971 (INPA 176). **Brasil.** Amapá. Floresta Nacional do Amapá, igarapé Japim, 5 ♂ 5 ♀, col. CRM Santos & JEM Nanzelor, 27/10/2009 (MPEG 1108); Porto Grande, Floresta Nacional do Amapá, afluente do rio Araguari, 1 ♂ 4 ♀, col. CRM Santos, 28/10/2009 (CCDB 2755); Macapá, igarapé na residência do Sr. Marcondes, 1 ♂ 4 ♀ov., col. J Cunha, 6/3/2005 (MZUSP 17676). Pará. Barcarena, Vila do Conde, 5 ♂ 2 ♀ 3 ♀ov., col. B Mascarenhas, 23/3/2002 (MPEG 739); Belém, Mocambo, 5 ♂ 5 ♀ov., col. FR Pimentel & R Maia, 9/1/1998 (MPEG 528); Belém, reserva Mocambo, 4 ♂ 6 ♀, col. FR Pimentel & J Dias, 18/6/1999 (MPEG 628); Bragança, Jequeri, sítio Anacuã, 7 ♂ 9 ♀, 23/10/2002 (MPEG 787); Ilha de Marajó,

cachoeira do Arari, 1 ♀, col. J Cunha & J Zuanon, 16/5/2008 (MZUSP 22753); Castanhal, 1 ♀ov., col. FL Carvalho *et al.*, 14/11/2012 (CCDB 4338); Ilha de Marajó, cachoeira do Arari, rio Arari, igarapé Popudas, 1 ♂ 1 ♀, col. J Cunha & J Zuanon, 17/5/2006 (MZUSP 23224); laranjal do Jari, igarapé Arapiranga, 2 ♀ 1 ♀ov., col. Moreira *et al.*, 26/3/2008 (MZUSP 23225); Melgaço, Floresta Nacional de Caxiuanã, 5 ♂ 4 ♀, 8/11/1999 (MPEG 717); Santa Maria do Pará, 3 juvenis, col. FL Carvalho *et al.*, 15/11/2012 (CCDB 4339); Tucuruí, bacia do rio Tocantins, igarapé Santos, 2 ♀, col. W Zuink & LCF Alvarenga, 13/7/2012 (MNRJ 23382).

Distribuição. América do Sul: Amazônia oriental e bacias costeiras do norte da América do Sul.

Considerações. Encontrada em ambientes de baixo hidrodinamismo, associada a serapilheira, macrófitas e vegetação marginal. Ovos grandes e pouco numerosos. Espécie muito similar a *Palaemon ivonicus* e *P. yuna*. Possuem de 4 a 6 dentes rostrais ventrais com mais frequência. O apêndice masculino, mais delgado e com tamanho similar ao apêndice interno, pode ser usado para auxiliar principalmente na distinção em relação a *P. ivonicus*. Há registros da espécie também para o México (Felder *et al.*, 2009). Entretanto, os mesmos são duvidosos uma vez que as observações associadas a esse registro não condizem com o ambiente onde essa espécie é encontrada. Nenhum outro registro ao norte da Venezuela foi publicado.

***Palaemon ivonicus* (Holthuis, 1950)**

Figuras 8a-f, 12e-f.

Palaemonetes ivonicus Holthuis, 1950: 98.

Diagnose. Rostro reto ou levemente curvado para cima na parte distal, não ultrapassa a extremidade distal do escafocerito; 6 a 10 dentes da margem dorsal, 1 ou 2 dentes subapicais; 1 a 4 dentes na margem ventral dispostos na metade distal do rosto, geralmente 2 ou 3. Mandíbula sem palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 3 dentes. Dente branquiostegal afastado da sutura branquiostegal e posicionado discretamente atrás da margem da carapaça. Flagelos antenulares com 3 a 7 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular atinge, geralmente ultrapassa, o final do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular quase atinge ou ultrapassa o primeiro terço da projeção, mas não atinge a metade desta. Estilocerito não atinge o meio do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo pereópodo mais longo do que a quela. Projeção mediana aguda no quinto esternito torácico de machos ausente. Apêndice masculino delgado e reto ou levemente curvado, até 1,6 vez o comprimento do apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende a partir do ápice até pouco mais da metade do apêndice; sem cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 1 par de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Holótipo. Bolívia. Ivon. Rio Beni, norte da Bolívia, ♀ (CC 7,5 mm), col. HH Mann (USNM 85234). **Parátipo.** Mesmos dados do holótipo, ♀ (CC 6,6 mm) (USNM 85234).

Material adicional examinado. Brasil. Acre. Bujari, igarapé Mapinguari, 2 ♂ 18 ♀, col. LR Malabarba *et al.*, 8/8/2001 (UFRGS 3179). Amazonas. Itacoatiara, canal Irandiba, 3 ♂, col. GY Hattori, 1/4/2008 (CCDB 2753); Itacoatiara, igarapé Aeroporto, 2 ♂ 18 ♀ (CCDB 4725); Itacoatiara, Poranga, 7 ♂ 23 ♀ (CCDB 4632); Itacoatiara, 3 ♂ 15 ♀ (CCDB 4716); rio Madeira, col. Borba, 1 ♂ 9 ♀ (MNRJ 1078); rio Solimões, igarapé do Xiboreno, 1 ♂ 1 ♀, col. FL Carvalho & EA Souza-Carvalho, 28/1/2012 (CCDB 1435); rio Solimões, lago Janauacá, 1 ♀ov., col. J Donnath, 18/3/1978 (MZUSP 8183); rio Solimões, lago do Jacaré, 2 ♀, col. H Reichardt, 9/1984 (MZUSP 6405); Tefé, igarapé da Aeronáutica, 12 ♂ 8 ♀, col. JO Chaves, 21/3/1979 (INPA 128); Tefé, igarapé da Aeronáutica, 7 ♂ 4 ♀ 9 ♀ov., 21/3/1973 (USNM 1101390). Pará. Almeirim, rio Arraiolos, pesqueiro São Paulo, 7 ♂ 5 ♀, col. J Carvalho Júnior, 26/7/2000 (MPEG 689); Altamira, rio Xingu, 4 ♀, col. RM Sousa & Dionísio, 18/12/2000 (MPEG 715); Porto de Moz, rio Xingu, 1 ♂ 1 ♀ov., col. R Robles *et al.*, 25/9/2013 (CCDB 4867); rio Tapajós, próximo da boca do rio Cupari, a jusante de Itaiatuba, 1 ♀, col. C Magalhães & LH Py-Daniel, 27/10/1991 (INPA 1176); Santarém, igarapé do Juá, 2 ♀, col. LM Sousa & JL Birindelli, 13/11/2006 (MZUSP 28358). Rondônia. Rio Guaporé, 1 ♂ 2 ♀, col. JC Malta (INPA 326). Mato Grosso. Acorizal, 17 ♂ 6 ♀, col. Sebastiana, 28/8/1987 (MNRJ 1151); Acorizal, 9 ♂ 5 ♀ 4 juvenis, col. Sebastiana, 8/1987 (MNRJ 1153); baía do Pio, Pantanal, 5 ♂ 15 juvenis, col. Sebastiana, 8/1987 (MNRJ 1152); Poconé, baía do Pio, 14 ♂ 33 ♀ 19 juvenis, col. VA Araújo, 28/4/1985 (INPA 328). Mato Grosso do Sul. Rio Negro, córrego Anhumas, 9 ♂ 11 ♀, col. C Magalhães *et al.*, 28/8/1998 (CCDB 4667). **Peru.** Loreto. Lago Urocococha, rio Amazonas, 10 ♂ 5 ♀, col. C Garcia, 10/1/1999 (INPA 883); Quistococha, rio Itaya, 12 ♂ 7 ♀ov., col. C Garcia, 13/7/1998 (INPA 882).

Distribuição. América do Sul: bacia do rio Amazonas (central e ocidental), bacia do rio Orinoco e bacia do alto rio Paraguai/baixo Paraná.

Considerações. Na bacia amazônica a espécie é encontrada em ambientes de água branca e clara com baixo hidrodinamismo, associada a serapilheira e vegetação marginal. Espécie muito similar a *Palaemon carteri* e *P. yuna*. O comprimento da projeção da margem anterior e o tamanho do dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular também apresentam variação, algumas vezes assemelhando-se ao encontrado em *Palaemon carteri* e *P. yuna*. O apêndice masculino, que é mais robusto e comprido em relação ao apêndice interno, pode ser útil na distinção em relação a essas espécies. Há registro da espécie para Minas Gerais (Melo, 2003). Entretanto, não foi possível localizar nenhum lote desta espécie proveniente de Minas Gerais em nenhuma das coleções científicas visitadas. A espécie também não foi capturada nas expedições de coleta realizadas pelos membros do Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos no estado, por ocasião de um amplo projeto de levantamento das espécies de decápodes de Minas Gerais (G.B. Jacobucci, dados não publicados).

***Palaemon mercedae* (Pereira, 1986)**

Figuras 8g-l, 13c.

Palaemonetes (Palaemonetes) mercedae Pereira, 1986: 209; fig. 13.

Diagnose. Rostro delgado levemente inclinado para baixo, reto ou com região distal sutilmente curvada para cima, alcança ou ultrapassa levemente a base do dente ântero-lateral do escafocerito; 6 a 8 dentes da margem dorsal, até 1 dente subapical; 2 ou 3

dentos na margem ventral dispostos na metade distal do rosto. Mandíbula sem palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 3 dentes. Dente branquiostegal afastado da sutura branquiostegal e da margem da carapaça. Flagelos antenulares com 2 a 4 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atinge o meio do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular ultrapassa a margem distal da projeção. Estilocerito atinge ou ultrapassa o primeiro terço do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo pereópodo mais curto ou tão longo quanto a quela. Projeção mediana no quinto esternito torácico de machos presente como uma carena longitudinal. Apêndice masculino reto e robusto; um pouco mais longo que o apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende por quase todo o comprimento do apêndice; sem cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 4 a 9 pares de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes curtos na margem distal que não ultrapassam o ápice do telso.

Série tipo. *Holótipo.* **Venezuela.** Amazonas. Chamuxina, rio Atabapo, 3° 20' N - 67° 29' O, ♂, (MBUCV XI1782). *Parátipos.* Mesmos dados do holótipo, 1 ♂ 1 ♀, (XI1782B). Material não examinado.

Material examinado. **Venezuela.** Amazonas. Rio Negro, 2 Km de San Carlos de Rio Negro, 4 ♂ 8 ♀, col. J Fernandez, 4/12/1984 (USMN 228317); rio Negro, a montante de Santa Lucia, 6 ♂ 1 ♀, col. RP Vari, 6/12/1984 (USMN 228318). **Brasil.** Amazonas. Igarapé do rio Uatumã, próximo à cachoeira do Miriti, 5 ♂ 5 ♀, col. C Magalhães, 13-14/7/1985 (INPA 345); bacia do rio Uatumã, igarapé próximos à usina hidrelétrica de Balbina, 2 ♂ 2 ♀, col. C Magalhães *et al.*, 22-24/9/1985 (INPA 451); Parque Nacional do Jaú, igarapé Sibá, 1 ♂, col. A Kemenes, 11/12/1998 (MZUSP 17315); Parque Nacional do Jaú, igarapé Sibá, 1 ♂, col. A Kemenes, 11/12/1998 (MZUSP 17316);

Presidente Figueiredo, Vila Balbina, afluente da margem esquerda do rio Uatumã, 4 ♂ 7 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 15/10/2013 (CCDB 4878).

Distribuição. América do Sul: bacia do rio Amazonas (central – região do escudo das Guianas) e bacia do rio Orinoco.

Considerações. Na bacia amazônica a espécie é encontrada em igarapés de água preta e baixo hidrodinamismo, associada a serapilheira e macrófitas. Ovos grandes e baixa fecundidade. Os lotes USMN 228317 e 228318 estão depositados como parátipos. Entretanto, Pereira (1986) designou apenas os lotes MBUCV XI1782 (holótipo) e MBUCV XI1782B (dois parátipos) como série-tipo, mencionando os lotes USMN 228317 e 228318 como material adicional.

***Palaemon northropi* (Rankin, 1898)**

Figuras 9a-f, 13g-h.

Leander northropi Rankin, 1898:245; prancha 30, fig. 4.

Palaemon brachylabis Rathbun, 1900:154; prancha 8, fig. 10.

Diagnose. Rostro curvado para cima em seu terço distal, ultrapassa a extremidade distal do escafocerito; margem ventral arqueada; de 9 a 12 dentes na margem dorsal, até 2 dentes apicais, raramente sem dente apical; 2 a 5 dentes na margem ventral, geralmente 3. Mandíbula com palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 4 dentes. Dente branquiostegal próximo à sutura branquiostegal e localizado na margem anterior da carapaça. Flagelos antenulares com 8 a 19 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral não ultrapassa a metade do comprimento do segundo segmento antenular; dente

ântero-lateral do primeiro segmento antenular ultrapassa a projeção. Estilocerito atinge aproximadamente o meio do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo pereópodo com comprimento de 0,8 a 1 vez o comprimento da quela. Projeção mediana aguda no quinto esternito torácico de machos ausente. Apêndice masculino delgado e levemente curvado; até 1,3 vez o comprimento do apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende a partir do ápice até pouco mais de dois terços do apêndice; sem cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 1 par de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Holótipo. A série tipo é proveniente de Nassau, New Providence, Bahamas. A espécie foi descrita a partir de um único exemplar e não há citação de onde o holótipo foi depositado.

Material examinado. Bermuda. Agave, 3 ♂ 1 ♀, col. T Iliffe, 8/5/1982 (USNM 250783); ilha Long Bird, 5 ♂ 12 ♀ ov., col. F Chace, 19/6/1936 (MCZ 9274); ilha Sant George, 5 ♂ 5 ♀ 5 ♀ ov., col. F Chace, 6/1936 (MCZ 9201); ilha Sant George, 1 ♂, col. Burkenroad, 19/3/1936 (MCZ 9292). **EUA. Flórida.** Fort Pierce, 1 ind., col. DL Felder *et al.*, 26/7/2005 (ULLZ 6395); Dry Tortugas, 3 ♂ 7 ♀ 1 ♀ ov., col. Pearse & Schmitt, 28/6/1931 (USNM 84816). **Cuba.** Cabo de San Antonio, 9 ♂ 10 ♀ 2 ♀ ov., col. J Barrera, 5/1914 (USNM 48588). **México. Quintana Roo.** Baía Ascencion. 2 ♂ 10 ♀ ov., col. Smithsonian-Bredin, 13/4/1960 (USNM 135522); Solidariedad, 1 ♂ 1 ♀, 26/6/1988 (CNCR 9808); Ilha Perez, recife Alacranes, 1 ♀, col. N Simões, 12/6/2008 (OUMNH-ZC 2009-22-0003). **Porto Rico.** Baía Boqueron, 4 ♂ 5 ♀ 1 ♀ ov., col. Steamer Fish Hawk, 27/1/1899 (USNM 24648). **Ilhas Virgens Britânicas.** Tortola, baía Paraquita, 1 ♂ 1 ♀, col. A Morris, 1/6/2002 (OUMNH-ZC 2002-20-0003). **Panamá. Bocas del**

Toro, ilha Colón 2 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col. FL Mantelatto, 1/8/2011 (CCDB 364); ilha Colón, 1 ♀, col. C Ashelby, 8/8/2008 (OUMNH-ZC 2008-14-0129). **Venezuela**. Sucre. Golfo de Cariaco, laguna Grande, 4 ♀ 1 ♀ov., col. R Martinez, 6/2/1961 (USNM 107053). **Brasil**. Ceará. Beberibe, praia das Fontes, 1 ♂, 24/5/2008 (CCDB 2333); Fortaleza, praia de Meireles, 1 ♀, col. I Miranda & M Terossi, 22/5/2008 (CCDB 2336); Pecém, São Gonçalo do Amarante, 1 ♀ov., 19/5/2008 (CCDB 2332). Rio Grande do Norte. Nísia Floresta, praia de Pirambúzios, 1 ♂ 5 ♀ 1 ♀ 5 juvenis, col. M Lopes & A Carvalho-Batista, 27/4/2014 (CCDB 5425). Paraíba. Mamanguape, 2 ♂ 3 ♀ (sintipos de *P. brachylabis*), col. AW Greeley, 22/6/1899 (USNM 23758). Estuário do Rio Mamanguape, 3 ♂ 7 ♀, col. EN Ferreira, 21/6/2011 (CCDB 4332). Pernambuco. Cabo de Santo Agostinho, 5 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov. 1 juvenil, col. Calhetas, 19/1/1980 (CCDB 4982); Gaibu, 5 ♀, 22/6/1990 (UFPE 10377); Ipojuca, Serrambi, 8 ♂ 3 ♀ 3 ♀ov., col. FL Mantelatto & FB Mantelatto, 1/1/2013 (CCDB 4981); Tamandaré, praia Carneiros, 1 ♂ 1 ♀ 3 juvenis, col. FL Mantelatto *et al.*, 4/6/2010 (CCDB 3314). Alagoas. Lagoa Manguaba, 2 ♂ 1 ♀, 29/4/2000 (CCDB 4978). Bahia. Ilhéus, rio Cachoeira, Pontal, praia da Maramata, 1 ♂ 4 ♀ov., col. FL Mantelatto & AO Almeida, 31/3/2009 (CCDB 369); Ilhéus, Pontal, praia do Miache, 4 ♂ 3 ♀ 1 ♀ov. 3 juvenis, col. FL Carvalho & EA Souza-Carvalho, 7/8/2011 (CCDB 1247); Ilhéus, rio Cachoeira, Sapetinga, 24 ♂ 16 ♀ 7 ♀ov., col. FL Carvalho, 15/8/2010 (CCDB 3034); Ilhéus, rio Cururupe, 2 ♂ 2 ♀ov., col. FL Mantelatto *et al.*, 5/11/2010 (CCDB 3035); Ilhéus, Olivença, praia Siríiba, 3 ♀, col. AO Almeida *et al.*, 10/7/2004 (CCDB 2609); Porto Seguro, Arraial D’Ajuda, 3 ♂ 4 ♀ 6 ♀ov., col. FL Carvalho & EA Souza-Carvalho, 8/1/2012 (CCDB 1432); Prado, praia da Paixão, 2 ♂, col. FL Carvalho & EA Souza-Carvalho, 14/8/2012 (CCDB 4217); Itacaré, praia da Concha, 3 ♂ 2 ♀ov., col. AO Almeida *et al.*, 5/5/2008 (UESC 1204); Mucuri, rio Mucuri, 2 ♂ 3 ♀, col. AO Almeida *et al.*, 18/3/2007 (UESC 798). Espírito Santo.

Iriri, praia dos Namorados, 1 ♂ 3 ♀ 1 ♀ov., col. FL Carvalho & R Robles, 20/6/2012 (CCDB 3972). Rio de Janeiro. Niterói, Lagoa de Itaipu, 4 ♂ 1 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 18/7/2012 (CCDB 4102). São Paulo. Cananéia, base Instituto Oceanográfico da USP, 2 ♀, col. FL Mantelatto, 10/3/2012 (CCDB 5348); Ilha Comprida, praia Boqueirão Sul, 2 juvenis, col. FL Mantelatto *et al.*, 17/4/2011 (CCDB 3227); Ilha Comprida, praia da balsa, 3 ♂ 2 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 30/8/2011 (CCDB 713); São Sebastião, rio Guaecá, 5 ♀, 1/1/2002 (CCDB 2623); Ubatuba, rio Escuro, manguezal da praia Dura, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col. FL Mantelatto *et al.*, 3/6/2008 (CCDB 2353); São Sebastião, Araçá, 1 ♂ 1 ♀, 11/07/2006 (CCDB 76); São Sebastião, praia do Segredo, 2 ♀ 4 ♀ov., col. L Pardo, 10/11/2007 (CCDB 3315); São Sebastião, praia do Segredo, 2 ♀ov., col. FL Mantelatto *et al.*, 20/2/2011 (CCDB 1036); Ubatuba, praia Grande, 1 ♀, col. FL Mantelatto, 1/4/2002 (CCDB 1128); Ubatuba, praia Grande, 1 ♂, col. FL Mantelatto, 4/6/2008 (CCDB 2380); Ubatuba, praia do Lamberto, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col. FL Mantelatto, 3/5/2007 (CCDB 1947); Ubatuba, praia do Lamberto, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col. FL Carvalho, 22/4/2012 (CCDB 5209); Ubatuba, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col., FL Carvalho, 22/4/2012 (CCDB 4909). Paraná. Guaratuba, costão entre praia Brava e praia do Cristo, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col. FL Mantelatto & EC Mossolin, 19/2/2008 (CCDB 2261); Matinhos, praia Mansa, Caiobá, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col. FL Mantelatto & EC Mossolin, 20/2/2008 (CCDB 2268). Santa Catarina. Praia Tapera do Sul, 3 ♂ 1 ♀ 2 ♀ov., col. W Zwirk, 18/2/1986 (MNRJ 2747). Uruguai. Piriópolis, 1 ♀, col. M Smith, 3/12/1922 (USNM 56744).

Distribuição. Atlântico ocidental. Das Bermudas até o Uruguai.

Considerações. Encontrada na zona de mistura de estuários e áreas rasas próximas na plataforma, principalmente em áreas de baixo hidrodinamismo. Ovos pequenos e em

grande número. Em virtude da ausência de informações sobre o local de depósito do tipo, a designação de um neótipo para esse táxon é necessária. Alguns indivíduos apresentam rostro expressivamente longo, ultrapassando o escafocerito com cerca de 1/3 do seu comprimento. *Palaemon northropi* possui sobreposição morfológica com *P. floridanus*, com alguns indivíduos possuindo 3 dentes na margem ventral do rostro e dedos com mais de 2/3 do comprimento da palma e outros com 5 dentes e dedos menores que 2/3 da palma. Entretanto, alguns indivíduos de *P. floridanus* do Golfo do México (lotes USNM 96617, 84963, 84961, 23623, 84962, 96617, assim como a série-tipo MCZ-CRU 10136, 10137 e 10138) possuem caracteres que os diferenciam do padrão morfológico geralmente encontrado em *P. northropi*, por possuir rostro com 5 a 7 dentes na margem ventral e dedos mais longos (mais que 2/3 do comprimento da palma, algumas vezes do mesmo tamanho). Dessa forma, a variação morfológica entre *P. floridanus* e *P. northropi* deverá ser tratada como intraespecífica e considerada na diagnose da espécie caso se verificar que *P. floridanus* seja um sinônimo de *P. northropi*.

***Palaemon octaviae* (Chace, 1972)**

Figuras 9g-l, 14a-b.

Palaemonetes octaviae Chace 1972a: 22; figs. 3-4.

Diagnose. Rostro arqueado ventralmente e curvado para cima, ultrapassa com o ápice a extremidade distal do escafocerito; 7 a 9 dentes na margem dorsal, sem dente apical; 2 ou 3 dentes na margem ventral. Mandíbula sem palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 4 dentes. Dente branquiostegal próximo à sutura branquiostegal e

localizado na margem anterior da carapaça. Flagelos antenulares com 7 a 10 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atinge a metade do comprimento do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular atinge aproximadamente a margem distal da projeção. Estilocerito atinge aproximadamente a metade do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo pereópodo 1 a 1,3 vez o comprimento da quela. Projeção mediana aguda no quinto esternito torácico de machos adultos ausente. Apêndice masculino delgado e reto ou levemente curvado; aproximadamente 1,5 vez o comprimento do apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende do ápice até 2/3 do apêndice; sem cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 1 par de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno aproximadamente 4,2 vezes mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Holótipo. **Guadalupe.** Pointe-à-Pitre, entre as ilhas Monroux e Rat, ♂, col. Smithsonian-Bredin, 30/3/1968 (USNM 135336). **Parátipos.** Mesmos dados do holótipo, 43 ♂ 24 ♀ 10 ♀ ov. (USNM 135337). **México.** Quintana Roo. Baía Ascencion, 1 ♂, col. Smithsonian-Bredin, 16/4/1960 (USNM 135338).

Material adicional examinado. **Venezuela.** Zulia. Maracaibo, Punta de Palma norte, laguna Creole, 2 ♂ 1 ♀, col. Ewald *et al.*, 10/1/1974 (USNM 155684). **Brasil.** Pará. Salinópolis, laguna próxima à praia do Maçarico, 4 ♂ 4 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 15/11/2012 (CCDB 4335). Rio de Janeiro. Saquarema, Lagoa de Saquarema, 1 ♀, 1/8/2006 (MNRJ 20764); Niterói, Lagoa de Itaipu, 8 ♂ 2 ♀ 5 ♀ ov., 8/6/2005 (MNRJ 20748); Niterói, Lagoa de Itaipu, 1 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 18/7/2012 (CCDB 4103).

Distribuição. Atlântico ocidental. México (Quintana Roo), Guadalupe, Venezuela e Brasil (Pará e Rio de Janeiro).

Considerações. Espécie encontrada em lagunas, poças do médio litoral com fundo de lama e areia, e manguezais próximo a rochas e vegetação marginal. Ovos pequenos e em grande número. *Palaemon octaviae* é morfologicamente similar a *P. argentinus*, mas podem ser distinguidos pelo rostro arqueado, ausência de cerdas adicionais do terço proximal do apêndice masculino e ausência de processo mediano agudo no quinto esternito torácico em *P. octaviae* e pelas cerdas espiniformes internas do telso mais longas do que aquelas presentes em *P. argentinus*.

***Palaemon paivai* Fausto Filho, 1967**

Figuras 10a-f, 13e-f.

Palaemon (Palaemon) paivai Fausto Filho, 1967: 19; figs. 1-14.

Diagnose. Rostro reto, fortemente arqueado ventralmente, atinge ou ultrapassa levemente a extremidade distal do escafocerito; de 9 a 10 dentes na margem dorsal, sem dente apical; 2 ou 3 dentes na margem ventral. Mandíbula com palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 4 dentes. Dente branquiostegal próximo à sutura branquiostegal e localizado na margem anterior da carapaça. Flagelos antenulares com 6 a 8 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atinge a metade do comprimento do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular ultrapassa a projeção. Estilocerito atinge aproximadamente a metade do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo pereópodo com cerca de 0,4 a 0,6 o comprimento da quela. Projeção mediana no quinto esternito torácico de machos presente. Apêndice masculino delgado e levemente curvado; até 1,4 vez o comprimento do apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende

por quase todo o comprimento do apêndice; cerdas adicionais às vezes presentes no terço proximal. Telso com 1 par de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Holótipo. Brasil. Ceará, Fortaleza, praia de Meireles, ♀, 29/6/1962 (EBMUFC 103).

Parátipos. Mesma localidade do holótipo, 8 ♀ 2 ♀ 7 ♀ov., 25/1/1967 (EBMUFC 104).

O material-tipo não foi localizado na Universidade Federal do Ceará.

Material examinado. Panamá. Colón. Colon, Colón reef, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov., col. SE Meek & SF Hildebrand, 12/3/1912 (USNM 84924). Venezuela. Falcón. Jacuque, 2 ♂ 1 ♀, col. PPS, 26/1/1925 (USNM 84927). Brasil. Pará. São João de Pirabas, ilha de Fortaleza, Castelo, 2 ♂ 7 ♀ 1 ♀ov., col. Castro, 14/6/1966 (MNRJ 1037); São João de Pirabas, porto no estuário, 3 ♂, col. FL Carvalho *et al.*, 16/11/2012 (CCDB 4334). Ceará. Fortaleza, praia do Morro Branco, 1 ♀, 19/1/1964 (MNRJ 1036); Fortaleza, praia de Meireles, 1 ♂ 2 ♀ov., col. Erones, 9/3/1967 (UFC 560); Fortaleza, praia de Meireles, 1 ♂ 1 ♀ 2 ♀ov., col. Erones, 30/3/67 (UFC 561); Fortaleza, 7 ♂ 4 ♀, 28-29/7/1965 (UFPE 10360); Fortaleza, praia de Meireles, 2 ♂ 2 ♀ov., col. J Fausto Filho, 5/2/1967 (UFPE 10359).

Distribuição. Atlântico ocidental. Panamá (Colón), Venezuela e Brasil (Pará e Ceará).

Considerações. Espécie encontrada em áreas estuarinas e poças formadas na região do mediolitoral. Espécie muito similar a *Palaemon ritteri*, que possui distribuição restrita à costa do Pacífico das Américas. Holthuis (1952), Gomes-Corrêa (1980), Ramos-Porto & Coelho (1990) e Ferreira *et al.* (2010) atribuíram o nome *Palaemon ritteri* para populações de *P. paivai* na costa do Atlântico. Entretanto, essas espécies podem ser

facilmente distinguidas pela comparação do apêndice masculino. *Palaemon paivai* possui apêndice masculino mais robusto e curvado, com uma fileira densa de cerdas na face anterior que se estende por quase todo o comprimento do apêndice. *Palaemon ritteri* possui apêndice masculino mais delgado e reto, com uma fileira de cerdas esparsas na face anterior ao longo do comprimento do apêndice (Figura 13d).

***Palaemon pandaliformis* (Stimpson, 1871)**

Figuras 10g-l, 12a-d.

Leander pandaliformis Stimpson, 1871: 130.

Leander Potitinga Müller, 1880: 153; – 1892: 181 [*nomen nudum*].

Leander potitinga Ortmann 1897: 193; prancha 1, fig. 13.

Palæmonetes cubensis Hay, 1903: 433; fig. 3.

Diagnose. Rostro delgado e curvado para cima, atinge ou ultrapassa a extremidade distal do escafocerito; 6 a 10 dentes na margem dorsal, 1 ou 2 dentes subapicais; 4 a 9 dentes na margem ventral, geralmente 5 a 7. Mandíbula com palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 3 dentes. Dente branquiostegal afastado da sutura branquiostegal e posicionado na margem anterior da carapaça. Flagelos antenulares com 8 a 10 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular atinge aproximadamente a margem dorsal distal do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atinge o primeiro terço da projeção da margem ântero-lateral. Estilocerito não atinge a metade do primeiro segmento antenular. Projeção mediana aguda no quinto esternito torácico de machos ausente.

Carpo do segundo pereópodo mais longo do que a quela. Apêndice masculino delgado e reto ou levemente curvado, até 1,3 vez o comprimento do apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende a partir do ápice até pouco mais da metade do apêndice; cerdas adicionais esparsas na fase méso-distal e sem cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 1 par de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Síntipos. A localidade tipo é Barbados ou Trinidad. A descrição dessa espécie foi feita a partir de exemplares que foram provavelmente destruídos nos incêndios em Chicago (EUA) ocorridos em 1865 e 1871 (Holthuis, 1952).

Material examinado. **Cuba.** Palacio, 3 ♂ 1 ♀ (síntipos de *Palaemonetes cubensis*), col. Eigenmann, 1902 (USNM 26350); Arroyo de la Cruz, 1 ♀, col. R Pino, 4/5/1912 (MCZ 7442); Zapata, 2 ♂ 1 ♀, col. F Chace (MCZ 9547). **Porto Rico.** Lago Suanica, 1 ♂ 10 ♀ 1 ♀ov., RW Miner & H Mueller, 16/6/1915 (USNM 66565). **Ilhas Virgens.** St Croix, 3 ♂ 1 ♀ 3 ♀ov., col. HA Beatty (USNM 71830). **Guatemala.** Izabal. Lago Izabal, 2 ♂ 10 ♀, col. RR Miller, 8/4/1946 (USNM 85210). **Guadalupe.** Lezarde, 12 ♂ 2 ♀ 2 ♀ov., col. C Leveque, 13/8/? (USNM 149804). **Barbados.** 1 ♀ 3 ♀ov., col. D Pocock, 17/4/1961 (USNM 107771); Bridgetown, Hastings, 6 ♂ 4 ♀ 1 ♀ov., col. HM Defroy, 12/1902 (USNM 84957). **Nicarágua.** Atlántico Sur. Rio Escondido, 1 ♀ov., col. CW Richmond, 3/9/1892 (USNM 84956). **Costa Rica.** Limón. Tortuguero, 1 ♂ (UCR 2546-01); Moín, 2 ♂ 4 ♀ov. 1 juvenil (UCR 2475-03). **Panamá.** Bocas del Toro. Região de Changuinola, rio Oeste, 1 ♂ 1 ♀, col. T Page, 12/8/2008 (OUMNH-ZC 2008-14-0017). La Chorrera. Barro Colorado, 5 ♂ 5 ♀ov., col. US Burr Fish, 5/3/1935 (USNM 78030). **Trinidad e Tobago.** Goldsboro of Great River, ponte na rodovia

Windward, 2 ♂ 14 ♀ 4 ♀ov., col. FD Martin, 7/4/1978 (USNM 181449); Manzanilla, 2 ♀, col. Hancock Expedition, 18/4/1939 (USNM 90980). **Venezuela.** Anzoátegui. Puerto Píritu, 2 ♂, col. FF Bond, 5/4/1939 (USNM 84954); Barcelona, 10 ♂ 3 ♀, col. FF Bond, 23/3/1939 (USNM 84955). **Brasil.** Pará. Bragança, 5 ♂ 6 ♀, 10/7/1997 (MPEG 267); Salinópolis, laguna próximo à praia do Maçarico, 3 ♂ 2 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 15/11/2012 (CCDB 4333). Pernambuco. Rio Doce, 5 ♂ 5♀, 23/5/1969 (UFPE 10694). Alagoas. Manguaba, 3 ♂ 4 ♀ 1 ♀ov., 29/4/1999 (CCDB 4977). Bahia. Canavieiras, rio Pardo, 5 ♂ 5 ♀ 5 ♀ov., col. FL Carvalho *et al.*, 17/8/2010 (CCDB 3033); Canavieiras, estuário do rio Patipe, 2 ♂ 1 ♀, col. AO Almeida, 7/5/2008 (CCDB 3322); Ilhéus, Lagoa Encantada, 1 ♂ 1 ♀, col. AO Almeida & JTA Santos, 12/5/2004 (CCDB 2607); Ilhéus, Lagoa Encantada, 2 ♂ 3 ♀ 3 juvenis, col. FL Mantelatto *et al.*, 6/11/2010 (CCDB 3036); Ilhéus, rio Cachoeira, Sapetinga, 3 ♂ 2 ♀ov., col. FL Carvalho, 17/8/2010 (CCDB 371); Mucuri, rio Mucuri, 5 ♂, 18/3/2007 (UESC 799); Porto Seguro, Ilha dos Aquários, 2 ♂ 2 ♀ 1 ♀ov., col. FL Carvalho & Souza-Carvalho, 14/8/2011 (CCDB 1453); Prado, praia da Amendoeira, 1 ♂ 3 ♀ 6 ♀ov., col. FL Carvalho & EA Souza-Carvalho, 14/8/2012 (CCDB 4212); Prado, praia da Paixão, 1 ♂ 1 ♀ 3 ♀ov., col. FL Carvalho & Souza-Carvalho, 14/8/2012 (CCDB 4204). Espírito Santo. Guarapari, rio Perocão, 1 ♀ col. FL Mantelatto *et al.*, 3/11/2006 (CCDB 4238); Marataízes, manguezal de Marataízes, 10 juvenis, col. FL Carvalho *et al.*, 20/6/2012 (CCDB 3974); Piúma, foz do rio Iconha, 1 ♂ 4 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 20/6/2012 (CCDB 3984); Vila Velha, rio Jacu, 4 ♂ 1 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 18/6/2012 (CCDB 4010). Rio de Janeiro. Casemiro de Abreu, barra do rio São João, 2 ♂ 3 ♀ov., col. A Carvalho-Batista, 15/9/2012 (CCDB 4240); Paraty, rio Perequê, 4 ♂ 2 ♀, col. FL Mantelatto *et al.*, 6/7/2011 (CCDB 470). São Paulo. Ariri, estrada para Pariquera-Açu, afluente do rio Baguaçu, 2 ♂, col. FL Carvalho *et al.*, 10/11/2011 (CCDB 3657);

Bertioga, ribeirão dos Alhos, 2 ♂ 10 ♀ ov., col. FL Carvalho *et al.*, 24/10/2011 (CCDB 3638); Cananéia, estuário do rio Baguaçu, 2 ♂ 2 ♀ 1 ♀ ov., col. RC Costa *et al.*, 17/4/2011 (CCDB 3222); Cananéia, marismas da região norte, 9 ♂ 3 ♀ 1 ♀ ov., col. FL Carvalho *et al.*, 29/8/2011 (CCDB 693); Cananéia, Instituto Oceanográfico da USP 1 ♂, col. FL Carvalho *et al.*, 28/8/2011 (CCDB 848); Ilha Comprida, estrada para praia da Trincheira, 5 ♀, col. FL Carvalho *et al.*, 30/8/2011 (CCDB 813); Ilha Comprida, praia do Pontal, 3 ♂ 1 ♀ 1 ♀ ov., col. FL Carvalho *et al.*, 10/11/2011 (CCDB 3647); Ilha Comprida, praia da Trincheira, 6 ♂, col. RC Costa *et al.*, 17/4/2011 (CCDB 3197); Ilha Comprida, praia do Boqueirão sul, 5 ♂ 2 ♀ 1 juvenil, col. FL Mantelatto *et al.*, 17/4/2011 (CCDB 3185); Pariquera-Açu, rio Iririaia Mirim, 3 ♂ 2 ♀ 2 ♀ ov., col. FL Mantelatto *et al.*, 18/4/2011 (CCDB 3216); São Sebastião, barra do rio Una, 11 ♂ 2 ♀ ov., col. FL Mantelatto, 14/12/2007 (CCDB 3316); Ubatuba, manguezal da praia Dura, 18 ♂ 9 ♀ 7 ♀ ov., col. FL Carvalho *et al.*, 23/4/2012 (CCDB 3873); Ubatuba, rio Itamambuca, 1 ♀, col. FL Mantelatto *et al.*, 15/8/2007 (CCDB 2234). Santa Catarina. Camboriú, rio Camboriú, 3 ♂ 2 ♀, col. FL Carvalho, 5/12/2012 (CCDB 4392).

Distribuição. Atlântico ocidental. Bacias costeiras de Porto Rico ao Rio Grande do Sul (Brasil).

Considerações. Espécie encontrada em ambientes dulcícolas e estuarinos, em áreas de baixo hidrodinamismo, associada a macrófitas e vegetação marginal. Ovos pequenos e em grande número. Considerando a provável destruição da série-tipo e a estruturação genética presente na espécie, a designação de um neótipo para esse táxon é necessária. Alguns espécimes do Brasil, principalmente de pequeno porte, apresentam rostro reto e apenas atingindo a extremidade do escafocerito, apresentando menos dentes rostrais que adultos da mesma localidade. Espécimes da Nicarágua, Costa Rica e Panamá tendem a

apresentar mais dentes na margem ventral do rosto e pereópodos mais longos, mas com sobreposição em relação aos indivíduos do Brasil e de outras áreas do Caribe, incluindo a provável localidade-tipo. Holthuis (1952) e Kemp (1925) consideraram *Palaemonetes cubensis* Hay, 1903 um sinônimo de *Palaemon pandaliformis* após relatarem a presença de palpo mandibular nos sítipos de *Palaemonetes cubensis* (USNM 26350). Entretanto, durante a análise feito no presente trabalho dos espécimes da série-tipo, não foi observado nenhum indivíduo com palpo mandibular. A maioria dos espécimes teve as mandíbulas removidas, mas tanto as mandíbulas ainda presentes nos indivíduos quanto as soltas no lote não possuem palpo. Os sítipos de *Palaemonetes cubensis* possuem lobo anterior do epipodito do primeiro maxilípodo mais alongado anteriormente do que os encontrados em outras localidades. Dessa forma, embora *Palaemonetes cubensis* ainda seja tratada aqui como sinônimo de *Palaemon pandaliformis*, a estruturação genética presente na espécie demonstra a necessidade de uma reavaliação do status taxonômico de *Palaemonetes cubensis*. Da mesma forma, a diferenciação genética entre populações do Atlântico norte e Atlântico sul levanta dúvidas sobre o status de *P. potitinga* como um sinônimo de *P. pandaliformis*.

***Palaemon yuna* Carvalho, Magalhães & Mantelatto (2014)**

Figuras 11a-f, 12g-h.

Palaemon yuna Carvalho, Magalhães & Mantelatto, 2014: 92; figs. 3, 5c, 6c, 7 e 8.

Diagnose. Rostro delgado, levemente curvado para cima na parte distal, alcança ou ultrapassa levemente a extremidade distal do escafocerito; 6 a 10 dentes da margem dorsal, 1 ou 2 dentes subapicais; 2 a 5 dentes na margem ventral, geralmente 3 ou 4.

Mandíbula sem palpo; processo incisivo da mandíbula esquerda com 3 dentes. Dente branquiostegal afastado da sutura branquiostegal. Flagelos antenulares com 3 a 7 segmentos fusionados; projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular atinge o final do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular não ultrapassa o primeiro terço da projeção da margem anterior. Estilocerito não atinge a metade do primeiro segmento antenular. Carpo do segundo pereópodo mais longo do que a quela. Projeção mediana aguda no quinto esternito torácico de machos ausente. Apêndice masculino delgado e reto, até 1,3 vez o comprimento do apêndice interno; fileira de cerdas na face anterior do apêndice masculino se estende a partir do ápice até pouco mais da metade do apêndice; cerdas adicionais esparsas na face méso-distal e sem cerdas adicionais no terço proximal. Telso com 1 par de cerdas plumosas e 2 pares de cerdas espiniformes na margem distal; par interno mais longo que o externo e ultrapassa claramente o ápice do telso.

Holótipo. Brasil. Amazonas. Lago Tupé, tributário do baixo rio Negro, praia do Tupé, 003° 02' 42" S – 060° 15' 10" O, ♂, col. FL Carvalho & Souza-Carvalho, 27/1/2012 (CCDB 4865). **Parátipos.** Mesmos dados do holótipo, 28 ♂ 8 ♀ 17 ♀ov. (CCDB 4866); mesmos dados do holótipo, 10 ♂ 3 ♀ 3 ♀ov. (INPA 2016); mesmos dados do holótipo, 1 ♂ 1 ♀ 1 ♀ov. (OUMNH-ZC 2013-08-001).

Material adicional examinado. Amazonas. Estação Ecológica de Anavilhanas, lago próximo à boca do rio Apuaí, 1 ♂ 1 ♀, col. J Zuanon, 20/8/2005 (INPA 1432); Manaus, bacia do rio Negro, igarapé do Camarão, 20 ♀ov., col. O Odinetz-Collart *et al.*, 18/2/1989 (CCDB 4726); bacia do rio Negro, igarapé Alagadiço, 20 ♂, col. O Odinetz-Collart *et al.*, 10/1/1989 (CCDB 4727); São Gabriel da Cachoeira, igarapé Barixia, margem direito do rio Negro, 4 ♀, col. J Cunha *et al.*, 14/12/2005 (MZUSP 16907);

Santa Izabel do Rio Negro, 2 ♀, 24/10/1972 (MZUSP 13645); rio Negro, Urubaxi, 11 ♂ 5 ♀ 4 ♀ov., col. M Goulding, 3/2/1980 (USNM 1101389); rio Uatumã, próximo à boca do igarapé do Miriti, 1 ♂ 3 ♀, col. C Magalhães, 12/7/1985 (INPA 173).

Distribuição. Brasil (Amazonas, Pará), ?Venezuela (Apure).

Considerações. Encontrada em ambientes de água preta e de água clara com baixo hidrodinamismo, associada à serapilheira e vegetação marginal. A espécie possui pequena sobreposição com os caracteres morfológicos diagnósticos com *P. ivonicus* e *P. carteri* [veja Carvalho *et al.* (2014)]. Os caracteres rostrais, antenulares e do apêndice masculino devem ser considerados em conjunto. Adicionalmente, a associação do padrão morfológico a características ambientais (como a ocorrência em rios e água preta ou clara) e informações biogeográficas deve ser considerada para auxiliar na correta distinção do táxon quando dados moleculares não estiverem disponíveis. Kensley & Walker (1982), Ramos-Porto & Coelho (1990) e Pileggi *et al.* (2013) atribuíram os nomes *P. carteri* e *P. ivonicus* para populações de *P. yuna* no rio Negro e rio Trombetas. Entretanto, populações da Amazônia central, principalmente do rio Negro, localidade-tipo de *P. yuna*, que têm sido atribuídas a *P. carteri* devem ser designadas como *P. yuna*. Populações morfológicamente similares são encontradas na Venezuela, ainda precisam ser inseridas em um contexto filogenético para que seja possível uma avaliação mais consistente do seu status taxonômico.

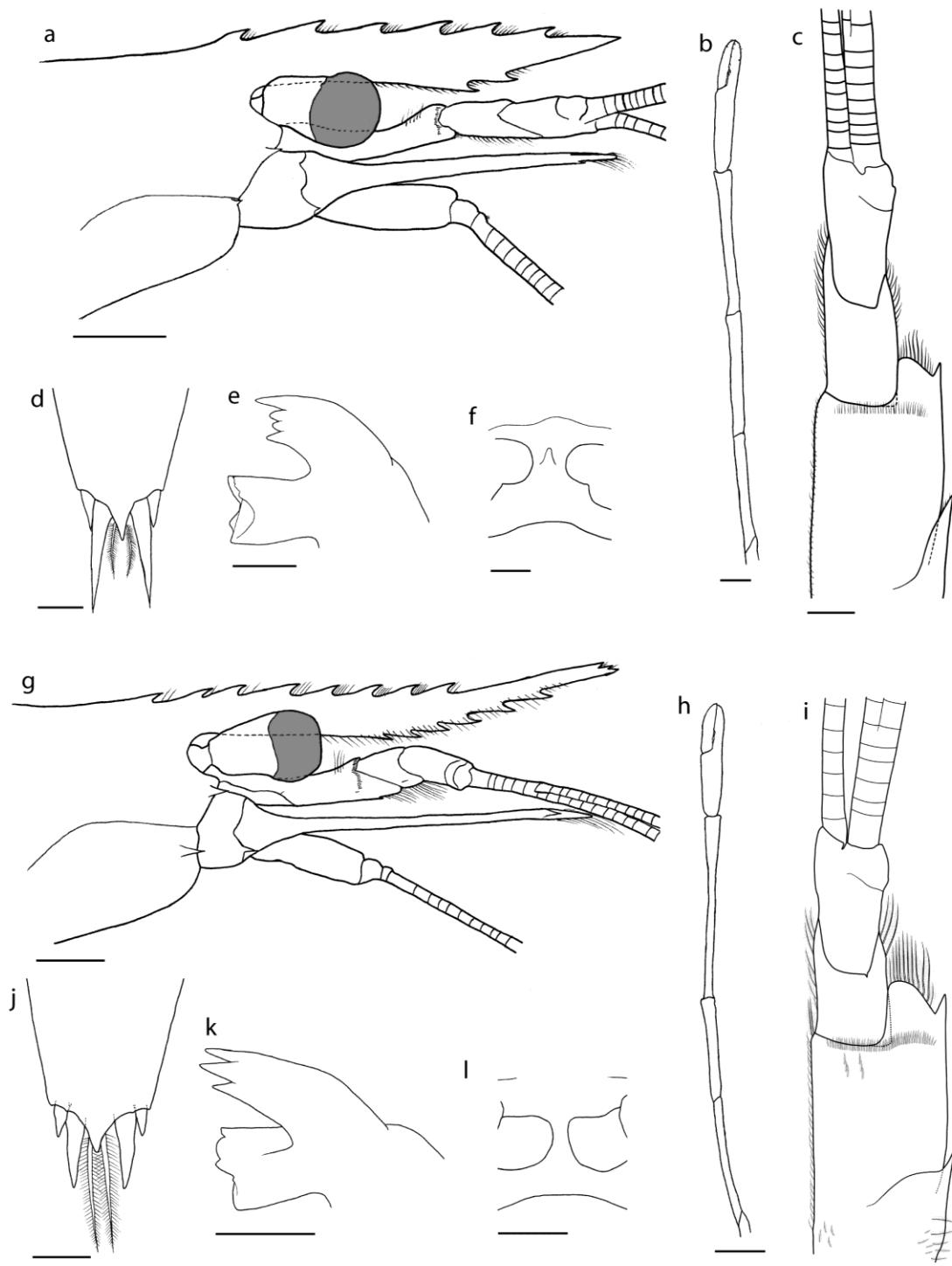


Figura 7. **a-f:** *Palaemon argentinus* (CCDB 3312, macho CC 6,4 mm, fêmea CC 8,3 mm); **g-l:** *P. carteri* (INPA 176, macho CC 4,7 mm, fêmea CC 5,0 mm). **a, g:** porção anterior da carapaça, macho, vista lateral; **b, h:** segundo pereópodo direito, fêmea, vista mesial; **c, i:** pedúnculo antenular direito, fêmea, vista dorsal; **d, j:** porção distal do telso, fêmea, vista dorsal; **e, k:** mandíbula esquerda, fêmea, vista ventral; **f, l:** porção mediana do quinto esternito torácico, macho, vista ventral. Escalas: **a, b, g, h** = 1 mm; **c, e, f, i, k, l** = 500 μ m; **d, j:** 200 μ m.

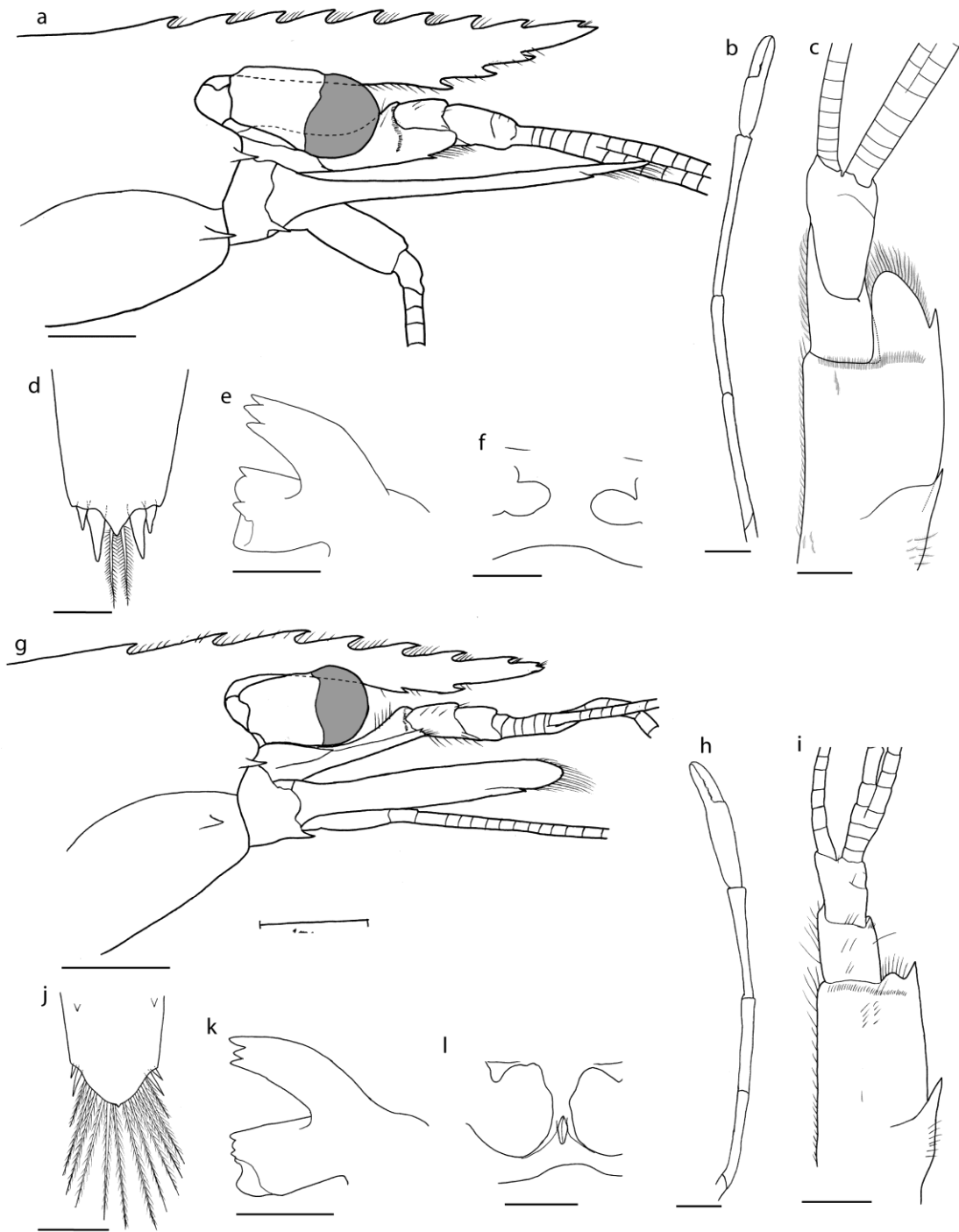


Figura 8. **a-f**: *Palaemon ivonicus* (CCDB 4632, macho CC 4,3 mm, fêmea CC 5,0 mm); **g-l**: *P. mercedae* (CCDB 4878, macho CC 3,2 mm, fêmea CC 4,2 mm). **a, g**: porção anterior da carapaça, macho, vista lateral; **b**: segundo pereópodo direito, fêmea, vista mesial; **h**: segundo pereópodo esquerdo, fêmea, vista mesial; **c, i**: pedúnculo antenular direito, fêmea, vista dorsal; **d, j**: porção distal do telso, fêmea, vista dorsal; **e, k**: mandíbula esquerda, fêmea, vista ventral; **f, l**: porção mediana do quinto esternito torácico, macho, vista ventral. Escalas: **a, b, g, h** = 1 mm; **c, e, f, i, k, l** = 500 μ m; **d, j**: 200 μ m.

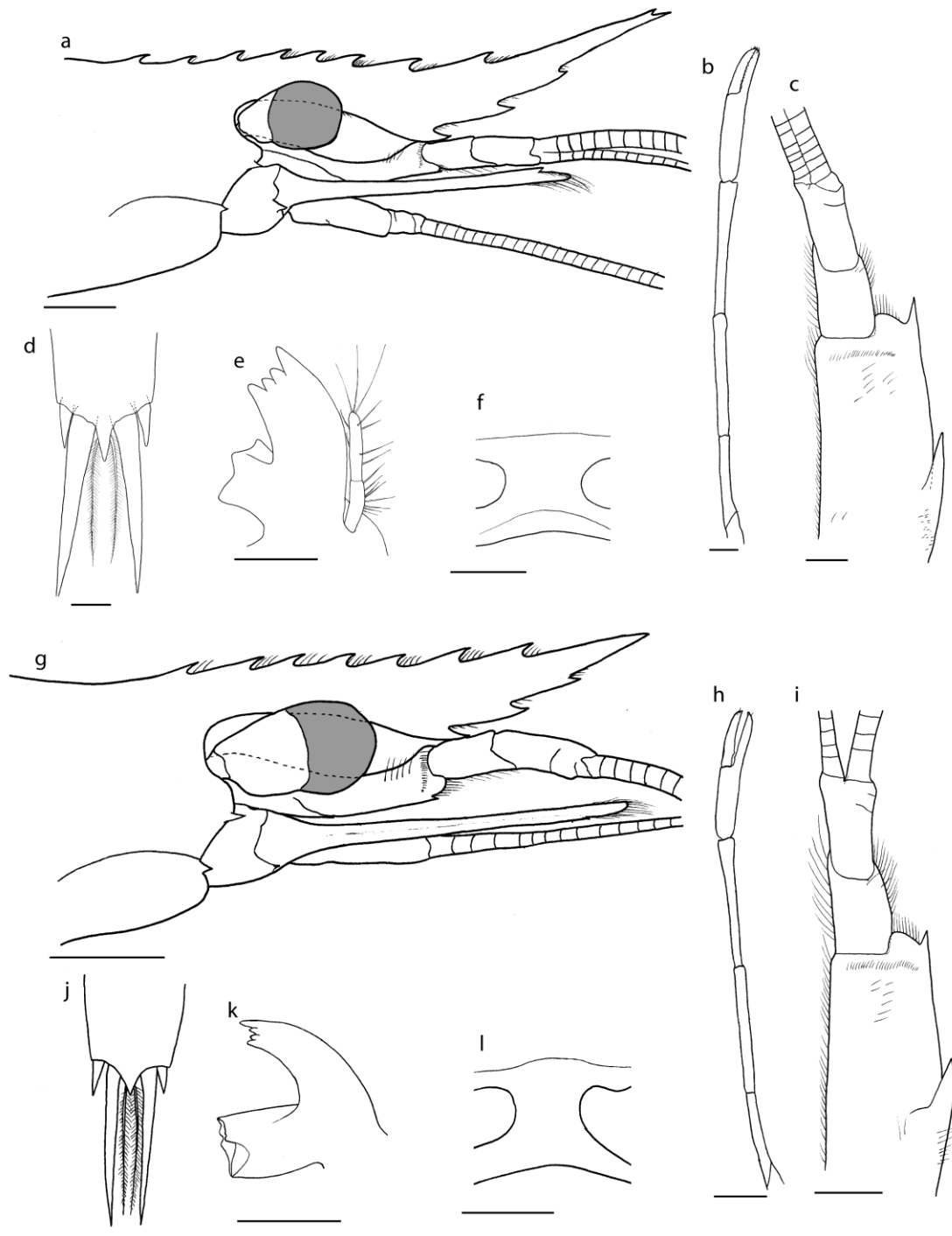


Figura 9. **a-f**: *Palaemon northropi* (CCDB 4332, macho CC 4,5 mm, fêmea CC 7,0 mm); **g-l**: *P. octaviae* (CCDB 4335, macho CC 3,3 mm, fêmea CC 4,7 mm). **a, g**: porção anterior da carapaça, macho, vista lateral; **b, h**: segundo pereópodo direito, fêmea, vista mesial; **c, i**: pedúnculo antenular direito, fêmea, vista dorsal; **d, j**: porção distal do telso, fêmea, vista dorsal; **e, k**: mandíbula esquerda, fêmea, vista ventral; **f, l**: porção mediana do quinto esternito torácico, macho, vista ventral. Escalas: **a, b, g, h** = 1 mm; **c, e, f, i, k, l** = 500 μ m; **d, j**: 200 μ m.

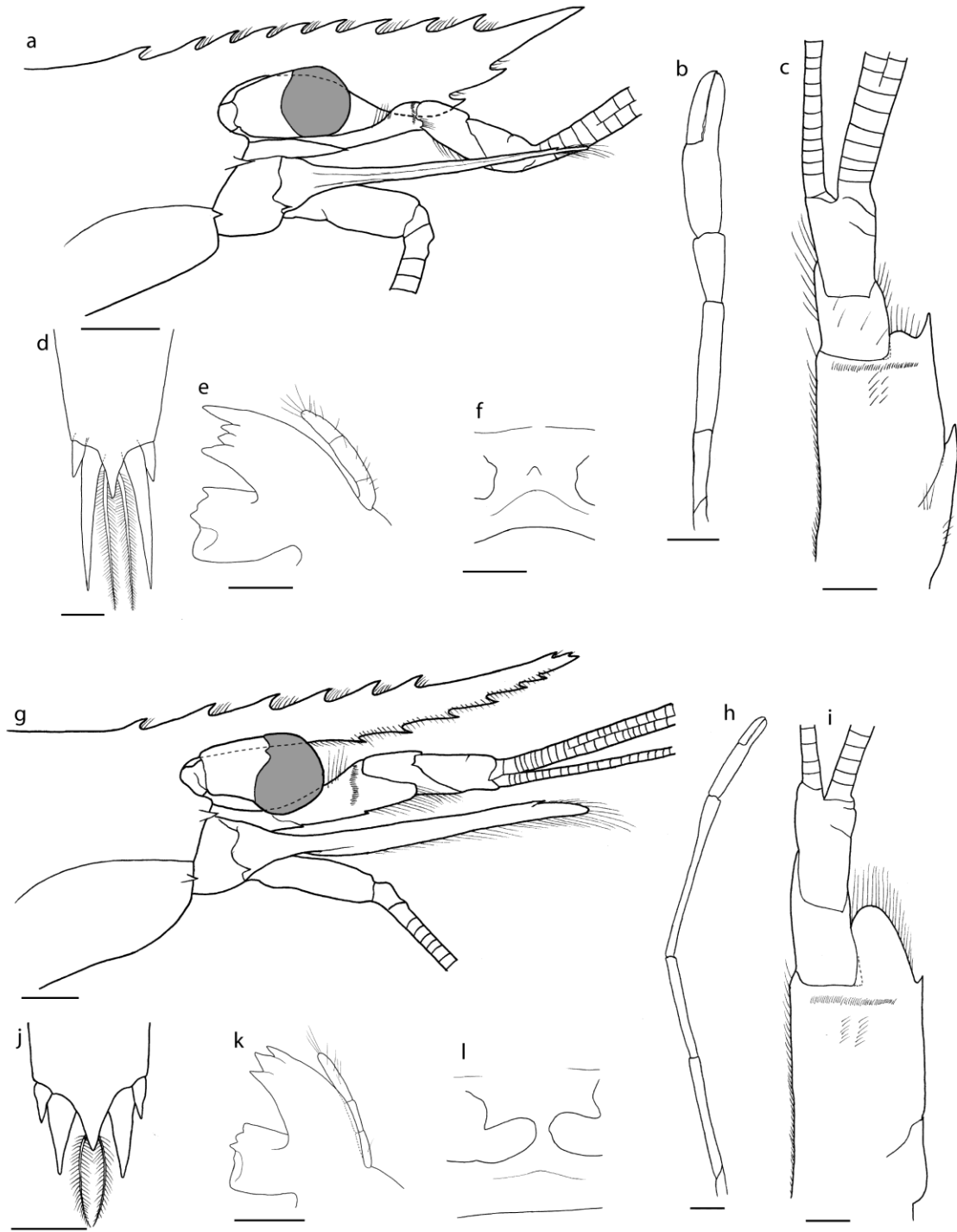


Figura 10. **a-f:** *Palaemon paivai* (CCDB 4334, macho CC 4,4 mm; UFC 561, fêmea CC 5,6 mm); **g-l:** *P. pandaliformis* (CCDB 4392, macho CC 5,7 mm, fêmea CC 6,3 mm). **a, g:** porção anterior da carapaça, macho, vista lateral; **b, h:** segundo pereópodo direito, fêmea, vista mesial; **c, i:** pedúnculo antenular direito, fêmea, vista dorsal; **d, j:** porção distal do telso, fêmea, vista dorsal; **e, k:** mandíbula esquerda, fêmea, vista ventral; **f, l:** poção mediana do quinto esternito torácico, macho, vista ventral. Escalas: **a, b, g, h** = 1 mm; **c, e, f, i, k, l** = 500 μ m; **d, j:** 200 μ m.

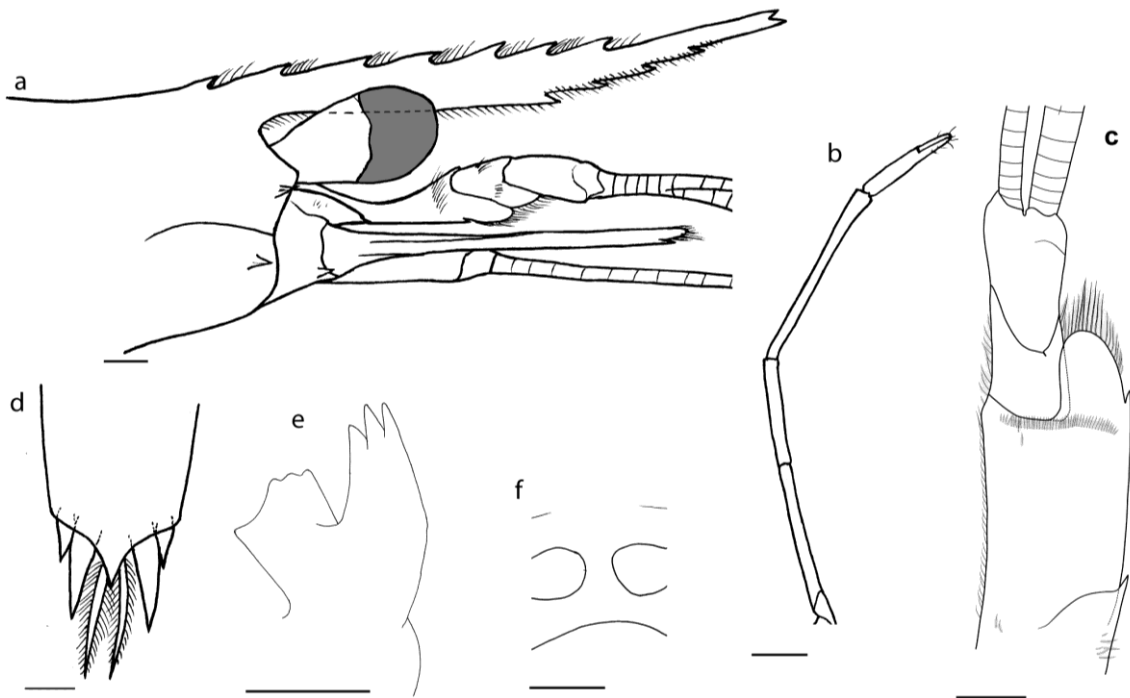


Figura 11. *Palaemon yuna* (CCDB 4334, macho CC 4,4 mm; fêmea, CC 5,6 mm). **a**: porção anterior da carapaça, macho, vista lateral; **b**: segundo pereópodo direito, fêmea, vista mesial; **c**: pedúnculo antenular direito, fêmea, vista dorsal; **d**: porção distal do telso, fêmea, vista dorsal; **e**: mandíbula esquerda, fêmea, vista ventral; **f**: porção mediana do quinto esternito torácico, macho, vista ventral. Escalas: **a**, **b** = 1 mm; **c**, **e**, **f**, = 500 μ m; **d**: 200 μ m.

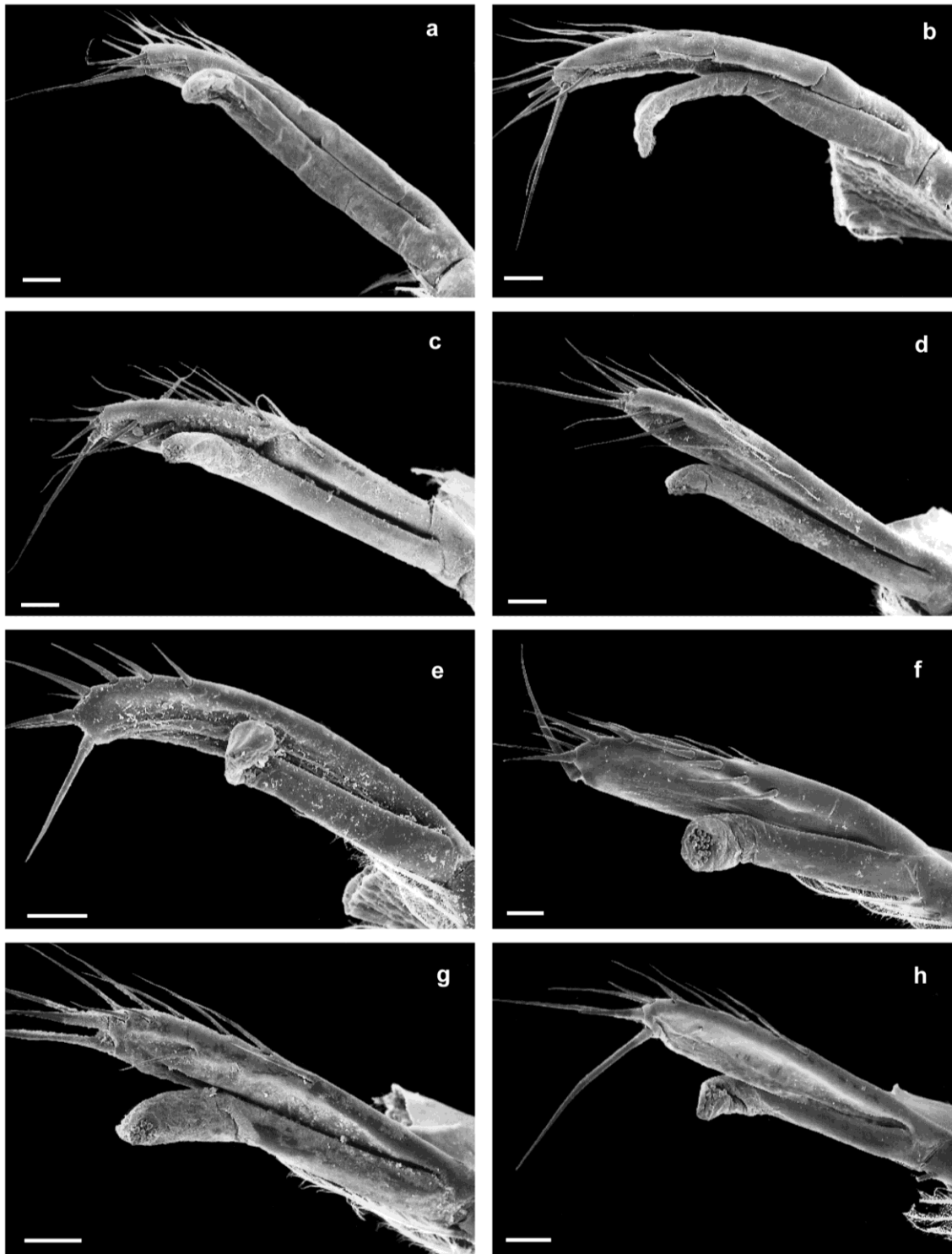


Figura 12. Eletromicrografia de varredura do apêndice masculino e apêndice interno de espécies de *Palaemon*. **a-b**: *P. pandaliformis* proveniente da Costa Rica (MZUCR 2475-03, CC 5,5 mm e 5,4 mm, respectivamente); **c**: *P. pandaliformis* proveniente do Brasil (CCDB 4392, CC 5,5 mm); **d**: *P. pandaliformis* proveniente do Brasil (CCDB 5229, CC 5,0 mm); **e-f**: *P. ivonicus* (CCDB 4725, CC 4,5 mm e 5,5 mm, respectivamente); **g-h**: *P. yuna* (CCDB 4866, CC 4,5 mm e 4,8 mm, respectivamente).

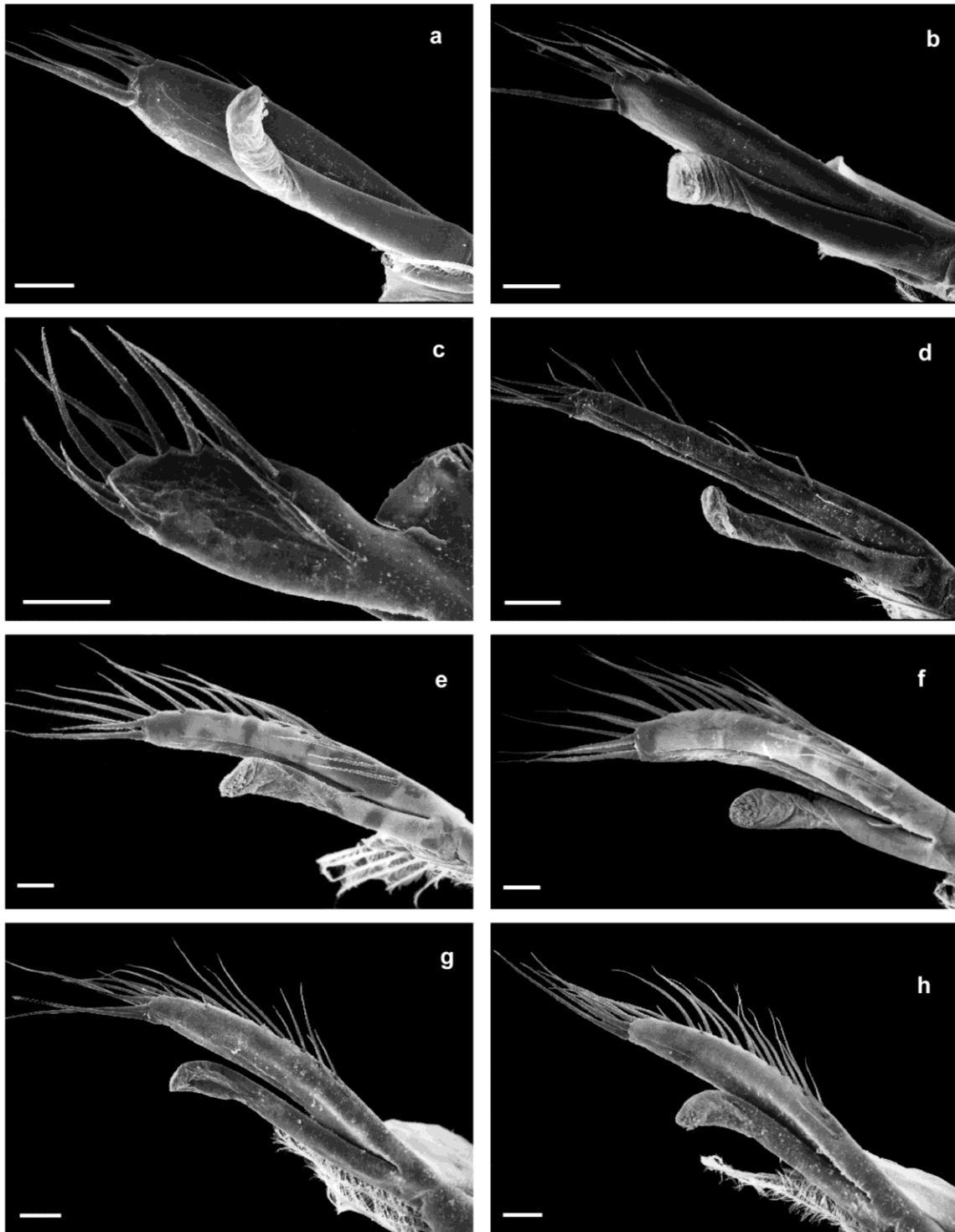


Figura 13. Eletromicrografia de varredura do apêndice masculino e apêndice interno de espécies de *Palaemon*. **a-b**: *P. carteri* (MPEG 787, CC 4,0 mm, ambos); **c**: *P. mercedae* (CCDB 4878, CC 3,5 mm); **d**: *P. ritteri* (MZUCR 2396, CC 3,5 mm); **e-f**: *P. paivai* (CCDB 4334, 4,5 mm e 5,0 mm, respectivamente); **g-h**: *P. northropi* (CCDB 713, CC 5,0 mm, ambos).

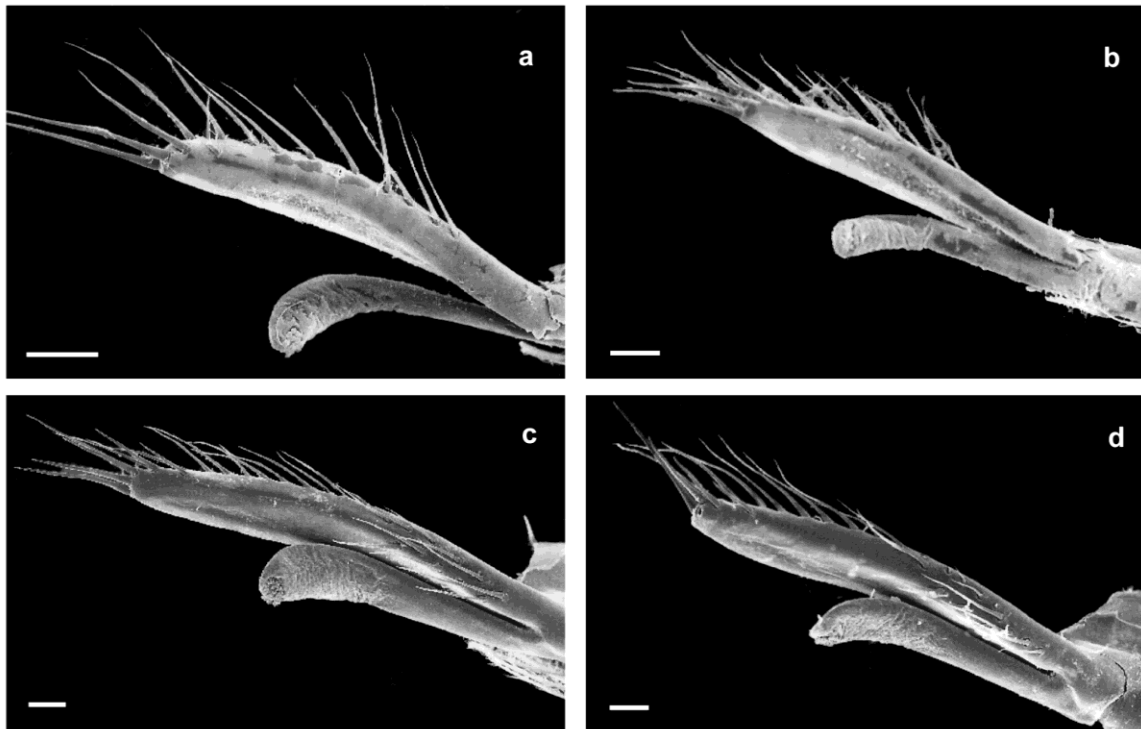


Figura 14. Eletromicrografia de varredura do apêndice masculino e apêndice interno de espécies de *Palaemon*. **a-b**: *P. octaviae* (MNRJ 20748, CC 3,5 mm, ambos); **c-d**: *P. argentinus* (CCDB 3312, CC 5,5 mm, ambos).

Chave para identificação das espécies de *Palaemon sensu lato* do Brasil

1. a) Projeção da margem anterior do primeiro segmento antenular não atinge a metade do comprimento do segundo segmento antenular; carpo do segundo pereópodo aproximadamente tão longo quanto ou menor que a quela.....**2 (linhagem “*Palaemon*”)**
 - b) Projeção anterior do primeiro segmento antenular ultrapassa a metade do comprimento do segundo segmento antenular; carpo do segundo pereópodo com aproximadamente o dobro do comprimento da quela.....**6 (linhagem “*Alaocaris*”)**
2. a) Região distal do telso com par de cerdas espiniformes internas que não ultrapassam o ápice do telso, com 4 a 9 pares de cerdas longas..... ***Palaemon mercedae***
 - b) Região distal do telso com par de cerdas espiniformes internas que ultrapassam o ápice do telso, com 1 par de cerdas longas.....**3 (*Palaemon s.s.*)**
3. a) Mandíbula sem palpo.....**4**
 - b) Mandíbula com palpo.....**5**
4. a) Rostro não arqueado ventralmente; cerdas espiniformes internas da margem distal do telso aproximadamente 2,8 vezes maior que as externas; quinto esternito torácico de machos adultos com processo mediano agudo..... ***Palaemon argentinus***
 - b) Rostro arqueado ventralmente; cerdas espiniformes internas da margem distal do telso aproximadamente 4,2 vezes maior que as externas; quinto esternito torácico de machos adultos sem processo mediano agudo.....***Palaemon octaviae***

5. a) Carpo menor que a quela (aproximadamente a metade); rostró reto, sem dente apical*Palaemon paivai*
- b) Carpo tão longo quanto ou um pouco menor que a quela; rostró curvado para cima, com dente apical*Palaemon northropi*
6. a) Mandíbula com palpo; fêmea com ovos pequenos e em grande número (em torno de 100 ovos).....*Palaemon pandaliformis*
- b) Mandíbula sem palpo; fêmeas com ovos grandes e em pequeno número (geralmente menos que 50 ovos)7
7. a) Projeção da margem anterior do primeiro segmento antenular não atingindo, raramente quase atingindo, a margem dorsal distal do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular geralmente atingindo o meio da projeção da margem anterior; rostró com 3 a 7 dentes ventrais, geralmente 4 ou mais*Palaemon carteri*
- b) Projeção da margem anterior do primeiro segmento antenular atingindo ou ultrapassando a margem dorsal do segundo segmento; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atinge o meio da projeção da margem anterior; rostró com 1 a 5 dentes ventrais, geralmente 4 ou menos.....8
8. a) Rostro reto ou levemente curvado para cima, não ultrapassando o escafoerito; rostró com 1 a 4 dentes ventrais, geralmente 3 ou menos; apêndice masculino até 1.6 vezes o comprimento do apêndice interno; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular geralmente atinge o primeiro terço da projeção da margem ântero-lateral.....*Palaemon ivonicus*

9. b) Rostro levemente curvado para cima, ultrapassando o escafocerito; rostro com 2 a 5 dentes ventrais, geralmente 3 ou 4; apêndice masculino até 1.3 vez o comprimento do apêndice interno; dente ântero-lateral do primeiro segmento antenular geralmente não atinge o primeiro terço da projeção da margem ântero-lateral..... *Palaemon yuna*

DISCUSSÃO

Os resultados morfológicos e moleculares indicam a presença de nove espécies válidas de *Palaemon* no Brasil distribuídas nas linhagens “*Alaocaris*” e “*Palaemon*” (*vide* capítulo 1). Entretanto, considerando a distribuição de espécies da bacia amazônica e a estruturação genética encontrada em *P. carteri*, bem como a estruturação em *P. pandaliformis*, esse número provavelmente será acrescido à medida que mais dados moleculares se tornem disponíveis.

Linhagem “*Palaemon*”

Palaemon mercedae

Dentre as espécies da linhagem “*Palaemon*”, que apresentam a projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular não atingindo a metade do comprimento do segundo segmento, *P. mercedae* pode ser facilmente distinguida das espécies de *Palaemon sensu stricto* por possuir entre 4 e 9 pares de cerdas plumosas e cerdas espiniformes curtas na margem distal do telso, que não ultrapassam a referida margem, e processo incisivo da mandíbula esquerda com três dentes.

Embora esforços tenham sido envidados para a obtenção de sequências de indivíduos de todas as localidades analisadas morfológicamente, a amplificação das regiões de interesse pôde ser realizada para uma amostra de *P. mercedae* obtida durante a execução do projeto. A ausência de mais sequências da espécie inviabiliza a análise da variabilidade genética intraespecífica. Entretanto, a sequência obtida permite uma clara

distinção de *P. mercedae* em relação às demais espécies no Brasil. Adicionalmente, não foram encontradas diferenças morfológicas constantes nos caracteres analisados entre os lotes do Brasil e os da localidade-tipo, não havendo evidências para a proposição de alguma espécie proximamente relacionada a *P. mercedae*. A realização de outras coletas para a obtenção de espécimes adequados para análises moleculares ao longo da distribuição da espécie será necessária para avaliar a existência de espécies crípticas e reavaliar pequenas variações na morfologia externa.

Palaemon mercedae pode apresentar padrão de distribuição similar à linhagem *P. ivonicus* + *P. yuna* (Carvalho *et al.*, 2014), uma vez que ocorre tanto na bacia amazônica quanto na bacia do Orinoco. Entretanto, o tempo de divergência entre *P. mercedae* e *Palaemon s.s.* (estimado em aproximadamente 21 Ma) é mais antiga do que as estimativas de divergência das demais espécies amazônicas. Embora esse valor tenha uma amplo grau de incerteza, é possível sugerir que essa espécie amazônica divergiu de *Palaemon s.s.* em um evento diferente daqueles associados às demais espécies dessa região.

Como discutido no capítulo 1, *P. mercedae* deverá ser alocada em um novo gênero, até o momento, monoespecífico. Os principais caracteres diagnósticos para a distinção entre *P. mercedae* e as espécies de *Palaemon* no Brasil também serão empregados na distinção do novo gênero. Dessa forma, embora *P. mercedae* ainda seja tratado aqui como uma espécie de *Palaemon*, futuros estudos comparativos com a espécie devem considerar o seu posicionamento filogenético fora de *Palaemon s.s.*

Palaemon sensu stricto

As espécies de *Palaemon s.s.* com ocorrência no Brasil (*Palaemon argentinus*, *P. paivai*, *P. northropi* e *P. octaviae*) podem ser separadas pela presença ou ausência de palpo mandibular e da projeção do quinto esternito torácico de machos, proporção entre o carpo e a quela, e tamanho relativo das cerdas espiniformes da margem distal do telso. Caracteres rostrais, do apêndice masculino e a projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular também são úteis para a distinção das espécies brasileiras de *Palaemon s.s.*

Embora a morfologia externa de *Palaemon ritteri* Holmes, 1895 e *P. paivai* seja muito similar e sobreposta nos caracteres diagnósticos propostos por Fausto Filho (1967), caracteres do apêndice masculino permitem a distinção entre elas. O táxon *P. ritteri* vinha sendo atribuído a algumas populações encontradas no Pará e Ceará (Gomes-Corrêa, 1980; Ferreira *et al.*, 2010). Entretanto, a população anteriormente atribuída a *P. ritteri* proveniente de São João de Pirabas (Pará), e incluída na análise molecular, ficou alocada fora do clado que inclui as populações do Pacífico desta espécie. Embora a histona H3 seja um gene conservado, a sequência obtida de um topótipo de *P. paivai* permitiu a confirmação de um relacionamento próximo entre indivíduos do Pará e Ceará, que foram separadas das populações do Pacífico. Adicionalmente, após a análise do apêndice masculino, constatou-se que os registros de *P. ritteri* no Brasil representam um erro de determinação, sendo essas populações pertencentes a *P. paivai*. A análise dos lotes da vertente atlântica do Panamá e da Venezuela citados por Holthuis (1952) revelou uma maior similaridade do apêndice masculino com o de *P. paivai*. Dessa forma, sugere-se que *P. ritteri* e *P. paivai* são espécies gêmeas separadas após o fechamento do istmo do Panamá (~ 3 Ma),

respaldando a utilização dessa linhagem como um ponto de calibração para divergências recentes em Palaemoninae.

Palaemon northropi não foi recuperado como monofilético por estar intercalado por espécimes de *P. floridanus*, que foi descrito por Chace (1942) a partir de espécimes do oeste da Flórida. Alguns dos caracteres propostos por Chace (1942) para que a espécie fosse distinguida de *P. northropi* mostraram-se inconsistentes na análise conduzida por Holthuis (1952). Adicionalmente, Knowlton & Vargo (2004) enfatizaram que a morfologia larval das duas espécies é quase idêntica. Apesar dessa similaridade, Holthuis (1952) manteve *P. floridanus* como uma espécie válida e relatou que *P. northropi* possui três ou quatro dentes na margem ventral do rostro e dedos do segundo pereópodo até 2/3 do comprimento da palma, enquanto *P. floridanus* possui cinco a sete dentes na margem ventral do rostro e dedos do segundo pereópodo com mais de 2/3 do comprimento da palma.

A topologia inferida indica que a distinção entre *P. northropi* e *P. floridanus* feita com base no número de dentes rostrais e relação entre o tamanho dos dedos e da quebra pode não representar grupos naturais. Embora a distinção entre as duas espécies possa ser fácil quando indivíduos de *P. floridanus* do Golfo do México são comparados aos de *P. northropi* em outras regiões, essa distinção não é muito clara quando espécimes de *P. floridanus* do Caribe e *P. northropi* são comparados. Baeza & Fuentes (2013) relatam a diferenciação genética entre *P. floridanus* do Golfo do México (costa oeste da Flórida) e da costa leste da Flórida. Adicionalmente, relatam alta similaridade entre indivíduos do leste da Flórida e do Panamá. Esses resultados indicam que as populações do Golfo do México possuem uma história filogeográfica distinta das demais populações, sendo resultado de um evento de divergência recente (Baeza &

Fuentes, 2013), que pode estar associado à fixação de um padrão morfológico nessa área, o qual foi reconhecido por Chace (1942) como compatível com o nível de espécie. Entretanto, as relações filogenéticas recuperadas no presente trabalho sugerem que os caracteres diagnósticos de *P. floridanus* podem ser autapomorfias que não representam uma linhagem distinta de *P. northropi*. Desse contexto, a ampliação da amostragem no Golfo do México, com a inclusão de indivíduos que possuam mais de cinco dentes na margem ventral do rostró é imprescindível para uma melhor compreensão das relações filogenéticas entre *P. floridanus* e as populações de *P. northropi* e testar esse caráter como representativo de uma linhagem distinta.

Uma pequena estruturação genética é observada com uma tendência de separação entre espécimes do Atlântico norte e sul. Como tanto a localidade-tipo de *P. northropi* quanto a de *P. floridanus* estão no Atlântico norte, ajustes taxonômicos podem ser necessários se a topologia for confirmada após a ampliação da amostragem no Golfo do México, tornando *P. floridanus* um sinônimo júnior de *P. northropi*. A estruturação genética encontrada poderia justificar a revalidação de outro sinônimo, *Palaemon brachylabis* Rathbun, 1900, cujo espécime topotípico (rio Mamanguape, Paraíba) foi incluído nas análises e, de forma geral, possui relacionamento mais próximo com indivíduos do Atlântico sul. Entretanto, a baixa divergência genética e ausência de caracteres morfológicos ou outras evidências de suporte, indicam que a estruturação genética pode ser atribuída a uma redução do fluxo gênico, sendo essa divergência considerada como de nível populacional.

Uma espécie sem registro para o Brasil foi identificada após a comparação molecular de algumas populações do Rio de Janeiro e Pará em relação às demais espécies de *Palaemon* com ocorrência no Brasil. Essa espécie também se mostra distinta

das demais espécies do gênero em um contexto filogenético (*vide* capítulo 1). Embora espécimes da localidade-tipo de *P. octaviae* (Chace, 1972) não tenham sido incluídos na análise molecular, a alta similaridade entre essa espécie e a espécie sem registro prévio para o Brasil, sem caracteres distintivos entre elas, permite atribuir o nome *P. octaviae* (Chace, 1972) para as populações encontradas no Brasil. Adicionalmente, o primeiro registro é feito para a Venezuela, expandindo assim a distribuição da espécie anteriormente restrita ao México e Guadalupe para a América do Sul.

Palaemon octaviae possui alta similaridade morfológica com *P. argentinus*, como indicado por Chace (1972a), porém os dados moleculares indicam uma clara separação entre as duas espécies e diferenças no apêndice masculino, esternito torácico de machos, cerdas espiniformes do telso e forma do rostro permitem a separação entre elas. A distinção morfológica entre *P. octaviae* e as espécies de *Palaemon s.s.* com ocorrência no Brasil pode ser realizada pela ausência de palpo mandibular em *P. octaviae* e comparando-se caracteres do rostro, margem distal do telso, apêndice masculino e esternito torácico.

Como *P. octaviae* possui ampla distribuição disjunta na costa brasileira, desenvolvimento larval estendido (a julgar pela fecundidade e tamanho dos ovos), ocorre nos mesmos ambientes que *P. northropi*, e considerando a distribuição de *P. northropi* tanto no Atlântico norte quanto no sul com baixa divergência genética intraespecífica, sugere-se que *P. octaviae* também possua uma amplitude geográfica similar. A ampliação de amostragens desses ambientes em outras regiões poderá diminuir as falhas na distribuição, uma vez que a ausência de estruturação nos genes analisados pode sugerir a existência de fluxo gênico recente e a existência de populações intermediárias na distribuição.

Alternativamente, a distribuição atual de *P. octaviae* pode ser uma distribuição relictual como resultado de interações com outras espécies do grupo. A ocorrência em simpatria com *P. northropi*, a similaridade ecológica entre as duas espécies em termos de hábitat e algumas características reprodutivas, e o maior porte de *P. northropi*, não permitem rejeitar, *a priori*, a hipótese de exclusão competitiva de *P. octaviae* por *P. northropi*. Essa hipótese é reforçada pelo fato das duas espécies serem resultado de dois eventos distintos de colonização do continente americano (*vide* capítulo 1). Contudo, estudos ecológicos comparativos com essas espécies são necessários para que a hipótese de exclusão competitiva possa ser testada.

Linhagem “*Alaocaris*”

Dentre as espécies da linhagem “*Alaocaris*” com ocorrência no Brasil, *Palaemon pandaliformis* é a única espécie com palpo mandibular. Esta é a espécie do clado com distribuição mais ampla, ocorrendo em bacias costeiras desde Porto Rico até o sul do Brasil. A presença de estruturação genética entre populações do Caribe e do Brasil, com divergência similar à encontrada entre espécies irmãs no gênero, como *P. ritteri* e *P. paivai*, e *P. ivonicus* e *P. yuna*, indica a possibilidade de haver uma segunda espécie tratada sob o nome *P. pandaliformis*. Müller (1880, 1982) usou o nome *Leander potitinga*, *nomen nudum* posteriormente descrito por Ortmann (1897), para espécimes de *P. pandaliformis* de Itajaí, Santa Catarina. Entretanto, *L. potitinga* foi considerado sinônimo júnior de *P. pandaliformis* por Holthuis (1952). Levando em conta que a localidade-tipo de *P. pandaliformis* é no Caribe, e que a população de Camboriú (Santa Catarina), uma área próxima à localidade tipo de *P. potitinga*, foi alocada no clado do Brasil, não se pode descartar a validade de *P. potitinga*. Holthuis (1952) também relatou

que espécimes do Panamá tendem a apresentar um maior número de dentes rostrais ventrais. Esse padrão também foi observado no presente trabalho, embora ocorra sobreposição com alguns espécimes do Brasil.

Inconsistências nas análises morfológicas anteriormente conduzidas também indicam a possibilidade de outras espécies tratadas atualmente como sinônimos de *P. pandaliformis* serem válidas. Também considerada como sinônimo, *Palaemonetes cubensis* Hay, 1903 foi descrita a partir de espécimes provenientes de Cuba. A ausência de palpo mandibular em *Pt. cubensis* foi contestada por Kemp (1925) e Holthuis (1952) que relataram a presença de palpo, com alguns indivíduos possuindo palpo pouco desenvolvido. Em virtude da ausência do palpo nos espécimes reanalisados e da diferença encontrada no epipodito do primeiro maxilípodo, o status de *Pt. cubensis* como sinônimo de *P. pandaliformis* é questionado. Entretanto, considerando que variações intraespecíficas no desenvolvimento do palpo mandibular são relatadas em espécies de Palaemoninae (Manning, 1961; Chace, 1972b), que modificações no epipodito do primeiro maxilípodo podem estar associadas às características alimentares do ambiente (como sugerido para *P. antrorum* e *P. cummingi* – vide capítulo 1), que as relações filogenéticas da população de Cuba com as demais é desconhecida, e a clara existência de estruturação genética no grupo, mudanças taxonômicas devem ser evitadas até que mais indivíduos dessa localidade sejam analisados quanto à morfologia e o seu posicionamento filogenético, evitando-se assim a criação de um eventual táxon parafilético.

Nesse contexto, a inclusão de indivíduos da localidade-tipo de *P. pandaliformis* é necessária para que se possa avaliar se as populações do Caribe, ou apenas aquelas do Panamá e Costa Rica, representariam uma entidade taxonômica distinta das populações

do Brasil e se a validação de *Pt. cubensis* resultaria em táxons monofiléticos. Análises morfológicas adicionais com a utilização de caracteres não empregados no presente trabalho podem ser necessárias para a proposição de ajustes taxonômicos nessa linhagem.

A similaridade morfológica entre *Palaemon carteri* e *P. ivonicus* reportada desde a década de 1970 vinha tornando factível a hipótese de sinonímia entre esses táxons (Odinetz-Collart & Enriconi, 1993; García-Dávila & Magalhães, 2003; García-Dávila *et al.*, 2005). Entretanto, a expressiva divergência genética entre as duas linhagens, tanto nos genes mitocondriais 16S e COI quanto no nuclear H3, não deixa dúvida de que estas se tratam de espécies válidas e representam linhagens antigas. Uma linhagem inclui populações da Amazônia oriental, atribuídas a *P. carteri*, e outra linhagem inclui principalmente populações da Amazônia central e ocidental, atribuídas a *P. ivonicus* e *Palaemon yuna* (Carvalho *et al.*, 2014).

O tempo de divergência entre a linhagem de *P. carteri* e *P. ivonicus* + *P. yuna* foi estimado em aproximadamente 10 milhões de anos com base no gene 16S (Carvalho *et al.*, 2014). Esse tempo de divergência foi muito similar ao encontrado no presente trabalho, com a inclusão de mais genes, e respaldam a hipótese de que essas linhagens divergiram no Mioceno superior, provavelmente associado a eventos de incursões marinhas ocorridas no sistema Pebas (Figura 15). Esse possível contexto histórico também é reforçado pelo atual padrão parapátrico de distribuição das linhagens (Figura 16).

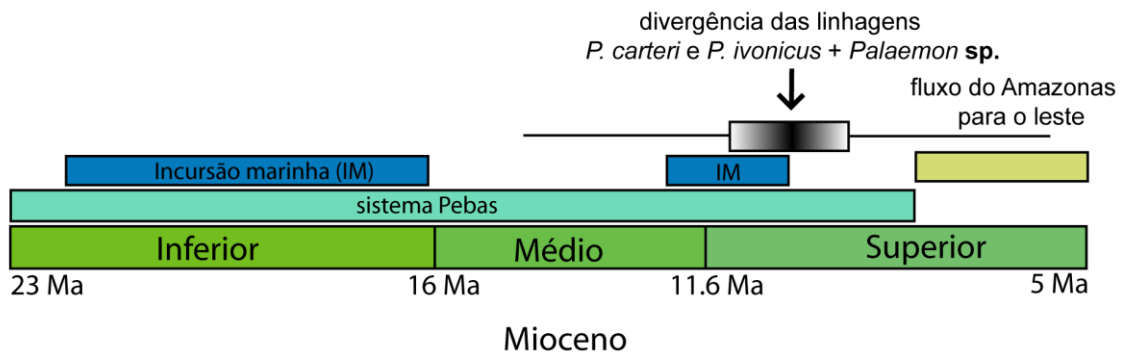


Figura 15. Possível contexto para a divergência entre as linhagens de *P. carteri* e *P. ivonicus* + *P. yuna* (modificado de Carvalho *et al.*, 2014).

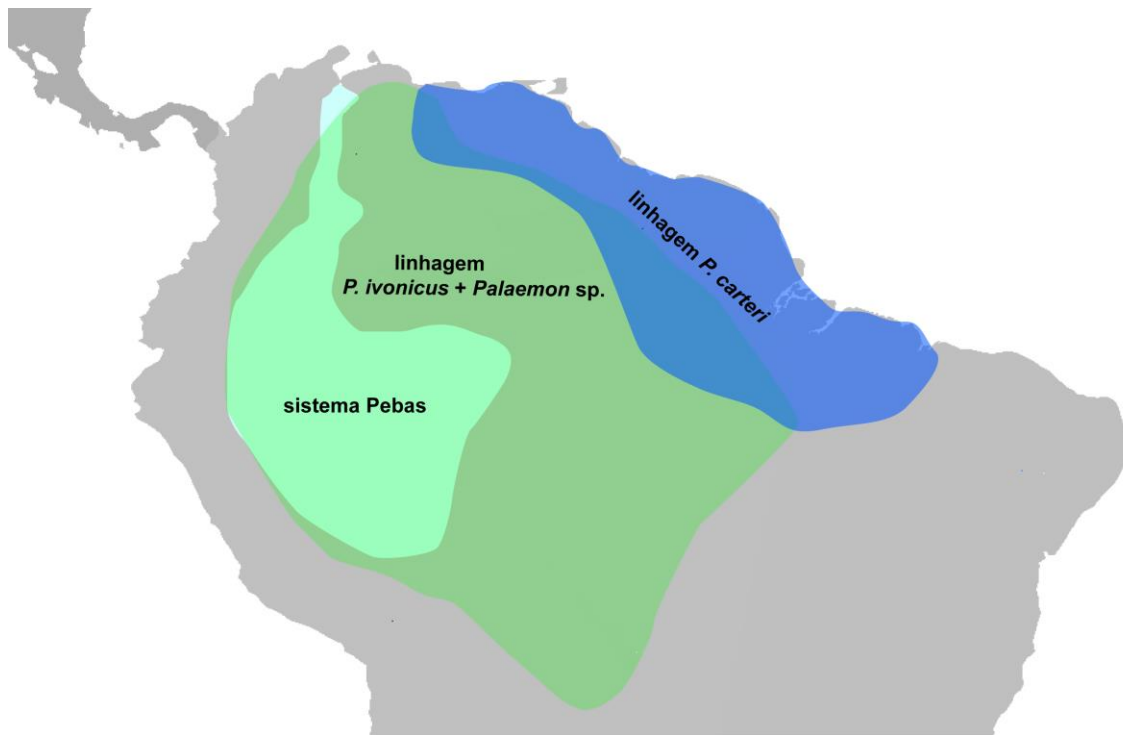


Figura 16. Distribuição presumida das linhagens de *P. carteri* e *P. ivonicus* + *P. yuna* (modificado de Carvalho *et al.*, 2014).

Caracteres antenulares permitem a identificação das duas linhagens. A linhagem *P. ivonicus* + *P. yuna* possui a projeção ântero-lateral do primeiro segmento antenular

fortemente pronunciada, como observado na maioria das espécies da linhagem “*Alaocaris*”. Essa projeção é menos pronunciada na linhagem de *P. carteri*. Embora haja alguma sobreposição nos estados de caráter entre as linhagens, principalmente quando são comparados espécimes em diferentes estágios de desenvolvimento, este caráter foi o mais consistente, dentre os analisados, na separação entre as duas linhagens amazônicas de “*Alaocaris*”.

A distinção entre *P. ivonicus* e *P. yuna* pode ser realizada com caracteres rostrais, antenulares e do apêndice masculino, embora alguma sobreposição morfológica também ocorra quando um grande número de espécimes são analisados. Além dessa sutil diferenciação na morfologia externa, uma diferenciação ecológica também pode ser observada. Os espécimes de *P. ivonicus* utilizados na análise molecular são provenientes principalmente de ambientes de água branca (Rio Solimões/Amazonas) [veja (Sioli, 1984) para uma caracterização dos sistemas hidrológicos da bacia Amazônica]. Demais populações oriundas de áreas com características hidrológicas similares também apresentam aderência aos estados de caráter de *P. ivonicus*. A espécie também foi registrada no rio Xingu, um rio de águas claras. Por outro lado, *P. yuna* é encontrado em ambientes de água preta da Amazônia central (rio Negro e rio Uatumã). A espécie também ocorre no rio Trombetas, que embora seja um rio de água clara, possui algumas características físicas e químicas mais próximas às do rio Negro do que às do rio Solimões/Amazonas e Xingu (Silva *et al.*, 2011).

Espécimes do rio Tapajós, que possui água clara, apresentam morfologia muito similar às populações de *P. yuna*. Os resultados encontrados por García-Dávila (2002) para o gene mitocondrial citocromo c oxidase subunidade I também indicaram que essas populações são geneticamente próximas às populações oriundas do rio Negro. Dessa

forma, os ambientes de água clara podem abrigar tanto populações de *P. yuna* quanto *P. ivonicus*. Estudos sobre ecologia e fisiologia dessa linhagem da Amazônia central são necessários para verificar os fatores associados ao padrão de distribuição encontrado.

Mesmo com a atribuição de um novo nome para populações do rio Negro, a variação morfológica atribuída a *P. ivonicus* ainda é expressiva. Espécimes do alto rio Orinoco apresentam estados de caráter encontrados tanto de *P. ivonicus* quanto em *P. yuna*. Adicionalmente, a presença da espécie na bacia do rio Paraguai pode indicar a existência de linhagens com expressiva divergência genética.

A estruturação e valores de divergência presentes em *P. carteri*, bem como em *P. pandaliformis*, entre as áreas amostradas são similares aos valores encontrados em outros Palaemoninae neotropicais em que não foi possível a associação entre marcadores morfológicos e moleculares para o reconhecimento dos grupos (Vergamini *et. al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2013; Silva, 2014). Contudo, a ausência de fixação de modificações morfológicas nos caracteres comumente empregados na diagnose das espécies de Palaemoninae não é evidência suficiente para descartar a possibilidade de modificações morfológicas em estruturas negligenciadas em trabalhos com o grupo, assim como observado na variação dos caracteres antenulares e do apêndice masculino. Adicionalmente, caracteres morfológicos internos e outros aspectos biológicos podem estar associados às linhagens atualmente tratadas como intraespecíficas e podem ser empregados para a proposição futura de novos táxons, aumentando assim o conhecimento sobre a biodiversidade de Decapoda com ocorrência no Brasil.

Como discutido no capítulo 1, as espécies da linhagem “*Alaocaris*” deverão ser alocadas no subgênero *Alaocaris* Holthuis, 1949, que precisará ser revalidado e elevado à categoria de gênero. Assim como *P. mercedae*, as espécies dessa linhagem ainda são

tratadas aqui como *Palaemon*, porém estudos comparativos devem considerar o posicionamento desse grupo fora de *Palaemon s.s.* e mais proximamente relacionado à linhagem “*Macrobrachium*” (*vide* capítulo 1).

CONCLUSÕES

A abordagem combinada de dados moleculares e morfológicos permitiu a recuperação de nove clados terminais com suporte morfológico. Esses clados correspondem a nove espécies de *Palaemon* s.l. no Brasil, sendo cinco da linhagem “*Palaemon*” (*P. mercedae* e quatro espécies de *Palaemon sensu stricto*) e quatro da linhagem “*Alaocaris*”.

Os resultados indicam a necessidade de possíveis ajustes taxonômicos e modificações na distribuição atribuída a algumas espécies da América. *Palaemon northropi* é parafilético em relação a *P. floridanus*, considerando a delimitação morfológica atual. A avaliação do status taxonômico de *P. floridanus* é necessária, com a possível sinonimização deste para que apenas táxons monofiléticos sejam mantidos. *Palaemon ritteri*, previamente reportado para o Brasil, possui distribuição restrita ao Pacífico, sendo os registros do Atlântico agora atribuídos a *P. paivai*. *Palaemon octaviae* é registrado pela primeira vez no Brasil e Venezuela, ampliando sua distribuição do México e Guadalupe até o Brasil (Rio de Janeiro). Adicionalmente, a validade de *P. carteri*, *P. ivonicus* e *P. yuna* foi corroborada com a utilização de mais genes, e a distribuição de *P. yuna* foi confirmada na bacia do rio Trombetas.

A estruturação genética existente em *P. carteri* e *P. pandaliformis* pode indicar a existência de espécies crípticas, sendo necessários estudos comparativos adicionais para avaliar a necessidade de atribuição de táxons específicos ou infraespecíficos aos grupos formados.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A.O.; TEROSSI, M.; MANTELATTO, F.L. 2014. Morphology and DNA analyses reveal a new cryptic snapping shrimp of the *Alpheus heterochaelis* (Decapoda: Alpheidae) species complex from the western Atlantic. *Zoosystema*, 36: 53-71.
- ASHELBY, C.W.; PAGE, T.J.; DE GRAVE, S.; HUGHES, J.M.; JOHNSON, M.L. 2012. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). *Zoologica Scripta*, 41(3): 293-306.
- BAEZA, J.A. 2010. Molecular systematics of peppermint and cleaner shrimps: phylogeny and taxonomy of the genera *Lysmata* and *Exhippolysmata* (Crustacea: Caridea: Hippolytidae). *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 160, 254-265.
- BAEZA, J.A.; FUENTES, M.S. 2013. Phylogeography of the shrimp *Palaemon floridanus* (Crustacea: Caridea: Palaemonidae): a partial test of meta-population genetic structure in the wider Caribbean. *Marine Ecology*, 34: 381-393.
- BOULTON, A.J.; KNOTT, B. 1984. Morphological and electrophoretic studies of the Palaemonidae (Crustacea) of the Perth Region, Western Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 35(6): 769-783.
- BUSO, G.S.C. 2005. Marcadores moleculares e análise filogenética. Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. 22 p.

- CARVALHO, F.L.; MAGALHÃES, C.; MANTELATTO, F.L. 2014. Molecular and morphological differentiation between two Miocene-divergent lineages of Amazonian shrimps, with the description of a new species (Decapoda, Palaemonidae, *Palaemon*). *Zookeys*. 457: 79-108.
- CARVALHO, F.L.; PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2013. Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 14(4): 707-717.
- CHACE, F.A. 1942. Six new species of decapod and stomatopod Crustacea from the Gulf of Mexico. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 19: 79-92.
- CHACE, F.A. 1972a. The Shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a Summary of the West Indian Shallow-water Species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 98: 1-179.
- CHACE, F.A. 1972b. *Palaemon debilis* from Hawaii and the status of the genus *Palaemonetes* (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 23: 12-19.
- CUESTA, J.A.; DRAKE, P.; MARTÍNEZ-RODRÍGUEZ, G.; RODRÍGUEZ, A.; SCHUBART, C.D. 2012. Molecular phylogeny of the genera *Palaemon* and *Palaemonetes* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from a European perspective. *Crustaceana*, 85(7): 877-888.
- DARRIBA, D.; TABOADA, G.L.; DOALLO, R.; POSADA, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9: 772.

FAUSTO FILHO, J. 1967. *Palaemon (Palaemon) paivai*, nova espécie de crustáceo do Brasil (Decapoda Palaemonidae). Arquivos da Estação de Biologia Marinha da Universidade Federal do Ceará, 7(1): 19-22.

FELDER D.L.; ALVAREZ, F.; GOY, J.W.; LEMAITRE, R. 2009. Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with comments on the Amphionidacea. In: FELDER, D.L.; CAMP, D.K. (Eds.). Gulf of Mexico Origin, Waters and Biota Vol. 1, Biodiversity. Texas A&M University Press, College Station, 1019-1104.

FERREIRA, R.S.; VIEIRA, R.R.R.; D'INCAO, F. 2010. The marine and estuarine shrimps of the Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Caridea) from Brazil. Zootaxa, 2606: 1-24.

FOLMER, O.; BLACK, M.; HOEH, W.; LUTZ, R.; VRIJENHOEK, R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Molecular Marine Biology and Biotechnology, 3(5): 294-299.

FUTUYMA, D.J. 1992. Biologia evolutiva. 2. ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq. 646p.

GARCÍA-DÁVILA, C.R. 2002. Estudos morfométricos e moleculares comparativos das populações de *Palaemonetes carteri* (Gordon, 1935) e *Palaemonetes ivonicus* Holthuis, 1950 (Decapoda: Palaemonidae) na Amazônia. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas.

GARCÍA-DÁVILA, C.R.; MAGALHÃES, C. 2003. Revisão taxonômica de camarões de água doce (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae e Sergestidae) da Amazônia peruana. Acta Amazonica, 33(4): 663-686.

- GARCÍA-DÁVILA, C.R.; MAGALHÃES, C.; GUERRERO, J.C.H. 2005. Morphometric variability in populations of *Palaemonetes* spp. (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from the Peruvian and Brazilian Amazon Basin. *Iheringia, Série Zoologia*, 95(3): 327-334.
- GOMES-CORRÊA, M.M. 1980. Ocorrências de três espécies de camarões da família Palamonidae, no Brasil (Decapoda, Natantia, Caridea). *Revista Brasileira de Biologia*, 40(2): 257-260.
- GORDON, I. 1935. On new or imperfectly known species of Crustacea Macrura. *Journal of the Linnean Society of London. Zoology*, 39(266): 307-351.
- HAY, W.P. 1903. On a small collection of crustaceans from the island of Cuba. *Proceedings of the United States National Museum*, 26: 429-435.
- HOLTHUIS, L.B. 1950. Preliminary descriptions of twelve new species of palaemonid prawns from American waters (Crustacea Decapoda). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 53: 93-99.
- 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: 1-396.
- HURT, C.; ANKER, A.; KNOWLTON, N. 2009. A multilocus test of simultaneous divergence across the isthmus of Panama using snapping shrimp in the genus *Alpheus*. *Evolution*, 63: 514-530.

- KNOWLTON, N.; WEIGT, L.A. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 2257-2263.
- KNOWLTON, R.E.; VARGO, C.K. 2004. The larval morphology of *Palaemon floridanus* Chace, 1942 (Decapoda, Palaemonidae) compared with other species of *Palaemon* and *Palaemonetes*. *Crustaceana*, 77(6): 683-715.
- KONAN, K.M.; ADÉPO-GOURÈNE, A.B.; OUATTARA, A.; NYINGY, W.D.; GOURÈNE, G. 2010. Morphometric variation among male populations of freshwater shrimp *Macrobrachium vollehovenii* Herklots, 1851 from Côte d'Ivoire Rivers. *Fisheries Research*, 103(1-3): 1-8.
- KEMP, S. 1925. Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. XVII On various Caridea. *Records of the Indian Museum*, 27: 249-342.
- KENSLEY, B.; WALKER, I. 1982. Palaemonid shrimps from the Amazon basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 362: 1-28.
- KUMAR, S. 2005. Molecular clocks: four decades of evolution. *Nature Reviews Genetics*, 6: 654-662
- MANNING, R.B. 1961. A redescription of the palaemonid shrimp, *Leander paulensis* Ortmann, based on material from Florida. *Bulletin of Marine Science*, 11: 525-536.
- MANTELATTO F.L.; PARDO L.M.; PILEGGI L.G.; FELDER D.L. 2009a. Taxonomic reexamination of the hermit crab species *Pagurus forceps* and

Pagurus comptus (Decapoda: Paguridae) by molecular analysis. *Zootaxa*, 2133: 20-32.

MANTELATTO F.L.; ROBLES R.; SCHUBART C.D.; FELDER D.L. 2009b.

Molecular phylogeny of the genus *Cronius* Stimpson, 1860, with reassignment of *C. tumidulus* and several American species of *Portunus* to the genus *Achelous* De Haan, 1833 (Brachyura: Portunidae). In: MARTIN, J.W.; CRANDALL, K.A.; FELDER, D.L. (Ed.). *Decapod Crustacean Phylogenetics*. Taylor and Francis/CRC Press, Boca Raton. *Crustacean Issues*, 18: 567-579.

MANTELATTO, F.L.; ROBLES, R.; FELDER, D.L. 2007. Molecular phylogeny of the

Western Atlantic species of the genus *Portunus* (Crustacea, Brachyura, Portunidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 211-220.

MANTELATTO, F.L.; ROBLES, R.; BIAGI, R.; FELDER, D.L. 2006. Taxonomic and

distributional status based on molecular data for hermit crab genera *Loxopagurus* Forest, 1964, and *Isocheles* Stimpson, 1858 (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema*, 28(2): 495-506.

MELO, G. A. S. 2003. Famílias Atyidae, Palaemonidae e Sergestidae. In: MELO, G. A.

S. (Ed.). *Manual de Identificação dos Crustáceos Decápodos de Água Doce Brasileiros*. São Paulo: Editora Loyola. p. 289-415.

MÜLLER, F. 1880. *Palaemon potiuna*. Ein Beispiel abgekürzter Verwandlung.

Zoologischer Anzeiger, 3: 152-157.

MÜLLER, F. 1892. O camarão preto, *Palaemon potiuna*. *Archivos do Museu Nacional*

do Rio de Janeiro, 8: 179-206.

- MURPHY, N.P.; AUSTIN, C.M. 2003. Molecular taxonomy and phylogenetics of some species of Australian palaemonid shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, 23(1): 169-177.
- MURPHY, N.P.; SHORT, J.W.; AUSTIN, C.M. 2004. Re-examination of the taxonomy of the *Macrobrachium australiense* Holthuis (Decapoda: Palaemonidae) species-complex: molecular evidence for a single species. *Invertebrate Systematics*, 18: 227-232.
- NOBILI, G. 1901. Decapodi raccolti dal Dr. Filippo Silvestri nell'America meridionale. *Bolletino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino*, 16(402): 1-16.
- ODINETZ-COLLART, O.; ENRICONI, A. 1993. Estratégia reprodutiva e alguns aspectos demográficos do camarão *Palaemonetes carteri* Gordon, 1935 na Amazônia Central, Rio Negro. *Acta Amazonica*, 23(2-3): 227-243.
- ODINETZ-COLLART, O.; RABELO, H. 1996. Variation in egg size of the fresh-water prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*, 16(4): 684-688.
- ORTMANN, A. 1890. Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und z. Z. im Strassburger Museum aufbewahrten Formen. I. Theil. Die Unterordnung Natantia (Boas) (Abtheilungen: Penaeidae und Eucyphidea = Caridae der Autoren). *Zoologische Jahrbücher. Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere* 5: 437-542.

- ORTMANN, A. 1897. Os Camarões de Água doce da América do Sul. *Revista do Museu Paulista*, 2: 173-216.
- PEREIRA, G. 1986. Freshwater shrimps from Venezuela I: Seven new species of Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 99: 198-213.
- PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. *Invertebrate Systematics*, 24, 194-208.
- PILEGGI, L.G.; MAGALHÃES, C.; BOND-BUCKUP, G.; MANTELATTO, F.L. 2013. New records and extension of the known distribution of some freshwater shrimps in Brazil. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 563-574.
- RAMOS-PORTO, M.; COELHO, P.A. 1990. Sinopse dos Crustáceos Decápodos Brasileiros. *Anais da Sociedade Nordestina de Zoologia*, 3(3): 93-111.
- RAMOS-PORTO, M.; COELHO, P.A. 1998. Malacostraca. Eucarida. Caridea (Alpheoidea excluded). In: YOUNG, P.S. (Ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional. p 325-350.
- RANKIN, W.M. 1898. The Northrop collection of Crustacea from the Bahamas. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 11: 225-254.
- RATHBUN, M.J. 1900 Results of the Branner-Agassiz expedition to Brazil. I. The decapod and stomatopod Crustacea. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences*, 2:133-156.

- RIDLEY, M. 2006. Evolução. 3. ed. Porto Alegre: Artmed. 752 p.
- RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LARGET, B.; LIU, L.; SUCHARD, M.A.; HUELSENBECK, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61: 539-542.
- ROSSI, N.; F.L. MANTELATTO. 2013. Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. *PLoS ONE*, 8(1): e54698. DOI:10.1371/journal.pone.0054698
- SCHUBART, C.D.; NEIGEL, J.E.; FELDER, D.L. 2000. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. *Crustacean Issues*, 12: 817-830.
- SILVA, A.L.V. 2014. Variabilidade genética e morfológica de *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea, Palaemonidae) nas bacias hidrográficas brasileiras. Monografia de Bacharelado. Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.
- SILVA, M.S.R.; CUNHA, H.B.; MIRANDA, S.A.F.; SANTANA, G.P.; PASCOALOTO, D. 2011. Química das águas de superfícies dos rios da bacia Amazônica: uma contribuição para classificação de acordo com seus usos preponderantes. XIX Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos, 1-11.
- SIOLI, H. 1984. The Amazon and its main effluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: SIOLI, H. (Ed.). *The Amazon, Limnology and*

landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 127-166.

STIMPSON, W. 1871. Notes on North American Crustacea in the Museum of the Smithsonian Institution. N° III. Annals of the Lyceum of Natural History of New York, 10: 92-136.

TOON, A.; FINLEY, M.; STAPLES, J.; CRANDALL, K.A. 2009. Decapod phylogenetics and molecular evolution. In: MARTIN, J.W.; CRANDALL, K.A.; FELDER, D.L. (Ed.). Decapod Crustacean Phylogenetics. Taylor and Francis/CRC Press, Boca Raton. Crustacean Issues, 18: 348-359.

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

VERGAMINI, F.G.; PILEGGI, L.G.; MANTELATTO, F.L. 2011. Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). Contributions to Zoology, 80(1): 67-83.

WILLIAMS, A.B. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the eastern United States, Maine to Florida. Washington: Smithsonian Institution Press. 550 p.

