

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 02/02/2026.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CAMPUS BOTUCATU
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, ÁREA DE
ZOOLOGIA**

Diversidade de espécies de *Kingsleya* Ortmann 1897, (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) no nordeste brasileiro: implicações filogenéticas.

LÍVIA MARTINS LUPINO

**BOTUCATU - SP
2024**

LÍVIA MARTINS LUPINO

Diversidade de espécies de *Kingsleya* Ortmann 1897, (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) no nordeste brasileiro: implicações filogenéticas.

Dissertação apresentada como parte dos pré-requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho sob orientação do Prof. Dr. William R. A. Santana.

**BOTUCATU - SP
2024**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Lupino, Livia Martins.

Diversidade de espécies de *Kingsleya* Ortmann 1897,
(Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) no nordeste
brasileiro : implicações filogenéticas / Livia Martins
Lupino. - Botucatu, 2024

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
(UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu

Orientador: William Ricardo Amancio Santana

Capes: 20405006

1. Caranguejos. 2. Crustáceos - Distribuição geográfica.
3. Filogenia.

Palavras-chave: Caranguejos dulcícolas; Distribuição;
Filogenia.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Diversidade de espécies de Kingsleya Ortmann 1897, (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) no nordeste brasileiro: implicações filogenéticas.

AUTORA: LÍVIA MARTINS LUPINO

ORIENTADOR: WILLIAM RICARDO AMÂNCIO SANTANA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em Ciências Biológicas (Zoologia), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. WILLIAM RICARDO AMÂNCIO SANTANA (Participação Virtual)
Zoologia / Universidade Regional do Cariri

Pós Doutoranda JÉSSICA COLAVITE (Participação Virtual)
Zoologia / Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo

Prof. Dr. ALLYSSON PONTES PINHEIRO (Participação Virtual)
Zoologia / Universidade Regional do Cariri

Botucatu, 26 de janeiro de 2024

Amanda Regina Sanches
Assistente Administrativo II da Seção Técnica de Pós-graduação
do Instituto de Biociências

“A experiência humana não seria tão rica e gratificante se não existissem obstáculos a superar. O cume ensolarado de uma montanha não seria tão maravilhoso se não existissem vales sombrios a atravessar.” Helen Keller

Dedico essa dissertação aos meus pais Wilton e Rose Lupino, minha irmã Letícia, meu filho e amor Liam e ao meu companheiro Renan. Vocês são a minha força!

AGRADECIMENTOS

Gostaria de iniciar agradecendo ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da Unesp, campus Botucatu, à coordenação e todos os funcionários que sempre estão dispostos a ajudar nas etapas do processo de conclusão desse projeto.

Ao Departamento de Zoologia, onde essa pesquisa se realizou nos últimos anos, pelo suporte e espaço físico cedidos.

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. William Santana, que colaborou para a idealização e realização deste trabalho contribuindo com o seu conhecimento e experiência, enriquecendo ainda mais essa fase desafiadora em minha vida acadêmica.

Agradeço à CAPES por financiar meus estudos durante o meu mestrado com o PROEX (Programa de Excelência Acadêmica), fundamental em todo projeto (88887.648412/2021-00).

Aos meus amigos do Laboratório de Sistemática Zoológica: Fran, que foi nossa mãezona durante esses anos. Jana, que está comigo desde a graduação e que eu agradeço por toda amizade, ajuda e participação em mais uma fase da minha vida. E ao Peixe, parceiro de caronas que sempre está à disposição para o que precisar.

Meus mais sinceros agradecimentos à Dr^a Jéssica Colavite, profissional capacitada e dedicada que me ensinou, dividiu experiências, ajudou minhas dificuldades, e me guiou pelos melhores caminhos, sempre sem poupar esforços, em todas as partes do desenvolvimento desse projeto. Você é incrível.

Agradeço ao Prof. Dr. Marcos Tavares e ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo pelo acesso e recepção à coleção de carcinologia, uso das instalações necessárias e também por ceder espaço para a realização das análises moleculares junto ao Laboratório de Biologia Molecular. Aproveito para agradecer às técnicas Jaqueline e Marlise por me ensinarem e auxiliarem.

E por último agradeço, com o meu amor mais sincero, os meus familiares, mãe e pai, que acreditaram e incentivaram meus estudos mais uma vez e ficaram ao meu lado até o fim. Ao meu filho Liam, pelo amor puro e incondicional, você sempre será a razão da minha luta. Ao meu companheiro e confidente Renan, pelo carinho e paciência. À minha irmã e amiga Letícia e cunhado e amigo Lucas, que

me acolheram com muito zelo todas as vezes. Às orações e afeto da minha avó. E aos meus amigos, Gi e Lucas, que se prontificaram a ajudar sempre que precisei e estão comigo até aqui, Belle, meu bombom e amiga para todas as horas, Carol, amiga sensível e cuidadosa, Thay, amiga/irmã que resgata meu espírito, e Flávia, amiga que reencontrei nessa vida. Obrigada a todos pela essência do amor genuíno e a entender a importância dos amigos verdadeiros.

RESUMO

Na região Neotropical, as florestas úmidas e os ecossistemas aquáticos apresentam uma grande diversidade biológica. Entre a fauna de ambientes de água doce estão os caranguejos da seção Eubrachyura (caranguejos verdadeiros), que se dividem em duas grandes famílias, sendo Kingsleyinae considerada a divisão oriental, devido à sua endemividade na América do Sul. Kingsleyinae compreende 15 gêneros, incluindo *Kingsleya* Ortmann, 1897, com 11 espécies válidas. Estas espécies são encontradas na região amazônica e em áreas relictuais do nordeste do Brasil, tornando crucial o entendimento dos padrões de distribuição geográfica e isolamento destas espécies. Nosso objetivo foi realizar análises filogenéticas e taxonômicas, utilizando dados moleculares e morfológicos, a fim de compreender as relações entre as espécies de *Kingsleya* e preencher lacunas de informação sobre este grupo. As sequências obtidas neste estudo foram combinadas com publicações anteriores, juntamente com sequências externas da base de dados GenBank. As análises filogenéticas validaram o monofiletismo de *Kingsleya*. Além disso, 75% das relações intra-específicas deste gênero foram claramente evidenciadas. Além disso, foi possível identificar uma nova espécie do Piauí. A convergência de evidências morfológicas e moleculares dá suporte aos padrões de distribuição delineados neste estudo.

Palavras-chave: Filogenia, distribuição, caranguejos dulcícolas.

ABSTRACT

In the Neotropical region, humid forests and aquatic ecosystems have a great diversity of elements. Among the fauna of freshwater environments are the crabs of the section Eubrachyura (true crabs), which are divided into two large families, with the Kingsleyinae being considered the eastern division, due to its endemism in South America. Kingsleyinae comprises 15 genera, including *Kingsleya* Ortmann, 1897, with 11 valid species. These species are found in the Amazon regions and in relict areas of northeastern Brazil, making it crucial to understand the patterns of geographic distribution and isolation of these species. Our aim was to carry out phylogenetic and taxonomic analyses, using molecular and morphological data, in order to understand the relationships between *Kingsleya* species and fill information gaps regarding this group. The sequences obtained in this study were combined with previous publications, along with external sequences from the GenBank database. The phylogenetic analyses validated the monophyly of *Kingsleya*. In addition, 75% of the intraspecific relationships of this genus were clearly evidenced. In addition, it was possible to identify a new species from Piauí. Support for the distribution patterns outlined in this study is found in the convergence of morphological and molecular evidence.

Keywords: Phylogeny, distribution, freshwater crab.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	14
2 OBJETIVOS.....	19
2.1 OBJETIVO GERAL.....	19
2.1.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	19
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	20
3.1 Análise morfológica.....	20
3.2 Extração DNA, PCR e sequenciamento.....	21
3.3 Análise de dados moleculares.....	23
4 RESULTADOS.....	26
4.1 Filogenia molecular.....	26
4.2 Taxonomia.....	28
5 DISCUSSÃO.....	40
6 CONCLUSÃO.....	46
REFERÊNCIAS.....	47

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. A-D. Macho parátipo *Kingsleya* sp. nov. (LACRUSE 306): Região distal do primeiro gonópodo (G1) esquerdo em vista esternal, lateral, mesial e abdominal, respectivamente. Abreviaturas: pa, placa apical; ld, lobo distal da placa apical; ca, campo de espinhos apicais; sl, sutura lateral; pms, processo mesial; pm, processo marginal; sm, sutura marginal; lp, lóbulo proximal da placa apical. Barra de escala 2 mm.

Figura 2. Árvore filogenética molecular representada com valores de bootstrap para Maximum Likelihood (ML) e de posterior probability para Inferência Bayesiana (IB) de duas sequências mitocondriais parciais (COI e 16S), mostrando a relação das espécies dentro do gênero *Kingsleya*, incluindo *Fredius* como grupo externo..... **26**

Figura 3. *Kingsleya* sp. nov., macho holótipo, lc 48,9 mm, cc 32,5mm (MZUSP 42708): A, vista dorsal; B, vista cefalotórax frontal; C, vista cefalotórax ventral, indivíduo sem quela direita e o terceiro pereópodo; D, E, vista lateral do quelípodo direito e esquerdo, respectivamente do parátipo (LACRUSE 306). Barras de escala: A–E, 20 mm..... **29**

Figura 4. *Kingsleya* sp. nov.: Fêmea parátipo, lc 60,8 mm, cc 56,6 mm (MZUSP 42709): A, habitus, vista dorsal; B, cefalotórax, vista ventral. *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro e Santana, 2016, fêmea parátipo, lc 41,5 mm, cc 26,7 mm (MZUSP 34628): C, cefalotórax, vista ventral. *Kingsleya parnaiba* Pralon et al., 2020, fêmea parátipo, lc 52,5 mm, cc 35 mm (MZUSP 40266). D, cefalotórax vista ventral. Notar as diferenças no sexto somito e no télson da fêmea (setas vermelhas). Barras de escala: 20 mm. Imagens combinadas com Pralon et al., 2020..... **31**

Figura 5. *Kingsleya parnaiba* Pralon et al., 2020, macho holótipo (MZUSP 40264): A-D, região distal do primeiro gonópodo (G1) esquerdo em vista esternal, lateral, mesial e abdominal, respectivamente. *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro e Santana, 2016, macho parátipo (MZUSP 9699): E-H, região distal do primeiro gonópodo (G1) esquerdo em vista esternal, lateral, mesial e abdominal, respectivamente. *Kingsleya* sp. nov. macho parátipo (LACRUSE 306): I-L, região distal do primeiro gonópodo (G1) esquerdo em vista esternal, lateral, mesial e pleonal, respectivamente. Notar as diferenças na curvatura da superfície pleonal (setas brancas); porção medial do processo mesial (setas verdes); porção proximal

da placa apical (setas amarelas); processo mesial e placa apical (setas vermelhas); lobo proximal da placa apical com uma protuberância basal semicircular (setas azuis). Barras de escala: A-L, 2mm. Imagens combinadas com Pralon et al., 2020 **35**

Figura 6. Mapa de distribuição baseado na localidade-tipo e Bacias Hidrográficas dos *Kingsleya* na região neotropical..... **40**

Figura 7. Mapa de distribuição baseado na localidade-tipo dos *Kingsleya* na região neotropical..... **42**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies de *Kingsleya* examinadas quanto à sua morfologia. (LACRUSE), Laboratório de Crustáceos do Semiárido da Universidade Regional do Cariri; Laboratório de Sistemática Zoológica da UNESP – Campus Botucatu (LSZ); (MZUSP), Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.....**20**

Tabela 2. Espécies de *Kingsleya* incluídas nas análises filogenéticas moleculares. Os espécimes sequenciados neste estudo estão marcados em negrito. (LACRUSE), Laboratório de Crustáceos do Semiárido da Universidade Regional do Cariri; (MZUSP), Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.....**23**

1 INTRODUÇÃO

A região neotropical abrange todo o continente sul-americano, América Central, México, ilhas do Caribe e sul da Flórida, apresentando um clima que varia desde o tropical, com águas mais quentes, até o subtropical, com águas mais frias, como observado no sul do Brasil, Uruguai, Paraguai, Argentina e Chile (Cumberlidge *et al.*, 2014). Ecossistemas aquáticos dessa região possuem grande diversidade biológica e como parte da fauna dos ambientes dulcícolas destacam-se os caranguejos Eubrachyura, que são divididos em duas grandes famílias: Trichodactylidae H. Milne Edwards, 1853 e Pseudothelphusidae Ortmann, 1893 (Rodríguez, 1982; Magalhães e Türkay, 1996). Ambas as famílias são caracterizadas pelo desenvolvimento direto e com um ciclo de vida completamente desvinculado do ambiente marinho (Klaus *et al.*, 2011).

Os tricodactíledeos são encontrados no Brasil em rios de planícies, entretanto existem registros com altitudes superiores a 700 metros (Gomides *et al.*, 2009 e Rosa *et al.*, 2009). Já os Pseudothelphusidae são tipicamente encontrados em pequenos riachos situados entre 400 m e 3.000 m acima do nível do mar, o que pode refletir uma maior adaptação à vida semiterrestre quando comparado aos tricodactíledeos. Sua distribuição geográfica abrange desde o México até o Brasil (Álvarez *et al.*, 2020; Cumberlidge *et al.*, 2014; Magalhães e Türkay, 2008). Os caranguejos Pseudothelphusidae reúnem atualmente cerca de 49 gêneros e 309 espécies, e no Brasil são conhecidas atualmente 21 espécies em 5 gêneros (Álvarez *et al.*, 2020; Santos, 2020).

Em meados de 2020, a superfamília Pseudothelphusoidea recebeu um novo arranjo taxonômico (Álvarez *et al.*, 2020), modificação semelhante às classificações baseadas em tribos propostas por Rodríguez (1982), porém no renovado sistema taxonômico, duas famílias foram destacadas: Epiloboceridae, que inclui o gênero *Epilobocera* Stimpson, 1860, e uma redefinição de Pseudothelphusidae, abarcando os demais gêneros conhecidos. Sendo assim, atualmente, Pseudothelphusidae é subdividida em oito subfamílias: Guinotiinae, Hypolobocerinae, Kingsleyinae, Potamocarcininae, Pseudothelphusinae, Ptychophallinae, Raddausinae e Strengeriana. A faixa de distribuição de cada subfamília corresponde a uma área geográfica diferente, onde a subfamília Kingsleyinae é tida como a divisão oriental

de Pseudothelphusidae por ser exclusiva da América do Sul (Magalhães, 2003; Pedraza *et al.*, 2016). Descrito por Ortmann, 1897, para abrigar *Potamia latifrons* (Randall, 1840), *Kingsleya* manteve-se monoespecífico até Bott (1970) adicionar mais espécies a este gênero com base na disposição das estruturas apicais do primeiro apêndice sexual masculino (primeiro gonópodo, G1). Posteriormente o táxon sofreu uma emenda por Pretzmann (1972) na qual sua diagnose também passa a incluir a morfologia do terceiro maxilípede. Por sua vez, Rodríguez (1982) incluiu três novos gêneros na família, elevou a categoria de gênero os subgêneros de *Eudaniela* Pretzmann, 1971 e considerou *Guinotia* (*Aspöckia*) Pretzmann, 1967 sinônimo de *Fredius* (Mendoza, 2015).

Atualmente Kingsleyinae é composta por 15 gêneros, dos quais *Kingsleya* tem 11 espécies: *K. attenboroughi* Pinheiro e Santana, 2016; *K. besti* Magalhães, 1990; *K. castrensis* Pedraza, Martinelli-Filho e Magalhães, 2015; *K. celioi* Pedraza e Tavares, 2015; *K. gustavoi* Magalhães, 2005; *K. hewashimi* Magalhães e Türkay, 2008; *K. junki* Magalhães, 2003; *K. latifrons* (Randall, 1840); *K. parnaíba* Pralon *et al.*, 2020; *K. siolii* (Bott, 1967); *K. ytupora* Magalhães, 1986, encontradas especificamente no Brasil, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela (Mendoza, 2015; Pinheiro e Santana, 2016; Pralon *et al.*, 2020).

Espécies de *Kingsleya*, são encontradas em corpos d'água doce com características que variam entre fundo rochoso e arenoso, como também com resíduos foliares e ramos submersos, onde esse diversificado grupo de invertebrados compõe parte importante da comunidade de estruturas aquáticas colaborando com funções essenciais como o ciclagem de nutrientes e o fluxo de energia (Hill e O'Keeffe 1992; Magalhães, 2016). Ao analisar *K. castrenses*, Martinelli-Filho *et al.*, (2019), observaram aspectos da variação morfológica, dimorfismo sexual, heteroquelia e lateralidade nesta espécie. Características que apontam para um possível comportamento agressivo e territorialista, ponto importante para entender as características ecológicas e comportamentais desse grupo.

Com a ocorrência restrita conhecidas apenas das localidade-tipo, espécies desse gênero em geral apresentam sua maior diversidade na bacia amazônica (Magalhães, 2016). Contudo, em estudos recentes, espécies como *K. attenboroughi*

e *K. parnaiba* têm sido encontradas em enclaves de mata em áreas de brejos nordestinos e áreas de transição entre o Cerrado e a Caatinga. Estas espécies, até o presente momento, são consideradas endêmicas e restritas às áreas de florestas úmidas do interior do Ceará e Piauí, respectivamente (Pinheiro e Santana, 2016; Pralon *et al.*, 2020).

Haffer (1969), postulou que a Floresta Amazônica, durante vários períodos climáticos secos do Pleistoceno e pós-Pleistoceno, foi dividida em várias florestas menores que foram isoladas por extensões de vegetação aberta e não florestal, e que as florestas remanescentes, conhecidas como "áreas de refúgio", serviram como abrigo para numerosas populações de animais da floresta que se desviaram umas das outras durante os períodos de isolamento geográfico e que, dentro desses refúgios, a evolução e diversificação das espécies poderiam ocorrer de forma isolada, levando à especiação e, voltando a unir-se, quando o espaço aberto que as separava voltou a ficar coberto de floresta.

Ainda hoje, na região da Caatinga, são frequentemente encontrados indícios dessas mudanças entre fases de semiárido e umidade, de crescimento e redução, dado que a configuração global do bioma demonstra que, após a sedimentação e erosão das rochas do escudo basal brasileiro entre os períodos Terciário e Quaternário, as fases de aridez, durante essas variações, propiciaram o surgimento desse ecossistema, com uma vegetação que varia entre trechos de floresta úmida, savana e campos pedregosos devido às condições climáticas, características do solo e níveis de precipitação, contribuindo para a extensa distribuição fitogeográfica da Província das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF) (Fernandes e Queiroz, 2018).

Ainda são claramente encontrados remanescentes de Mata Atlântica encravados na Caatinga, com distribuição de plantas e vertebrados terrestres em áreas de endemismo reconhecidas para esse bioma, como Brejos Nordestinos ou Brejos de Altitude (Cardoso, 2011). Em ambientes úmidos de Brejos de Altitude e enclaves de Mata Atlântica, como o observado na Chapada do Araripe, é possível

encontrar espécies que dependem da quantidade de chuva e umidade exclusivos deste tipo de ambiente e ausentes nas demais áreas da Caatinga (Santos *et al.*, 2020).

Pouco se sabe sobre as relações de parentesco entre as espécies de *Kingsleya*. Análises filogenéticas facilitam estudos comparativos, permitindo o entendimento de características compartilhadas e traços que evoluíram de forma convergente ou divergente entre as espécies. Além disso, uma compreensão clara das relações entre as espécies pode ajudar a identificar padrões de adaptação e especialização em diferentes ambientes ou condições ecológicas. As recentes análises filogenéticas moleculares, com seis genes codificadores de proteínas nucleares e dois genes mitocondriais, que incluem representantes da família Pseudothelphusidae apareceram em Tsang *et al.*, (2014), nas quais esta foi apontada como um grupo parafilético dentro dos Eubrachyura. No estudo de Álvarez *et al.*, (2020), estes autores combinaram evidências moleculares com características morfológicas do primeiro gonópodo masculino. Essa abordagem visava superar as limitações das categorias taxonômicas fundamentadas unicamente em análises moleculares. Tal combinação propiciou uma compreensão mais ampla da irradiação dos grupos ancestrais ao longo do tempo, levando à atual estruturação da subfamília Kingsleyinae. Contudo, o estudo não entrou em detalhes específicos em nível de gênero.

A investigação das relações de parentesco entre as espécies de *Kingsleya*, combinada com análises filogenéticas utilizando dados morfológicos e moleculares permite reconstruir a história evolutiva deste grupo, proporcionando o estudo da diversificação das espécies ao longo do tempo. A análise de áreas relictuais em outras regiões do nordeste brasileiro é crucial, não só para a potencial descoberta de novas espécies, mas também para o melhor entendimento da distribuição das espécies mais recentemente identificadas e sua relação com congêneres da região amazônica. Além disso, o presente trabalho tem o potencial de servir como base para futuras pesquisas e para a implementação de medidas de proteção para as localidades-tipo, bem como, para as espécies estudadas, uma vez que, conforme destacado por Correia *et al.*, (2020), Sampaio *et al.*, (2021) e Pinheiro *et al.*, (2021), a abundância e área de distribuição da fauna nordestina podem estar sendo

afetadas por intervenções humanas devido à exploração abusiva dos recursos naturais disponíveis no entorno das localidades-tipo. Especificamente, na Chapada do Araripe, local em que *K. attenboroughi* é encontrada, o ambiente enfrenta desafios como o desmatamento em suas margens, delimitadas por fazendas e currais. Essas atividades intensificam a pressão sobre os recursos hídricos, um elemento intrinsecamente ligado à qualidade ambiental da região, que já é precariamente disponível (Pinheiro e Santana, 2016).

6 CONCLUSÃO

As análises filogenéticas corroboraram o monofiletismo das *Kingsleya*. Ficaram evidenciadas 75% das relações intraespecíficas desse gênero, bem como foi identificada a singularidade de uma nova espécie.

Conforme estudos preconizam, mesmo com sua ampla disseminação, principalmente na bacia Amazônica, a exploração dessas áreas relictuais no Nordeste e em outras localidades, torna-se primordial para alcançar um conhecimento abrangente dos aspectos biológicos e ecológicos dos caranguejos dulcícolas. O isolamento da população de caranguejos dulcícolas no Nordeste enfatiza a relevância desses organismos na reconstrução das narrativas biogeográficas entre a Amazônia e a Mata Atlântica, ambas ricas em diversidade. Além disso, os padrões de distribuição delineados aqui encontram suporte na convergência de evidências morfológicas e moleculares.

Portanto, a proteção efetiva das áreas onde esses caranguejos ocorrem garantirá não apenas a sobrevivência dessas subpopulações, mas também a preservação dos corpos d'água e do remanescente de vegetação natural, evitando assim a extinção.

REFERÊNCIAS

ÁLVAREZ, Fernando *et al.* Revision of the higher taxonomy of Neotropical freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae, based on multigene and morphological analyses. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2020.

BARROS, José Sidiney. GEOLOGIA DA BACIA DO RIO GUARIBAS. **Revista da Academia de Ciências do Piauí**, v. 3, n. 3, 2022.

BOEGER, WALTER A. Estado da Arte e Perspectivas para a Zoologia no Brasil, 2009.

BOTT, Richard. Die Süßwasserkrabben von Afrika (Crust., Decap.) und ihre **Stammesgeschichte**. 1955.

CARDOSO, Zandra Zangrando. **A ligação histórica entre os Biomas Amazônia e Mata Atlântica através da Caatinga: Brejos de altitude**. Monografia (Licenciatura em Ciências Biológicas) - UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA, 2011.

COLAVITE, Jessica *et al.* Molecular phylogeny of Thoe Bell, 1836 (Crustacea, Brachyura, Majoidea). **Nauplius**, v. 30, 2022.

CORREIA, Dennis Bezerra *et al.* Etnobiologia do caranguejo *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana 2016 na Área de Proteção Ambiental Chapada do Araripe. **Research, Society and Development**, v. 9, n. 12, p.e19091210827-e19091210827, 2020.

CUMBERLIDGE, Neil *et al.* The significance of female dimorphic characters of primary freshwater crabs for the systematics of Eubrachyura (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Journal of Crustacean Biology**, v. 41, n. 4, p. 058, 2021.

CUMBERLIDGE, Neil; ALVAREZ, Fernando; VILLALOBOS, Jose-Luis. Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. **ZooKeys**, n. 457, p. 133, 2014.

DE ARAUJO SOUSA, Francisco Wellington; LIMA, Iracilde Maria Moura Fé. DIAGNÓSTICO SOCIOAMBIENTAL DA PORÇÃO OESTE DA BACIA HIDROGRÁFICA DO RIO GUARIBAS, PIAUÍ. **Revista da Academia de Ciências do Piauí**, v. 2, n. 2, 2021.

SOUSA, Francisco Wellington De Araújo; LIMA, Iracilde Maria De Moura Fé; VALLADARES, Gustavo S. ANÁLISE DO RELEVO A PARTIR DE IMAGENS SRTM DA PORÇÃO OESTE DA BACIA HIDROGRÁFICA DO RIO GUARIBAS, SEMIÁRIDO PIAUIENSE. **OKARA: Geografia em Debate**, v. 15, n. 1, 2021.

FERNANDES, Moabe Ferreira; QUEIROZ, Luciano Paganucci de. Vegetação e flora da Caatinga. **Ciência e cultura**, v. 70, n. 4, p. 51-56, 2018.

FOLMER, O. *et al.* DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. **Mol. Mar. Biol. Biotechnol.** 1994.

GOMIDES, Samuel Campos *et al.* Novo registro altitudinal de *Trichodactylus fluviatilis* (LATREILLE, 1828)(Decapoda, Trichodactylidae) no Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 31, n. 3, p. 327-330, 2009.

HAFFER, Jürgen. Speciation in Amazonian Forest Birds: Most species probably originated in forest refuges during dry climatic periods. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131-137, 1969.

HUELSENBECK, J. P.; RONQUIST, F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17, 754–755 (2001). **Scientific Reports**, v. 11, p. 16055, 2001.

JÉGU, M. Influência das alterações climáticas do quaternário sobre a distribuição e evolução dos peixes na Amazônia. **Revista Brasileira de Genética**, v. 15, p. 234-234, 1992.

RONQUIST, Fredrik; HUELSENBECK, John P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics**, v. 19, n. 12, p. 1572-1574, 2003.

HULTGREN, Kristin M.; STACHOWICZ, John J. Molecular phylogeny of the brachyuran crab superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 48, n. 3, p. 986-996, 2008.

KLAUS, Sebastian; YEO, Darren CJ; AHYONG, Shane T. Freshwater crab origins—laying Gondwana to rest. **Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology**, v. 250, n. 4, p. 449-456, 2011.

LAVINA, E. L.; FAUTH, G. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. **Biogeografia da América do Sul, Padrões e Processos**. Editora Roca, São Paulo, p. 3-13, 2011.

LIMA-GOMES, Renata Cristina de. **Análise filogenética dos caranguejos dulcícolas da família Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) com base no estudo morfológico-anatômico do esqueleto gástrico**. Tese (Doutorado em Biologia Tropical e Recursos Naturais) - INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA, 2017.

LONDE, Bruna Pires *et al.* **Estrutura populacional do caranguejo *Dilocarcinus pagei* (Decapoda, Trichodactylidae) no rio Araguari, Minas Gerais**. Monografia (Ciências Biológicas) - UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA, 2021.

MAGALHÃES, Célio. Revisão taxonômica dos caranguejos de água doce brasileiros da família Pseudothelphusidae (Crustacea, Decapoda). **Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas**, v. 9, n. 4, p. 609-636, 1986.

MAGALHÃES, Célio. The occurrence of freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae, Trichodactylidae) in the Rio Xingu, Amazon Region, Brazil, with description of a new species of Pseudothelphusidae. **Amazoniana**, v. 17, n. 3/4, p. 377-386, 2003.

MAGALHÃES, Célio; TÜRKAY, M. A new species of *Kingsleya* from the Yanomami Indians area in the upper Rio Orinoco, Venezuela. **Senckenbergiana biológica**, v. 88, p. 231-237, 2008.

MAGALHÃES, Célio. Avaliação dos Pseudotelfusídeos (Decapoda: Pseudotelfusidae). **Livro Vermelho dos crustáceos do Brasil: avaliação**, v. 2014, p. 441-458, 2010.

MAGALHÃES, Célio *et al.* Diversity, distribution and conservation of freshwater crabs and shrimps in South America. **A global overview of the conservation of freshwater decapod crustaceans**, p. 303-322, 2016.

MANTELATTO, Fernando L. *et al.* Combined multigene and morphological analysis reveals lineage-specific diversification of the neotropical freshwater crabs of the genus *Fredius* Pretzmann, 1967 (Brachyura, Pseudothelphusidae). **Systematics and Biodiversity**, v. 20, n. 1, p. 1-15, 2022.

MARTINELLI FILHO, José E. *et al.* Heterochely and laterality in *Kingsleya castrensis* Pedraza, Martinelli-Filho & Magalhães, 2015 (Decapoda, Pseudothelphusidae). **Crustaceana**, v. 92, n. 4, p. 415-427, 2019.

MENDOZA, Manuel Enrique Pedraza. **Morfologia, taxonomia e análise cladística da tribo Kingsleyini (Crustacea: Decapoda)**. 2015. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015. Disponível em: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/38/38131/tde-16032016-122758/>. Acesso em: 03 maio 2023.

MORLEY, Robert J. *et al.* **Origin and evolution of tropical rain forests**. John Wiley & Sons, 2000.

NASCIMENTO, Carlito Alves do *et al.* Mating behavior of the freshwater crab *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro and Santana, 2016 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae). **Nauplius**, v. 28, 2020.

PEDRAZA, Manuel; TAVARES, Marcos; MAGALHAES, Celio. A new genus of freshwater crab of the tribe Kingsleyini Bott, 1970 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) with description of a new species from Mato Grosso, Brazil. **Zootaxa**, v. 4173, n. 1, p. 94-100, 2016.

PINHEIRO, Allysson P. *et al.* A new and endangered species of *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 4171, n. 2, p. 365-372, 2016.

PINHEIRO, Allysson Pontes *et al.* EDUCAÇÃO AMBIENTAL COMO FERRAMENTA DE CONSERVAÇÃO DO CARANGUEJO DE ÁGUA DOCE *KINGSLEYA ATTENBOROUGH* PINHEIRO & SANTANA, 2016 NO DISTRITO DE

ARAJARA, BARBALHA, CEARÁ. **Revista de Extensão da URCA**, v. 1, n. 1, p. 297–302-297–302, 2021.

PRALON, Bruno; PINHEIRO, Allysson P.; SANTANA, William. New species of freshwater crab genus *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Piauí, northeastern Brazil. **Nauplius**, v. 28, 2020.

POETTINGER, Theodor S.; KLAUS, Sebastian; SCHUBART, Christoph D. Phylogenetic relationships among neotropical freshwater crabs of the Pseudothelphusidae (Decapoda, Brachyura) and the taxonomic position of Ptychophallus and related genera. **Crustaceana**, v. 89, n. 14, p. 1717-1728, 2016.

ROCHA, Daniel Gomes da; KAEFER, Igor L. What has become of the refugia hypothesis to explain biological diversity in Amazonia?. **Ecology and evolution**, v. 9, n. 7, p. 4302-4309, 2019.

RONQUIST, Fredrik; HUELSENBECK, John P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics**, v. 19, n. 12, p. 1572-1574, 2003.

ROSA, Fábio Ricardo da *et al.* Distribuição de caranguejos Trichodactylidae (Crustacea, Brachyura) em alagados do Pantanal Mato-Grossense (Brasil) e sua correlação com a proximidade do rio Cuiabá e cobertura vegetal. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 49, p. 311-317, 2009.

SAMPAIO, Raimundo Samuel Leite *et al.* Revisão bibliográfica e análises de visualizações sobre *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). **Research, Society and Development**, v. 10, n. 6, p. e18010615272-e18010615272, 2021.

SANTOS, Livanio Cruz dos. **Caranguejo relictual na Serra da Ibiapaba: o que nos diz a teoria dos refúgios?** Tese (doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ, 2020.

SANTOS, Livanio C. *et al.* A new species of freshwater crab genus *Fredius* Pretzmann, 1967 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from a naturally isolated orographic forest enclave within the semiarid Caatinga in Ceara, northeastern Brazil. **PeerJ**, v. 8, p. e9370, 2020.

SANTOS, Viviane M.; DA SILVA CÁCERES, Marcela E.; LÜCKING, Robert. Diversity of foliicolous lichens in isolated montane rainforests (Brejos) of northeastern Brazil and their biogeography in a neotropical context. **Ecological Research**, v. 35, n. 1, p. 182-197, 2020.

TAMURA, Koichiro; STECHER, Glen; KUMAR, Sudhir. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. **Molecular biology and evolution**, v. 38, n. 7, p. 3022-3027, 2021.

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. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu068>.

WOLFE, Joanna M. et al. Convergent adaptation of true crabs (Decapoda: Brachyura) to a gradient of terrestrial environments. **BioRxiv**, p. 2022.12.09.519815, 2022.

XIA, Xuhua et al. Assessing substitution saturation with DAMBE. **The phylogenetic handbook: a practical approach to DNA and protein phylogeny**, v. 2, p. 615-630, 2009.

XIA, X.; XIE, Z. DAMBE: software package for data analysis in molecular biology and evolution. **Journal of heredity**, v. 92, n. 4, p. 371-373, 2001.

ZANELLA, F. C. V. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**, p. 198-220, 2011.