



UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

ANA PAULA LEITE KOCHENBORGER

**CAMARÕES DO GÊNERO *Thor* KINGSLEY, 1878 (DECAPODA: CARIDEA):
REDESCRIÇÃO DE *Thor manningi* CHACE, 1972 E DESCRIÇÃO DE NOVA
ESPÉCIE BASEADA EM DADOS MORFOLÓGICOS E MOLECULARES**

PORTO ALEGRE
2020

ANA PAULA LEITE KOCHENBORGER

**CAMARÕES DO GÊNERO *Thor* KINGSLEY, 1878 (DECAPODA: CARIDEA):
REDESCRIBÇÃO DE *Thor manningi* CHACE, 1972 E DESCRIBÇÃO DE NOVA
ESPÉCIE BASEADA EM DADOS MORFOLÓGICOS E MOLECULARES**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia comparada

Orientador (a): Prof^ª. Dra. Mariana Terossi Rodrigues Mariano

ANA PAULA LEITE KOCHENBORGER

**CAMARÕES DO GÊNERO *Thor* KINGSLEY, 1878 (DECAPODA: CARIDEA):
REDESCRIBÇÃO DE *Thor manningi* CHACE, 1972 E DESCRIBÇÃO DE NOVA
ESPÉCIE BASEADA EM DADOS MORFOLÓGICOS E MOLECULARES**

Aprovada em ____ de _____ de ____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Fabrício Lopes de Carvalho
Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB)

Dr. Felipe Bezerra Ribeiro
Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

Dr. Gabriel Lucas Bochini
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente a toda minha família, especialmente aos meus pais Cecília e Lauro, a minha irmã Gabriela, meus sobrinhos e meus filhos caninos Fiona e Scooby por todo o suporte e amor incondicional durante minha trajetória acadêmica. Sem vocês nada disso poderia ter sido realizado!

A minha orientadora Prof^ª. Dra. Mariana Terossi Rodrigues Mariano por ter me acolhido nessa empreitada, sempre me auxiliando e guiando. Agradeço também pelas conversas e trocas de experiências, e por ser sempre muito atenciosa e dedicada.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida. Agradeço ao suporte financeiro da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Temático BIOTA Proc. 2010/50188-8 concedido ao Prof. Fernando Mantelatto, bolsa PD 2011/11901-3 concedida a Profa. Mariana Terossi), CNPq (Universal 421193/2018-2 concedido a Profa. Mariana Terossi, Universal 421963/2016-6 concedido ao Prof. Alexandre Almeida) que financiaram as coletas de exemplares no litoral de São Paulo e Pernambuco. Ao Programa de Apoio à Pós Graduação da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (PROAP/CAPES) pelos apoios financeiros concedidos durante a realização deste projeto.

Ao Prof. Dr. Luiz Alexandre Campos (UFRGS) e Prof. Dr. Fabrício Lopes de Carvalho (UFSB), por terem participado de minha banca de acompanhamento e aos Prof. Dr. Fabrício, Dr. Felipe Bezerra Ribeiro (UFRGS) e Dr. Gabriel Lucas Bochini (UFPE) por terem aceitado ser minha banca avaliadora e por todas as dicas e sugestões para a dissertação.

Aos curadores e pesquisadores que contribuíram com empréstimos, doações e/ou transportaram espécimes para este trabalho: Alexandre Almeida (UFPE), Amanda Bemis (UF), Felipe Bezerra (UFRGS) Fernando Mantelatto (CCDB/FFCLRP/USP), Gabriel Bochini (UFPE), Gustav Paulay (UF), Irene Cardoso (MNRJ), John Slapcinsky (UF), Luís Ernesto Bezerra (LABOMAR/UFC), Marcos Tavares (MZUSP) e Maria José Coelho.

Ao técnico molecular Thiago Paim por todo suporte e auxílio durante o processo de extração, ampliação e purificação do DNA. A Dra. Amanda Windsor por ter analisado o holótipo de *Thor manningi* na United States National Museum (USNM) que foi imprescindível para a elaboração deste trabalho. Ao Instituto de Biociências, ao Departamento de Zoologia, ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal (UFRGS) e todos os seus funcionários pela infraestrutura e auxílio durante a execução deste estudo.

A todo o Laboratório de Carcinologia da UFRGS por ter me aceitado e acolhido ao longo desses dois anos. Augusto Huber, Amanda Horch, Camila Wood, Diego Kenne, Felipe Ribeiro, Fernanda Zanini, Giovanna Moreira, Giovanna Oliveira, Karmine Pasinato, Kelly Martinez, Mariana Marques, Victória Cassel, Paula Beatriz de Araújo e Mariana Terossi com certeza vocês constituem uma parte especial da minha trajetória acadêmica e pessoal. Em especial, a minha colega de mestrado, laboratório e grande amiga Karmine Pasinato por todas as conversas e momentos que passamos juntas. Te conhecer e compartilhar tantas experiências contigo foi maravilhoso. Certamente, um dos grandes presentes que este mestrado me deu. Aos meus amigos Gabriela Varela, Jhonata Dihl e Tarso Mattos por estarem comigo, me apoiarem e motivarem a sempre correr atrás dos meus objetivos.

SUMÁRIO

Apresentação.....	1
Resumo.....	2
Abstract.....	3
Introdução Geral	4
Objetivos	13
Referências	14
Capítulo I: Camarões do gênero <i>Thor</i> Kingsley, 1878 (Decapoda: Caridea): Redescrção de <i>Thor manningi</i> Chace, 1972 e descrição de nova espécie baseada em dados morfológicos e moleculares.....	23
Considerações Finais	71

APRESENTAÇÃO

A presente dissertação está estruturada em “Resumo”, “Abstract”, “Introdução Geral”, “Objetivos”, “Capítulo I” e “Considerações Finais” a fim de proporcionar um melhor entendimento a respeito das relações taxonômicas do camarão carídeo *Thor manningi*. A “Introdução Geral” corresponde a uma síntese acerca de taxonomia molecular e da história taxonômica da espécie alvo deste estudo. O “Capítulo I” caracteriza a posição taxonômica de *Thor manningi* ao longo de sua distribuição através de dados morfológicos e moleculares e apresenta a descrição de uma nova espécie para o gênero. As “Considerações Finais” consistem nas principais conclusões obtidas a partir deste estudo. A dissertação está formatada de acordo com as regras da revista Zoological Studies.

RESUMO

Thor manningi possui uma ampla distribuição atlântica, sendo a única dentre as 15 espécies de camarões do gênero *Thor* que possui um vasto registro de ocorrência no Brasil. Este gênero possui um histórico taxonômico complicado e, recentemente, análises moleculares verificaram a existência de espécies crípticas ao longo da grande distribuição de *Thor amboinensis*. Como os espécimes brasileiros nunca foram estudados, apenas o seu registro de ocorrência foi reportado, este trabalho realiza uma revisão taxonômica de *T. manningi*, incluindo espécimes oriundos do Mar do Caribe e do Brasil, a partir de dados morfológicos e moleculares, para verificar a possível existência de espécies crípticas ao longo de sua distribuição. As reconstruções filogenéticas (Verossimilhança e Análise Bayesiana) e divergências genéticas (distância-p) foram baseadas em dois genes mitocondriais (16S e COI) e revelaram a existência de duas linhagens distintas incluindo os espécimes previamente identificados como *T. manningi*: uma restrita ao Panamá e a outra com espécimes do Panamá e do Brasil. A partir da comparação morfológica com o espécime-tipo, verificou-se que a linhagem com espécimes do Brasil e do Panamá corresponde a *T. manningi* e a ampla distribuição atlântica foi confirmada para a espécie. Características morfológicas confirmaram que a outra linhagem representa uma nova espécie de *Thor*, que é descrita no presente estudo e pode ser separada de *T. manningi* pelos dentes na região supraorbital e na margem anteroventral da carapaça.

Palavras-chave: chave de identificação, Oceano Atlântico, espécies crípticas, COI, 16S.

ABSTRACT

Thor manningi has a wide Atlantic distribution, being the only one among the 15 species of shrimp of the genus *Thor* that has a vast occurrence record on Brazil. This genus has a complicated taxonomic history and, recently, molecular analyzes have verified the existence of cryptic species over the large distribution of *Thor amboinensis*. As brazilian specimens have never been studied, only their occurrence record has been reported, this work realize a taxonomic review of *T. manningi*, including specimens from the Caribbean Sea and Brazil, based in morphological and molecular data, to verify the possible existence of cryptic species across their distribution. The phylogenetic reconstructions (Maximum Likelihood and Bayesian Inference) and genetic divergences (p-distance) were based on two mitochondrial genes (16s and COI) and revealed the existence of two distinct lineages including the specimens previously identified as *T. manningi*: one restricted to Panamá and other with specimens from Panamá and Brazil. From the morphological comparison with the type specimen, it was verified that the lineage that has specimens from Brazil and Panamá corresponds to *T. manningi*, confirming a wide Atlantic distribution for the species. Morphological characteristics confirmed that the other lineage represents a new species of *Thor*, which is described in the present study and can be separated from *T. manningi* by the teeth present in the supraorbital region and in the anteroventral margin of carapace.

Keywords: identification key, Atlantic Ocean, cryptic species, COI, 16S.

INTRODUÇÃO GERAL

Taxonomia molecular

Taxonomia é a ciência de caracterizar, classificar e nomear táxons (Schlick-Steiner et al. 2010). Essa é imprescindível para a compreensão da biodiversidade, sendo fundamental para o desenvolvimento de outras áreas de estudos (Wilson 2004). Tradicionalmente, a delimitação taxonômica das espécies é realizada a partir de um conjunto de características morfológicas evidentes (Cook et al. 2010). No entanto, a delimitação de espécies baseada somente em um critério operacional tem sido discutida (De Queiroz 2007). Segundo este autor, a morfologia representaria apenas um aspecto da diversidade biológica e seriam necessárias novas linhas de evidências para a formação de uma hipótese taxonômica consistente. Nesse contexto, surgiu a taxonomia integrativa proposta por Dayrat (2005) que busca a delimitação das espécies a partir de perspectivas múltiplas e complementares, através da integração da taxonomia tradicional a novas abordagens como a filogeografia, anatomia comparada, genética populacional, ecologia, biologia comportamental, entre outras. De acordo com Dayrat (2005), a utilização de métodos multidisciplinares na delimitação de espécies deveria se tornar uma prática padrão em taxonomia, pois táxons propostos com base em dados integrados são hipóteses mais bem definidas e suportadas, facilitando inclusive o desenvolvimento de outros estudos. Dessa forma, qualquer informação que auxilie na delimitação das espécies é vista como benéfica e os debates acerca de qual metodologia deve ser utilizada seriam ineficazes (Pires and Marinoni 2010).

Além disso, o uso da morfologia como única fonte de informação pode gerar algumas limitações, como identificações erradas devido a plasticidade fenotípica e

variabilidade genética dos caracteres diagnósticos, dificuldade do reconhecimento de diferentes estágios do desenvolvimento, uma vez que os táxons são descritos apenas em um estágio de vida, e a identificação de espécies crípticas (Hebert et al. 2003). As espécies crípticas são definidas como duas ou mais espécies classificadas como uma única espécie nominal por serem morfologicamente indistinguíveis (Bickford et al. 2007). Por isso, a taxonomia integrativa tem sido muito utilizada na delimitação de espécies crípticas, que são relativamente comuns nos principais táxons e habitats do ambiente marinho. Sua abundância reflete tanto o estudo inadequado da morfologia dos organismos vivos (pseudo-criptoespécies), bem como a divergência em habitat e história de vida sem uma diversificação morfológica evidente paralela (Knowlton 1986 1993). Por essa razão, seu reconhecimento é difícil ou mesmo impossível usando métodos taxonômicos tradicionais, apenas morfologia (Mathews and Anker 2009). Nesse contexto, a sistemática molecular tem sido uma importante ferramenta para estudar os padrões de biodiversidade e para o reconhecimento de espécies crípticas (Bickford et al. 2007).

Atualmente, por ser uma metodologia relativamente rápida e possibilitar o acesso a diversos caracteres indicados na forma de nucleotídeos, os dados moleculares são bastante utilizados como ferramenta alternativa e complementar à morfologia para a delimitação de espécies (Avice 2004; Cook et al. 2010). Em Decapoda, genes mitocondriais são comumente utilizados como ferramenta para a solução de problemas taxonômicos e filogenéticos (Lefébure et al. 2006; Pileggi and Mantelatto 2010; Carvalho et al. 2013; De Grave et al. 2014; Terossi et al. 2017; Oliveira et al. 2019). Isso ocorre, pois, a quantidade de genoma mitocondrial em uma célula é superior à de genoma nuclear, facilitando assim a sua amplificação e utilização (Schubart 2009).

Além disso, genes mitocondriais possuem maior taxa de mutação, podendo acumular um sinal filogenético em um tempo relativamente menor, e, por serem herdados de forma uniparental, a sua interpretação é mais simplificada (Schubart 2009).

O citocromo c oxidase subunidade I (COI) é um gene codificante, seu produto consiste em uma proteína essencial na sequência final da cadeia respiratória (Schubart et al. 2000). Por ser um marcador de variação rápida, ele é um dos genes mitocondriais utilizados para separar táxons que não haviam sido identificados com base apenas na morfologia (Hillis 1987), cuja variabilidade morfológica foi considerada insuficiente ou inconclusiva (Tourinho et al. 2012) ou apenas não percebida (Gusmão et al. 2006; Santos et al. 2006). Ademais, este gene tem sido usado com resultados satisfatórios na análise de variação genética entre populações (Mandai 2015; Oliveira et al. 2019).

Outro gene mitocondrial utilizado é o 16S rRNA, que é um gene estrutural, seu transcrito integra parte dos ribossomos mitocondriais que participam da tradução de mRNAs em proteínas (Schubart et al. 2000). Esse possui regiões conservadas e variáveis e por isso pode refletir eventos de especiação antigos e recentes (Schubart et al. 2000). Este é comumente empregado para análises de divergências genéticas interespecíficas, pois a sua variação intraespecífica pode ser pequena ou mesmo nula (Francisco and Galetti Jr. 2005; Vergamini et al. 2011).

O uso conjunto dos genes COI e 16S rRNA tende a ser suficiente na demonstração de divergência genética a nível específico e genérico (Negri et al. 2012; Nishiwaka 2017; Terossi et al. 2017; Mandai 2015).

***Thor manningi* Chace 1972**

A ordem Decapoda Latreille 1802 compreende mais de 15.000 espécies vivas e 3.000 espécies fósseis amplamente classificadas como "camarões", "lagostas" e "caranguejos" (Wolfe et al. 2019). Seus representantes apresentam distribuição cosmopolita e são os crustáceos mais estudados e reconhecidos devido a seu amplo registro fóssil (desde o Devoniano), sua grande variação morfológica, taxonômica e ecológica, além de elevado interesse econômico e comercial (Martin and Davis 2001; Bracken et al. 2009a; Schram 2016)

Decapoda é dividida em Dendrobranchiata Bate 1888 e Pleocyemata Burkenroad 1963 e a monofilia dessas subordens é sustentada por estudos morfológicos e moleculares (De Grave et al. 2009; Wolfe et al. 2019). Entre os decápodes, o formato corporal típico de camarões é encontrado na subordem Dendrobranchiata e nas infraordens Caridea Dana 1852, Stenopodidea Claus 1872 e Procarididae Manning and Chace 1972 da subordem Pleocyemata (Martin and Davis 2001; Bracken et al. 2009a). Destes, Caridea é o grupo mais diverso, compreendendo em torno de 3.500 espécies (De Grave and Fransen 2011), em constante processo de revisão e adição de novas espécies. Os camarões carídeos apresentam grande diversificação ecológica e morfológica, podendo ocorrer em ambientes marinhos, de água doce e de água salobra (Bond-Buckup and Buckup 1999; Bauer 2004). A característica diagnóstica de Caridea é a expansão lateral da pleura do segundo segmento abdominal que recobre lateralmente o primeiro e terceiro segmentos abdominais, o terceiro par de pereópodes não quelado e as fêmeas transportam seus ovos no abdomen (Holthuis 1955; Chace 1972; Bauer 2004).

A subfamília Thorinae foi proposta em 1879 por Kingsley dentro da família Palaemonidae Rafinesque 1815, posteriormente, Holthuis (1955) separou as subfamílias

de Palaemonidae e incluiu os membros da subfamília Thorinae na família Hippolytidae Spence Bate 1888. Christoffersen (1987) propôs a divisão de Hippolytidae em sete famílias, ressuscitando Thorinae e a elevando a nível de família. No entanto, essa nova proposta de classificação para Hippolytidae não foi utilizada em trabalhos subsequentes, incluindo o catálogo de carídeos publicado em 2011 por De Grave and Fransen. Somente em 2014, De Grave et al., ao realizar a filogenia molecular de Hippolytidae, recuperaram a família Thoridae que então passou a ser considerada válida. Apesar dos caracteres morfológicos diagnósticos propostos por Christoffersen (1987) para Thorinae (= Thoridae) não terem se mostrado constantes, as análises moleculares recuperaram forte suporte para a monofilia deste táxon (De Grave et al. 2014). Atualmente, a família é composta por oito gêneros de camarões marinhos com distribuição mundial, *Birulia* Braznikov 1903, *Eualus* Thallwitz 1892, *Heptacarpus* Holmes 1900, *Lebbeus* White, 1847, *Paralebbeus* Bruce and Chace 1986, *Spirontocaris* Spence Bate 1888, *Thinora* Bruce 1998 e *Thor* Kingsley 1878, sendo *Thor* o gênero-tipo (De Grave et al. 2014).

Atualmente, *Thor* compreende 15 espécies distribuídas mundialmente (Chace 1972; Komai et al. 2015): quatro ocorrem na costa oeste do Atlântico [*T. amboinensis* (De Man 1888), *T. dobkini* Chace 1972, *T. floridanus* Kingsley 1878 e *T. manningi* Chace 1972], três na região leste do Pacífico (*T. algicola* Wicksten 1987, *T. cocoensis* Wicksten and Vargas 2001 e *T. cordelli* Wicksten 1996), seis na região oeste do Pacífico [*T. hainanensis* Xu and Li 2014, *T. intermedius* Holthuis 1947, *T. leptochelus* (Xu and Li 2015), *T. marguitae* Bruce 1978, *T. singularis* Xu and Li 2015, *T. spinipes* Bruce 1983] e três na região Indo-oeste do Pacífico [*T. amboinensis* (De Man 1888), *T. paschalis* (Heller 1862) e *T. spinosus* Boone 1935]. Um dos caracteres diagnósticos para

o gênero é a presença de uma placa triangular móvel no terceiro segmento do pedúnculo antenal (Komai et al. 2015).

A taxonomia de *Thor* é dificultada devido a semelhança morfológica que dificulta a identificação de espécies que ocorrem numa mesma região (Chace 1972) e a sua proximidade morfológica com *Thinora* Bruce 1998 que também apresenta a placa triangular móvel no terceiro segmento do pedúnculo antenal (Komai et al. 2015). A proximidade entre esses gêneros também foi evidenciada pela posição de *Thinora* como táxon irmão de *Thor* nas análises filogenéticas de De Grave et al. (2014). *Thinora* foi inicialmente proposto para acomodar *Thor maldivensis* Borradaile 1915 e, segundo Bruce (1998), esses gêneros se diferenciam pelo número de dentes no rostro (um ou mais dentes dorsais e ventrais em *Thor* e um dente dorsal e nenhum ventral em *Thinora*). Além disso, *Thor* não apresenta o primeiro pereiópodo dimórfico sexualmente, possui comumente de três a seis cerdas espiniformes flexores nos dactilos do terceiro ao quinto pereiópodos e apêndice masculino desenvolvido nos machos.

Os camarões desse gênero apresentam ampla diversidade de estilos de vida e de sistemas sexuais com algumas espécies que são simbióticas de anêmonas ou corais e outras que vivem em associação com algas ou pastos marinhos (Bauer 1986; Chace 1997; Khan et al. 2004).

Uma característica extraordinária da biologia reprodutiva dos camarões carídeos é a alta diversidade de sistemas sexuais, os quais apresentam ampla relação com fatores demográficos (densidade populacional e padrão de distribuição), ambientais (habitat, refúgio disponível e pressão de predação) e filogenéticos (morfológicos e fisiológicos)

(Correa and Thiel 2003), todos estes fatores podem influenciar na delimitação das espécies.

Existem espécies com sexos separados (gonocóricos), hermafroditismo sequencial (protandria, em que os indivíduos nascem como machos, passam por uma fase de transição e se tornam fêmeas) e outras com hermafroditismo simultâneo (em que os indivíduos nascem como machos, passam por uma fase de transição e se tornam hermafroditas) (Bauer 2000). Das 15 espécies do gênero *Thor*, quatro já foram estudadas com relação ao sistema sexual, duas foram confirmadas como gonocóricas (*T. dobkini* e *T. floridanus*, por Bauer and VanHoy 1996), entretanto a protandria simples foi reportada em *T. amboinensis* por Baeza and Piantoni (2010) e a protandria com machos primários (metade da população não sofre a transição para fêmeas) em *Thor manningi* por Bauer (1986).

Coincidentemente, estas são as quatro espécies que já foram reportadas para a costa oeste do oceano Atlântico. Ao analisar estas espécies, Chace (1972) mencionou a dificuldade de identificação de caracteres morfológicos distintivos entre essas espécies devido à ocorrência de protandria em algumas delas. Para o Brasil, somente duas espécies foram reportadas: *T. manningi* (Christoffersen 1998), que foi descrita para o Mar do Caribe (Antigua) e posteriormente novos registros ampliaram sua distribuição para costa leste dos EUA, Bermuda, Brasil (Fernando de Noronha e do Ceará a São Paulo) e Ilha de Ascensão (Atlântico Central) (Christoffersen 1998); e *T. amboinensis*, que é um táxon circum-tropical amplamente distribuído (De Grave and Anker 2017) com registros pontuais para o Brasil (Coelho Filho 2006; Tavares et al. 2017).

Espécies de ampla distribuição, como *T. manningi*, podem na verdade se tratar de espécies crípticas. Alguns estudos com decápodes marinhos de ampla distribuição geográfica no Oceano Atlântico Oeste evidenciaram divergência genética e morfológica entre espécimes do Atlântico Norte e do Atlântico Sul. Por exemplo, análises moleculares e morfológicas do ermitão *Calcinus tibicen* (Herbst 1791) evidenciaram a existência de duas espécies crípticas separadas em Atlântico Norte e Brasil (Mandai 2015), enquanto Negri et al. (2012) estudando *Clibanarius vittatus* (Bosc 1802) encontraram divergências suficientes para a separação taxonômica das populações do Golfo do México e do Brasil resultando na ressurreição de *Clibanarius symmetricus* (Randall 1840). Outras espécies, como *Hippolyte obliquimanus* Dana 1852 e *Alpheus intrinsecus* Spence Bate 1888, tiveram suas amplas distribuições confirmadas após uma revisão (Terossi and Mantelatto 2012; Cunha et al. 2017). Desta forma, em conjunto com o uso de dados morfológicos, dados moleculares têm se mostrado eficientes em revisões taxonômicas.

Assim como as espécies citadas anteriormente, *Thor manningi* apresenta ampla distribuição ao longo de uma extensa faixa latitudinal, aumentando a possibilidade da existência de barreiras ecológicas ou físicas que impeçam o fluxo gênico entre determinadas áreas. A foz do rio Amazonas poderia representar uma barreira a esta espécie visto que anualmente 209.000 m³ de água doce desaguam no oceano Atlântico (Molinier et al. 1995). Este volume de água corresponde a aproximadamente um quinto de toda a água fluvial do planeta e poderia representar uma barreira fisiológica a dispersão das larvas do Atlântico Norte e Sul devido a mudança drástica de salinidade (Mandai 2015).

Recentemente, Titus et al. (2018) realizaram a análise molecular de *T. amboinensis*. Essa espécie apresenta distribuição mundial e, a partir deste estudo, foram identificadas a existência de pelo menos cinco linhagens crípticas: quatro na região Indo-oeste do Pacífico e uma na região oeste do Atlântico. Até o momento apenas Titus et al. (2018) realizaram estudos taxonômicos focando em uma espécie de *Thor*. Os demais trabalhos apenas incluíram o gênero em filogenias de níveis taxonômicos mais altos (Bracken et al. 2009b; De Grave et al. 2014).

OBJETIVOS GERAIS

Analisar dados morfológicos e genéticos de espécimes de *Thor manningi* oriundos do Mar do Caribe e da costa brasileira a fim de testar a hipótese de existência de espécies crípticas.

Descrever a variação morfológica encontrada nos espécimes brasileiros de *Thor manningi*.

Caso constatada a existência de espécie(s) críptica(s), realizar a descrição da(s) mesma(s).

REFERÊNCIAS

- Avise JC. 2012. Molecular markers, natural history and evolution. Springer Science and Business Media.
- Baeza JA, Piantoni C. 2010. Sexual system, sex ratio, and group living in the shrimp *Thor amboinensis* (De Man): relevance to resource-monopolization and sex-allocation theories. Biol Bull **219(2)**:151-165. <https://doi.org/10.1086/BBLv219n2p151>.
- Bauer RT. 1986. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. Biol Bull **170(1)**:11-31.
- Bauer RT. 2000. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. J Crustac Biol **20(special number 2)**:116-128. <https://doi.org/10.1163/1937240X-90000014>.
- Bauer RT. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans, vol 7. University of Oklahoma Press.
- Bauer RT, VanHoy R. 1996. Variation in sexual systems (protandry, gonochorism) and reproductive biology among three species of the shrimp genus *Thor* (Decapoda: Caridea). Bull Mar Sci **59(1)**:53-73.

Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, Ingram KK, Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol Evol* **22(3)**:148-155. doi:10.1016/j.tree.2006.11.004.

Bracken HD, Toon A, Felder DL, Martin JW, Finley M, Rasmussen J, Palero F, Crandall KA. 2009a. The decapod tree of life: compiling the data and moving toward a consensus of decapod evolution. *Arthropod Syst Phylo* **67(1)**:99-116.

Bracken HD, De Grave S, Felder DL. 2009b. Phylogeny of the infraorder Caridea based on mitochondrial and nuclear genes (Crustacea: Decapoda). *In*: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds). *Decapod Crustacean Phylogenetics*. Crustacean Issues, vol 18. CRC Press, New York, pp. 281-305.

Bruce AJ. 1998. A new name, *Thinora*, proposed for the preoccupied name *Thorina* Bruce (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae). *Mem Queensl Mus* **42**:1-398.

Buckup L, Bond-Buckup G. 1999. Os crustáceos do Rio Grande do Sul. Editora Da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, p. 503.

Carvalho FL, Pileggi LG, Mantelatto FL. 2013. Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae). *Lat Am J Aquat Res* **41(4)**:707-717. doi:103856/vol41-issue4-fulltext-7.

Chace FA Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithson Contrib Zool* **98**: 1–179.

Chace FA Jr. 1997. The Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 7: Families Atyidae, Eugonatonotidae,

Rhynchocinetidae, Bathypalaemonidae, Processidae, and Hippolytidae. *Smithson Contrib Zool* **587**:1–106.

Christoffersen ML. 1987. Phylogenetic relationships of hippolytid genera, with an assignment of new families for the Crangonoidea and Alpheoidea (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Cladistics* **3(4)**:348-362. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1987.tb00898.x>.

Christoffersen ML. 1998. Malacostraca. Eucarida. Caridea. Crangonoidea and Alpheoidea (Except Glyphocrangonidae and Crangonidae). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Museu Nacional, Rio de Janeiro, pp. 351-372.

Coelho Filho PA. 2006. Checklist of the Decapods (Crustacea) from the outer continental shelf and seamounts from Northeast of Brazil–REVIZEE Program (NE III). *Zootaxa* **1184(1)**:1-27.

Cook LG, Edwards RD, Crisp MD, Hardy NB. 2010. Need morphology always be required for new species descriptions?. *Invertebr Syst* **24(3)**:322-326. doi:10.1071/IS10011.

Correa C, Thiel M. 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. *Rev Chil Hist Nat* **76(2)**:187-203.

Cunha AM, Terossi M, Mantelatto FL, Almeida AO. 2017. Morphological and molecular analyses support the amphi-Atlantic distribution and taxonomic status of the snapping shrimp *Alpheus intrinsecus* Spence Bate 1888 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa* **4303(4)**:573-589. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4303.4.8>.

- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biol J Linn Soc* **85(3)**:407-417.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>.
- De Grave S, Anker A. 2017. An annotated checklist of marine caridean and stenopodidean shrimps (Malacostraca: Decapoda) of the Caribbean coast of Panama. *Nauplius*, **25**. doi:10.1590/2358-2936e2017015.
- De Grave, S, Fransen CHJM. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda), pp. 195-588. NCB Naturalis, Leiden.
- De Grave S, Li CP, Tsang LM, Chu KH, Chan TY. 2014. Unweaving hippolytoid systematics (Crustacea, Decapoda, Hippolytidae): resurrection of several families. *Zool Scr* **43(5)**:496-507. doi:10.1111/zsc.12067.
- De Grave S, Pentcheff ND, Ahyong ST, Chan TY, Crandall KA, Dworschak PC, Felder DL, Feldmann RM, Fransen CHJM, Goulding LYD, Lemaitre R, Low MEY, Martin JW, Ng PKL, Schweitzer CE, Tan SH, Tshudy D, Wetzer R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles B Zool Supplement* **21**:1–109.
- De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Syst Biol* **56(6)**:879-886. doi:10.1080/10635150701701083.
- Francisco AKD, Galetti PM Jr. 2005. Genetic distance between broodstocks of the marine shrimp *Litopenaeus vannamei* (Decapoda, Penaeidae) by mtDNA analyses. *Genet Mol Biol* **28(2)**:258-261. doi:10.1007/s00227-005-0232-x.

Gusmão J, Lazoski C, Monteiro FA, Solé-Cava AM. 2006. Cryptic species and population structuring of the Atlantic and Pacific seabob shrimp species, *Xiphopenaeus kroyeri* and *Xiphopenaeus riveti*. Mar Biol **149(3)**:491-502. doi: 10.1007/s00227-005-0232-x.

Hebert PD, Cywinska A, Ball SL, Dewaard JR. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proc R Soc Lond B **270(1512)**:313-321. doi: 10.1098/rspb.2002.2218.

Hillis DM. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. Annu Rev Ecol Evol Syst **18**:23-42. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.000323>.

Holthuis LB. 1955. The recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (class Crustacea, order Decapoda, supersection Natantia) with keys for their determination. Zool Verhand **26**:1–157.

Khan RN, Becker JH, Crowther AL, Lawn ID. 2004. Spatial distribution of symbiotic shrimps (*Periclimenes holthuisi*, *P. brevicarpalis*, *Thor amboinensis*) on the sea anemone *Stichodactyla haddoni*. J Mar Biol. Assoc UK **84**:201-203. <https://doi.org/10.1017/S0025315404009063h>.

Knowlton N. 1986. Cryptic and sibling species among the decapod Crustacea. J Crustacean Biol **6(3)**:356-363. <https://doi.org/10.1163/193724086X00208>.

Knowlton N. 1993. Sibling species in the sea. Annu Rev Ecol Evol Syst **24**:189-216. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001201>.

Komai T, Okuno J, Minemizu R. 2015. New records of two species of the coral reef shrimp genus *Thor* Kingsley 1878 (Crustacea: Decapoda: Thoridae) from the Ryukyu Islands, Japan. Zootaxa, **4013(3)**:399-412. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4013.3.4>.

Lefébure T, Douady CJ, Gouy M, Gibert J. 2006. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: proposal of a molecular threshold to help species delimitation. *Mol Phylogenetics Evol* **40(2)**:435-447. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.014>.

Mandai SS. 2015. Variabilidade populacional do ermitão *Calcinus tibicen* ao longo do Atlântico Ocidental avaliada por ferramentas moleculares e morfológicas. Monografia (Bacharelado), Faculdade de filosofia e letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Martin JW, Davis GE. 2001. An updated classification of the recent Crustacea, vol 39. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, p. 129.

Mathews LM, Anker A. 2009. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). *Mol Phylogenetics Evol* **50**:268-281. doi:10.1016/j.ympev.2008.10.026.

Molinier M, Guyot JL, Oliveira ED, Guimarães V, Chaves A. 1994. Hidrologia da bacia do rio Amazonas. *A água em revista* **2(3)**:31-36.

Negri M, Pileggi LG, Mantelatto FL. 2012. Molecular barcode and morphological analyses reveal the taxonomic and biogeographical status of the striped-legged hermit crab species *Clibanarius sclopetarius* (Herbst 1796) and *Clibanarius vittatus* (Bosc 1802) (Decapoda: Diogenidae). *Invertebr Syst* **26**:561-571. <https://doi.org/10.1071/IS12020>.

Nishikawa KS. 2017. Variabilidade genética e morfológica do ermitão *Clibanarius antilensis* Stimpson 1859 ao longo de sua distribuição. Monografia (Bacharelado), Faculdade de filosofia e letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Oliveira CM, Terossi M, Mantelatto FL. 2019. Phylogeographic structuring of the amphidromous shrimp *Atya scabra* (Crustacea, Decapoda, Atyidae) unveiled by range-wide mitochondrial DNA sampling. Mar Freshwater Res **70(8)**:1078-1093. <https://doi.org/10.1071/MF18272>.

Pileggi LG, Mantelatto FL. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. Invertebr Syst **24**:194-208. doi:10.1071/IS09043.

Pires AC, Marinoni L. 2010. DNA barcoding and traditional taxonomy unified through Integrative Taxonomy: a view that challenges the debate questioning both methodologies. Biota Neotrop **10(2)**:339-346. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032010000200035>.

Santos S, Hrbek T, Farias IP, Schneider H, Sampaio I. 2006. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. Mol Ecol **15**:4361-4373. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03108.x.

Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Seifert B, Stauffer C, Christian E, Crozier RH. 2010. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. Annu Rev Entomol **55**:421-438. doi:10.1146/annurev-ento-112408-085432.

Schram FR. 2016. On the origin of Decapoda. *In*: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds). Decapod Crustacean Phylogenetics. CRC Press Taylor and Francis Group. Crustacean Issues **18**:3-13, Boca Raton, Florida.

Schubart CD. 2009. Mitochondrial DNA and decapod phylogenies: the importance of pseudogenes and primer optimization. *In*: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds) Crustacean issues 18: decapod crustacean phylogenetics. Taylor & Francis/CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 47–65.

Schubart CD, Neigel JE, Felder DL. 2000. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea, pp. 817–830. *In*: Schram FR, von Vaupel Klein JC (eds) The biodiversity crisis and Crustacea: proceedings of the 4th International Crustacean Congress, Balkema, Rotterdam, Brookfield, The Netherlands. Crustacean Issues **12**:817-830.

Tavares M, Carvalho L. 2017. Towards a review of the decapod crustacea from the remote oceanic archipelago of Trindade and Martin Vaz, south Atlantic Ocean: new records and notes on ecology and zoogeography. Pap Avulsos Zool **57(14)**:157-17. <http://dx.doi.org/10.11606/0031-1049.2017.57.14>.

Terossi M, De Grave S, Mantelatto FL. 2017. Global biogeography, cryptic species and systematic issues in the shrimp genus *Hippolyte* Leach 1814 (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) by multimarker analyses. Sci Rep **7**:6697. doi:10.1038/s41598-017-06756-1.

Terossi M, Mantelatto FL. 2012. Morphological and genetic variability in *Hippolyte obliquimanus* Dana 1852 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Brazil and the Caribbean Sea. *Crustaceana* **85(6)**:685-712. doi:10.1163/156854012X643762.

Titus BM, Daly M, Hamilton N, Berumen ML, Baeza JA. 2018. Global species delimitation and phylogeography of the circumtropical ‘sexy shrimp’ *Thor amboinensis* reveals a cryptic species complex and secondary contact in the Indo-West Pacific. *J Biogeogr* **45(6)**:1275-1287. doi: 10.1111/jbi.13231.

Tourinho JL, Solé-Cava AM, Lazoski C. 2012. Cryptic species within the commercially most important lobster in the tropical Atlantic, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar Biol* **159(9)**:1897-1906. doi:10.1007/s00227-012-1977-7.

Vergamini FG, Pileggi LG, Mantelatto FL. 2011. Genetic variability of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Contrib Zool* **80(1)**:67-83. <https://doi.org/10.1163/18759866-08001003>.

Wilson EO. 2004. Taxonomy as a fundamental discipline. *Phil Trans Roy Soc Lond B* **359(1440)**:739-739. doi:10.1098/rstb.2003.1440.

Wolfe JM, Breinholt JW, Crandall KA, Lemmon AR, Lemmon EM, Timm LE, Siddall ME, Bracken-Grissom HD. 2019. A phylogenomic framework, evolutionary timeline and genomic resources for comparative studies of decapod crustaceans. *Proc R Soc B* **286**:20190079. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.0079>.

Capítulo I:

Camarões do gênero *Thor* Kingsley, 1878 (Decapoda: Caridea): Redescricao de *Thor manningi* Chace, 1972 e descricao de nova especie baseada em dados morfológicos e moleculares

Será submetido para a revista Zoological Studies

Link para acesso às normas da revista:
<http://zoolstud.sinica.edu.tw/>

Camarões do gênero *Thor* Kingsley, 1878 (Decapoda: Caridea): Redescrição de *Thor manningi* Chace, 1972 e descrição de nova espécie baseada em dados morfológicos e moleculares

Ana Paula Leite Kochenborger^{1,*}, Fernando Luis Mantelatto², Alexandre Oliveira de Almeida³, and Mariana Terossi¹

¹*Laboratório de Carcinologia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal (PPGBAN), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Av. Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. E-mail: anakochenborger@gmail.com; mterossirm@gmail.com*

²*Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP), Universidade de São Paulo (USP), Av. Bandeirantes 3900, Monte Alegre, 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil. E-mail: flmantel@usp.br*

³*Laboratório de Biologia de Crustáceos (LBC), Departamento de Zoologia, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida Prof. Moraes Rêgo, 1235, Cidade Universitária. 50670-901 Recife, Pernambuco, Brasil E-mail: aoalmeida.ufpe@gmail.com*

**autor correspondente*

RESUMO

Thor manningi possui uma ampla distribuição atlântica, sendo a única dentre as 15 espécies de camarões do gênero *Thor* que possui um vasto registro de ocorrência no Brasil. Este gênero possui um histórico taxonômico complicado e, recentemente, análises moleculares verificaram a existência de espécies crípticas ao longo da grande distribuição de *T. amboinensis*. Como os espécimes brasileiros nunca foram estudados, apenas o seu registro de ocorrência foi reportado, este trabalho realiza uma revisão taxonômica de *T. manningi*, incluindo espécimes oriundos do Mar do Caribe e do Brasil, a partir de dados morfológicos e moleculares, para verificar a possível existência de espécies crípticas ao longo de sua distribuição. As reconstruções filogenéticas (Verossimilhança e Análise Bayesiana) e divergências genéticas (distância-p) foram baseadas em dois genes mitocondriais (16S e COI) e revelaram a existência de duas linhagens distintas incluindo os espécimes previamente identificados como *T. manningi*: uma restrita ao Panamá e a outra com espécimes do Panamá e do Brasil. A partir da comparação morfológica com o espécime-tipo, verificou-se que a linhagem com espécimes do Brasil e do Panamá corresponde a *T. manningi* e a ampla distribuição atlântica foi confirmada para a espécie. Características morfológicas confirmaram que a outra linhagem representa uma nova espécie de *Thor*, que é descrita no presente estudo e pode ser separada de *T. manningi* pelos dentes na região supraorbital e na margem anteroventral da carapaça.

PALAVRAS-CHAVE: chave de identificação, Oceano Atlântico, Thoridae, COI, 16S.

INTRODUÇÃO

Espécies crípticas correspondem a duas ou mais espécies classificadas como uma única espécie nominal devido a aparente falta de características morfológicas distinguíveis (Bickford et al. 2007). A grande riqueza de habitats e o desenvolvimento de relações interespecíficas especializadas entre muitos organismos podem fazer com que o ambiente marinho seja propício para esse tipo de especiação (Bickford et al. 2007). Além disso, a dificuldade de acesso a animais marinhos vivos limita o acesso a características comportamentais, reduzindo grande parte das informações à morfologia que pode não refletir a diversificação de habitats e história de vida desses organismos (Knowlton 1986 1993 2000). Nesse contexto, a sistemática molecular tem se mostrado uma ferramenta eficaz na detecção e diferenciação de espécies crípticas (Knowlton 2000; Bickford et al. 2007). Estudos taxonômicos e sistemáticos têm revelado a existência de espécies crípticas em crustáceos decápodos (Knowlton 1986; Negri et al. 2012; Mandai 2015; Miranda et al. 2018; Titus et al. 2018)

Dentre os camarões carídeos, está o gênero *Thor* Kingsley 1878 que compreende 15 espécies com distribuição circuntropical e apresenta grande variedade de estilos de vida, podendo ser simbióticas de anêmonas ou corais, ou viver em associação com algas ou pastos marinhos, assim como de sistemas sexuais (Bauer 1986; Chace 1997; Khan et al. 2004; Komai et al. 2015; Anker and De Grave 2016). A existência de espécies crípticas em *Thor* foi sugerida inicialmente por Bartilotti et al. (2016) para *Thor amboinensis* (De Man 1888) e, posteriormente, confirmada por Titus et al. (2018) que evidenciaram a existência de pelo menos cinco linhagens crípticas ao longo de sua distribuição. Ademais a pouca variação morfológica inter e intragenérica em *Thor* foi

relatada em estudos taxonômicos (Chace 1972; Komai et al. 2015). Chace (1972), ao analisar as quatro espécies de *Thor* que ocorrem em simpatria na costa oeste do oceano Atlântico (*T. amboinensis*, *T. manningi* Chace 1972, *T. floridanus* Kingsley 1878 e *T. dobkini* Chace 1972), relatou dificuldade na identificação de caracteres morfológicos distintivos entre essas espécies devido à ocorrência de protandria em algumas delas. Dessas, apenas *T. manningi* e *T. amboinensis* ocorrem no Brasil, sendo que *T. amboinensis* consiste apenas em um registro pontual (Tavares et al. 2017).

Thor manningi foi inicialmente descrita para o Mar do Caribe (Antigua) e novos registros ampliaram sua distribuição para costa leste dos EUA, Bermudas, Brasil (Fernando de Noronha e do Ceará a São Paulo) e Ilha de Ascensão (Atlântico Central) (Christoffersen 1998). A morfologia dos exemplares de *T. manningi* do Brasil nunca foi analisada, apenas sua ocorrência foi reportada. Provavelmente, estes registros foram baseados na chave de identificação proposta por Chace (1972) que foi elaborada a partir da análise apenas de espécimes do Mar do Caribe.

O presente estudo visou realizar uma revisão taxonômica de *T. manningi* por meio da análise morfológica e genética de espécimes oriundos do Brasil e do Mar do Caribe, e descrever uma nova espécie do gênero *Thor* para o Atlântico.

MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes analisados neste trabalho estão depositados nas seguintes coleções carcinológicas: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (CCDB-USP); Florida Museum of Natural History (UF); Instituto de Ciências do Mar,

da Universidade Federal do Ceará (LABOMAR); Universidade Federal do Ceará (UFC), United States National Museum (USNM). Espécimes de Pernambuco, Brasil, foram doados e depositados na Coleção de Crustáceos do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Dados morfológicos

Foram analisados espécimes previamente identificados como *T. manningi* de 4 localidades: 1 do Panamá e 3 do Brasil (Ceará, Pernambuco e São Paulo). Essa amostragem contemplou grande parte da distribuição descrita para a espécie, pois incluiu a região geográfica na qual a espécie foi descrita e os extremos da sua distribuição registrada para o Brasil.

Os dados morfológicos foram obtidos somente de espécimes adultos de ambos os sexos. Os machos foram identificados pela presença do apêndice masculino no segundo par de pleópodos ou pelo terceiro par de pereiópodos na condição preênsil, enquanto as fêmeas pela presença de embriões em seu abdômen, ou pela ausência dos caracteres diagnósticos de machos (Bauer 1986). Os espécimes foram identificados e analisados com base nos caracteres morfológicos descritos por Chace (1972). As peças bucais foram dissecadas de espécimes dos lotes CCDB 2593 (*T. manningi*) e do UF 44393 e UF 44518 (*Thor* nova sp.). As mensurações e observações foram realizadas em estereomicroscópio Nikon SMZ800. Foram realizadas as seguintes medidas: comprimento da carapaça, comprimento do quinto e sexto segmento abdominal, comprimento e largura proximal do télson, comprimento do endópodo e exópodo do télson, comprimento e largura mediana do escafocerito, comprimento total e dos segmentos do terceiro maxilípodo, comprimento dos segmentos do primeiro ao quinto

pereiópodo (base, ísquio, mero, carpo, própodo e dácilo, incluindo os artículos do carpo do segundo pereiópodo). As ilustrações da morfologia geral e das peças bucais foram feitas, respectivamente, em esteromicroscópio Nikon SMZ800 e microscópio Olympus CX31 e acoplados com câmara clara e, posteriormente, vetorizadas no programa Adobe Illustrator CS6.

A nomenclatura das cerdas foi feita de acordo com Zimmer et al. (2009) e Garm (2004).

Na lista sinonímica foram incluídos apenas trabalhos que incluíram espécimes utilizados neste estudo (na morfologia e/ou na genética) ou que as características morfológicas apontadas como diagnósticas de *T. manningi* neste trabalho pudessem ser confirmadas por meio de ilustrações ou descrições.

Obtenção dos dados moleculares

A extração do DNA foi realizada a partir do músculo abdominal dos espécimes por meio do Kit de Extração Qiagen, seguindo recomendação do fabricante.

Uma região de ~600 pares de base do gene 16S mtDNA e ~700 pares de base do Citocromo Oxidase subunidade I - COI foram amplificadas a partir do DNA extraído por meio de uma reação em cadeia da polimerase (PCR) com uso de primers específicos já testados para o gênero por Terossi et al. (2018): 1472 (5'-AGATAGAAACCAACCTGG-3')/16SL2 (5'-GCCTGTTTATCAAAAACAT-3') (Schubart et al. 2000 2002) para o 16S; e COL6b (5'-ACAAATCATAAAGATATYGG-3')/COH6 (5'-TADACTTCDGGRTGDCCAAARAAYCA-3) (Schubart and Huber 2006) para o COI. A PCR foi realizada nas seguintes condições: desnaturação inicial a 95°C por 5

min; anelamento em 40 ciclos de 95°C por 45s, 42-46°C para o 16S e 44-48°C para o COI por 45s, 72°C por 1 min e extensão final de 72°C por 3min. Os reagentes utilizados na PCR e suas respectivas quantidades por amostra foram: betaína (5µl), DNTP (4µl), *Buffer* (3µl), MgCl₂ (3µl), primers de interesse (1µl de cada) e a Taq DNA polimerase (0,5µl).

Os produtos da PCR foram purificados com Kit ExoSAP-IT, seguindo recomendação do fabricante, e enviados para o sequenciamento na empresa Ludwig Biotecnologia LTDA. Foram obtidas sequências das duas fitas de DNA e a sequência consenso foi obtida no programa computacional Bioedit 7.0.5 (Hall 2005) e verificadas manualmente para a correção de leituras inespecíficas quando necessária.

Foram obtidas sequências de cinco espécimes de *T. manningi* contemplando três localidades: Panamá, São Paulo e Pernambuco e de três espécimes da nova espécie do Panamá (Tabela 1). Além disso, foram incluídas sequências adicionais de *T. manningi* obtidas no GenBank, de São Paulo e Porto Rico (Tabela 1). *Thor amboinensis* foi incluído como grupo externo devido à morfologia semelhante a *T. manningi*, sua ocorrência em simpatria e disponibilidade de sequências para ambos os genes de interesse (Chace 1972; Titus et al. 2018). *Thinora malvidensis* Borradaile 1915 foi escolhido pela proximidade morfológica e filogenética com *Thor* (De Grave et al. 2014; Komai et al. 2015), no entanto só havia sequência disponível para o 16S. Por fim, *Thoralus cranchii* (Leach 1817) foi selecionada pois pertence à mesma família (De Grave et al. 2014).

Análise dos dados moleculares

As sequências finais foram alinhadas pelo método Muscle (Edgar 2004), implementado na plataforma Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research (CIPRES) (Miller et al. 2010).. Para cada gene separadamente, foram geradas matrizes de distância genética e árvores filogenéticas pelos métodos de Verossimilhança (em inglês *Maximum Likelihood* – ML) e Análise Bayesiana (em inglês *Bayesian Inference* – BAY). O modelo de substituição que melhor se adequou aos dados foi definido pelo programa JModelTest 2 (Darriba et al. 2012) implementado na plataforma CIPRES, usando o *Bayesian Information Criterion*.

O modelo de substituição que melhor se adequou aos dados para o 16S foi o TPM3uf+G, com frequências de nucleotídeos de A = 0,3623, C = 0,1030, G = 0,1797 e T = 0,3550, e distribuição gama= 0,3070; e para o COI foi o TPM1uf+G, com frequências de nucleotídeos de A = 0,2894, C = 0,1585, G = 0,1535 e T = 0,3986, e distribuição gama= 0,2240.

A ML foi feita no programa RAxML (Stamatakis 2014), implementado na plataforma CIPRES com o modelo padrão GTR. A consistência das topologias foi mensurada pelo método *bootstrap* e as árvores ML foram visualizadas e editadas no programa Mega 7 (Kumar et al. 2016). Apenas os valores de suporte acima de 50% foram mostrados.

A BAY foi realizada no programa MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al. 2012) implementada na plataforma CIPRES, com os dados dos modelos de substituição obtidos, os resultados foram analisados no Tracer v1.6. (Rambaut et al. 2014). Os primeiros 15% dos parâmetros e árvores gerados foram descartados como *burn-in*. As árvores finais foram geradas com o programa Tree Annotator 1.8.4 (Drummond et al.

2012). As árvores foram visualizadas e editadas no programa Fig Tree 1.4.4 (Rambaut 2009) e apenas os valores de suporte das probabilidades posteriores maiores que 90% foram mostrados.

As matrizes de distância genética para cada gene por comparação par a par entre as sequências (*pairwise comparison*) usando a distância-p foram realizadas no programa MEGA (Kumar et al. 2016).

RESULTADOS

Análises moleculares

Nas análises moleculares foram utilizadas sequências de sete indivíduos de *T. manningi* contemplando quatro locais de distribuição: Porto Rico, Panamá e Brasil (Pernambuco e São Paulo), sendo que a localidade Porto Rico foi analisada apenas para o gene 16S (Tabela 1) e de três indivíduos na nova espécie do Panamá. No total, foram geradas 15 novas sequências (COI=7, 16S=8), não foi possível obter sequências dos espécimes de *T. manningi* do Ceará, provavelmente por problemas de má fixação/conservação, eles foram apenas incluídos na análise morfológica. As matrizes finais de cada gene apresentaram 570 pares de base (pb) para o COI e 520 pb para o 16S.

As análises *single locus* (COI e 16S) apresentaram topologias similares nas duas metodologias de reconstrução filogenética empregadas (ML e BAY) para cada gene, ocorreram apenas pequenas variações nos valores de suporte e em alguns clados

terminais. Em razão disso, apenas a topologia da ML de cada gene foi mostrada, e os valores de suporte das duas análises foram incluídos.

Ambas as árvores recuperaram *T. manningi* e *Thor* nova sp. como duas linhagens distintas (figuras 1 e 2). A primeira agrupou os espécimes do Brasil, Porto Rico e um espécime do Panamá (UF 44457) e a segunda consiste em três espécimes do Panamá pertencentes ao lote UF 44393. Essas linhagens foram recuperadas com altos valores de suporte nas duas análises (ML e BAY).

Nas análises filogenéticas do gene COI (figura 1), o clado *T. manningi* (Brasil-PE) + (Brasil-SP) + (Panamá UF 44457) aparece como grupo-irmão do clado linhagens de *T. amboinensis* + *Thor* nova sp. (Panamá UF 44393). O clado *Thor* nova sp. foi altamente suportado em ambas as análises filogenéticas, mas sua relação filogenética com os demais espécimes de *T. amboinensis* não. As linhagens de *T. amboinensis* Honduras + Panamá e Indonésia + Indonésia apresentaram altos valores de suporte tanto na ML, quanto na BAY. As demais relações entre os espécimes de *T. amboinensis* apresentaram suportes baixos.

Nas análises filogenéticas do gene 16 S (figura 2) o clado *T. manningi* (Brasil-PE) + (Brasil-SP) + (Panamá UF 44457) também foi recuperado e a amostra de Porto Rico obtida do GenBank se agrupou a esse clado com valor máximo de suporte em ambas as análises (figura 2). O clado *Thor* nova sp. foi recuperado com valor máximo de suporte e como grupo irmão de *T. manningi*. Os espécimes de *T. amboinensis* formaram um clado que seria grupo irmão de *T. manningi* + *Thor* nova sp..

As análises de distâncias genéticas estimaram grande variação interespecífica para *T. manningi* e *T. nova* sp. entre si e com as demais espécies, sendo 0,230 para o COI e

0,200 para o 16S (tabela 2 e 3). Em contrapartida, a variação intraespecífica destas duas espécies foi nula para ambos os genes analisados (COI=0,000; 16S=0,000). A sequência *Thor* cf. *manningi* de Porto Rico mostrou-se idêntica às de *T. manningi* (16S=0,000). *Thor amboinensis* apresentou valores de variação intra e interespecífica contrastantes em ambos marcadores (intraespecífica= 0,000-0,006 para o COI e 0,092 para o 16S; interespecífica= 0,130-0,170 para o COI e 0,178-0,220 para o 16S). Os maiores valores de distância-p foram encontrados entre *Thoralus cranchii* e *T. nova* sp. para ambos os genes.

Sistemática

Thoridae Kingsley 1879

Thor Kingsley 1878

Thor manningi Chace 1972

(Figuras 3 e 4)

Thor manningi Chace 1972: 130, 137, figs. 59-60; Williams 1984: 134, 137, fig. 96; Almeida et al. 2008: 28, figs. 2-3; Terossi et al. 2017: 3, fig. 2 e tab. S1; Terossi et al. 2018: 87, fig. 2 e tab. 1.

Thor cf. *manningi*: Fiedler et al. 2010: tab. 1, fig. 1.

Material examinado

Holótipo. Antígua: 1 ♂, Mar do Caribe, Ilhas Leeward, English Harbor, embaixo de “yacht”, USNM 135393, 04.iv.1956.

Outro material examinado. Panamá: 1 ♀ ovígera, Província de Bocas del Toro (9.233-82.112), UF 44457 (fotografia disponível), coletores: M. Leray, F. Michonneau & R. Lasley, 24/v/2016; 1 ♀ ovígera, Província de Bocas del Toro (09°19.805'N; 82°15.087'O), CCDB 6407, coletor: F. Mantelatto, 02/viii/2011; **Brasil:** Ceará– 2 ♂ (1 ♂ preênsil e 1 ♂ com apêndice masculino), Trairí, Mundaú, UFC 300, coletores: equipe PROBIO, 14/iii/2003; 1 ♀ ovígera, Paracuru, UFC 320, coletor: P.P.G. Pachelle, 23/ix/2010; 1 ♂ preênsil e 4 ♀ (3 ovígeras), Terminal Portuário do Pecém, LABOMAR 732, coletores: equipe PROCAD, 29/i/2010. Pernambuco– 1 ♀ ovígera e 1 ♂ com apêndice masculino, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6849, 26/v/2017; 2 ♂ (1 ♂ preênsil e 1 ♂ com apêndice masculino), Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6850, 26/vi/2017; 1 ♀, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6851, 23/viii/2017; 1 ♀ com câmara incubadora, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6852, 28/viii/2017; 2 ♀ ovígeras, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6853, 29/iii/2018; 1 ♀, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6832, coletores: G. L. Bochini, A. O. Almeida & G. Soledade 21/iii/2019; 1 ♀, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6833, coletores: G. L. Bochini, A. O. Almeida & G. Soledade 21/iii/2019; 1 ♀, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6834, coletores: G. L. Bochini, A. O. Almeida & G. Soledade 21/iii/2019; 1 ♀, Cabo de Santo Agostinho, Suape, UFRGS 6835, coletores: G. L. Bochini, A. O. Almeida & G. Soledade 21/iii/2019; 1 ♂ com apêndice masculino, Praia do Paraíso, UFRGS 6854, 26/iv/2017. São Paulo– 1 ♂ com apêndice masculino e 5 ♀ (3 ovígeras), Ubatuba, Praia Itaguá (23°26'59"S; 045°01'49"O), CCDB 2593 (um espécime dissecado), coletor: F. L. Mantelatto, 17/ix/2008; 1 ♀ ovígera, Ubatuba, Praia Itaguá (23°26'59"S; 045°01'49"O), CCDB 1850, coletores: F. L. Mantelatto, I. C. Leone & R.C. Buranelli, 16/ix/2010; 3 ♂ com apêndices masculino e 4 ♀ (3 ovígeras e 1 com

câmara incubadora), Ubatuba, Praia Itaguá (23°26'59"S; 045°01'49"O), CCDB 2737, coletores: F. L. Mantelatto, R. Robles, M. Terossi, I. C. Leone & N. M. Grilli, 22/ii/2011; 1 ♂ com apêndice masculino, Engenho d'Água, Ilhabela, CCDB 3840, 12/vii/2006.

Diagnose. Dente supraorbital presente, com formato obtuso ou agudo. Margem anteroventral da carapaça arredonda e não armada. Telson com com 3 a 6 pares de cerdas espiniformes dorsolaterais (3 e 4 pares mais frequentes); e 3 pares de cerdas espiniformes distais. Mero do primeiro pereiópodo armado com 1 ou 2 de cerdas espiniformes na região flexora da metade basal, raramente 3. Dáctilo do quarto e quinto pereiópodos armados com 2 ou 3 cerdas espiniformes, raramente 1 ou 4.

Redescrição. Rostro inclinado ventralmente (figura 3A-B); comprimento variável entre não atingir a margem distal do primeiro artículo antenular e atingir a margem distal do segundo artículo antenular; armado com 3 a 4 dentes dorsais, raramente 5 (figura 3B); posição do dente dorsal mais posterior variável em relação a órbita ocular, podendo estar um pouco anterior, em linha ou posterior a esta; margem ventral do rostró armada com um dente formando o aspecto bífido, sendo menos comum a condição não armada. Dente supraorbital presente, com formato obtuso ou agudo. Córnea geralmente mais larga e menos comprida que o pedúnculo ocular. Dente antenal agudo. Margem anteroventral da carapaça arredonda e não armada.

Pleuras (figura 3F) dos três somitos abdominais anteriores arredondadas posteroventralmente; pleuras dos três somitos abdominais posteriores agudas posteroventralmente. Sexto somito corresponde a aproximadamente 1,5 vezes o

comprimento do quinto somito; télson corresponde a aproximadamente 1,2 vezes o comprimento do sexto somito.

Télson (Figura 3I) 3 vezes mais longo que largo (largura proximal), com 3 a 6 pares de cerdas espiniformes dorsolaterais (3 e 4 pares mais frequentes); e 3 pares de cerdas espiniformes distais sendo a intermediária maior e a externa a menor..

Pedúnculo antenular com estilocerito agudo de comprimento variável entre alcançar a margem distal do segundo artículo antenular e ultrapassar a margem distal do terceiro artículo antenular (Figura 3C); estilocerito armado com um dente na margem lateral na região basal. Primeiro artículo antenular armado com uma cerda espiniforme na região mediana da margem lateroventral (Figura 3D). Segundo artículo antenular armado com um dente na margem lateral com comprimento variável entre alcançar a metade e ultrapassar a margem distal do terceiro artículo antenular. Placa dorsal do terceiro artículo antenular triangular. Flagelo antenular filiforme, curto em relação ao flagelo antenal, articulado, com base levemente mais larga que o ápice.

Pedúnculo antenal apresenta comprimento variável podendo não alcançar ou ultrapassar a metade escafoerito. Artículo antenal basal com dois dentes ventrais. Escafoerito ultrapassa a margem distal do terceiro artículo do pedúnculo antenular, apresenta um dente na margem lateral da região distal (figura 3E), 2,3 vezes mais longo do que largo (largura mediana). Flagelo antenal filiforme, longo, articulado, com base levemente mais larga que o ápice.

Mandíbula (Figura 4A) composta pelos processos molar e incisivo. Superfície molar serrilhada; incisivo com 5 dentes. Palpo ausente.

Maxílula (Figura 4B) com endópodo delgado e não dividido, com uma cerda simples distal. Endito proximal alargado na região mediana, com ápice levemente

agudo, coberto por numerosas cerdas plumosas e 9 cerdas espiniformes. Endito distal delgado, região distal levemente mais delgada que a região proximal, coberto com numerosas cerdas plumosas..

Maxila (Figura 4C) com endito coxal unilobado truncado distalmente e endito basal bilobado levemente arredondado distalmente, numerosas cerdas plumosas em ambos os enditos . Endópodo curto, delgado distalmente, sem cerdas. Exópodo (escafognatito) bem desenvolvido, margem terminal arredondada, fina, coberta por cerdas plumosas.

Primeiro maxilípodo (Figura 4D) com endito coxal de comprimento subigual ao endito basal, margem distal levemente arredondada, coberta por numerosas cerdas plumosas. Endito basal grande, margem distal levemente côncava na região mediana e arredondada nas extremidades, coberto com numerosas cerdas plumosas. Endópodo não segmentado, curto, levemente delgado na região distal, com cerdas plumosas na região proximal. Exópodo bem desenvolvido e não dividido, com algumas cerdas plumosas na região proximal e numerosas cerdas plumosas na região distal. Epipodito grande com lóbulos proximal e distal de comprimento semelhante.

Segundo maxilípodo (Figura 4E) com protopodito com cerdas plumosas. Endópodo com 3 segmentos, dáctilo coberto por numerosas cerdas plumosas; própodo aproximadamente 0,25 vez o comprimento do dáctilo; carpo aproximadamente 0,5 vez o comprimento do dáctilo; mero e ísquio fundidos ao protopodito. Exópodo longo, delgado, não dividido, algumas cerdas plumosas na região proximal e numerosas cerdas plumosas na região distal.

Terceiro maxilípodo (figura 4G) ultrapassa a margem distal do terceiro artículo do pedúnculo antenular, coberto com cerdas simples e plumosas; antepenúltimo

segmento 0,9 vez o comprimento do último segmento; último segmento aproximadamente 3,3 vezes o comprimento do penúltimo segmento; região distal do antepenúltimo segmento pode apresentar ou não uma cerda papilosa (figura 4F) que pode estar associada ou não com 1, 2 ou 3 cerdas espiniformes, estruturas com posições variáveis; último segmento com tufo de cerdas plumosas na margem ventral, região distal com 7 ou 8 cerdas espiniformes; exópodo não alcança a margem distal do antepenúltimo segmento, possui tufo de cerdas plumosas na margem distal.

Primeiro pereiópodo (Figura 3G) de comprimento variável, podendo não alcançar ou ultrapassar a metade do escafocerito; ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 1,9, 3,2, 2,8, 4,1 vezes o comprimento da base; ísquio armado com 1 ou 2 cerdas espiniformes na região flexora de metade apical; mero armado com 1 ou 2 cerdas espiniformes na região flexora da metade basal, raramente 3; própodo com uma linha de cerdas plumosas na base da região ventrolateral; dáctilo 0,4 vez o comprimento do própodo; com tufo de cerdas em ambas as quelas. Segundo pereiópodo (Figura 3H) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,6, 3,6, 5,9, 2,8 vezes o comprimento da base; ísquio com 2 ou 3 cerdas simples e longas na base da região flexora; carpo com 6 subartículos, respectivamente, 1,0, 0,5, 1,2, 0,9, 0,6, 1,0 vezes o comprimento da base; dáctilo 0,4 vez o comprimento do própodo; dáctilo com tufo de cerdas em ambas as quelas. Terceiro pereiópodo (Figura 3J) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,2, 4,9, 2,5, 5,7 vezes o comprimento da base; mero armado com 1 a 4 cerdas espiniformes laterais na metade apical, raramente não armado ou com 5 ou 6 cerdas espiniformes; carpo com o ápice da região dorsal projetado posteriormente; região flexora do própodo armada com 8 a 13 cerdas espiniformes, sendo a cerda mais distal dupla; dáctilo 0,2 vez o comprimento do própodo, com 2 ou 3

cerdas espiniformes, ausência ou a presença de apenas 1 cerda foi encontrada em espécimes com o terceiro pereiópodo prênsil. Quarto pereiópodo (Figura 3K) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,2, 4,8, 2,5, 5,8 vezes o comprimento da base; mero armado com 1 a 3 cerdas espiniformes, raramente 4; tufo de cerdas no ápice da região dorsal; carpo com o ápice da região dorsal projetado posteriormente; região flexora do própodo armada com 8 a 12 cerdas espiniformes, sendo a cerda mais distal dupla; dátilo 0,2 vez o comprimento do própodo, armado com 2 ou 3 cerdas espiniformes, raramente 1 ou 4. Quinto pereiópodo (Figura 3L) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,2, 4,4, 2,5, 5,6 vezes o comprimento da base; mero pode ou não ser armado com 1 cerda espiniforme, tufo de cerdas no ápice da região dorsal; carpo com o ápice da região dorsal projetado posteriormente; região flexora do própodo armada com 8 a 12 cerdas espiniformes, sendo a cerda mais distal dupla; alguns espécimes com um tufo de cerdas simples na região distal da margem flexora (número de cerdas espiniformes não contados nestes espécimes devido a presença das cerdas simples impossibilitar a visualização dessas estruturas); dátilo 0,2 vez o comprimento do própodo, armado com 2 ou 3 cerdas espiniformes, raramente 1 ou 4.

Urópodo com exópodo 1,1 vezes mais longo que o endópodo (Figura 3I); exópodo armado com dente lateral na região distal.

Localidade-tipo. English Harbour, Antigua, Antigua e Barbuda

Distribuição. Atlântico oeste — México (Quintana Roo), Porto Rico, Ilhas Virgens Britânicas, Anguilla, São Cristóvão e Nevis, Antigua e Barbuda, Guadalupe, Dominica, Santa Lúcia, Granada, Trinidad e Tobago, Panamá, Brasil (Ceará, Pernambuco e São Paulo) (Chace, 1972; Almeida et al. 2008; Fielder et al. 2010; Terossi et al. 2017, 2018; presente estudo).

Considerações: as variações de comprimento das estruturas ou número de cerdas espiniformes dos pereiópodos não apresentaram nenhuma relação com a distribuição geográfica dos espécimes analisados. Alguns espécimes apresentaram variação no número de cerdas espiniformes do mero do terceiro e quarto pereiópodos e de cerdas espiniformes dorsolaterais do télson, ou seja, um mesmo espécime pode apresentar número distinto dessas estruturas em cada lado do corpo. Esse fato indica que essas estruturas poderiam gerar problemas se utilizadas como caractere diagnóstico devido a sua alta variabilidade.

Thor nova sp.

(Figuras 5 e 6)

Material examinado

Holótipo. Panamá: ♀ ovígera, Província de Bocas del Toro, Seagal (9.289° -82.296°), UF 44518, coletores: M. Leray, F. Michonneau & R. Lasley, 27/v/2016; comprimento da carapaça: 2,67mm.

Parátipos. Panamá: 7 ♀ (5 ovígeras e 2 com câmara incubadora), Província de Bocas del Toro, Punta STRI (Smithsonian Tropical Research Institute's) (9.349° -82.263°), UF 44393 (fotografia disponível, um espécime dissecado), coletores: M. Leray, F. Michonneau & R. Lasley, 09/v/2016; 1 ♂ com apêndice masculino, Província de Bocas del Toro, Ponsak (9.294° -82.332°), UF 44289, coletores: M. Leray, F. Michonneau & R. Lasley, 13/v/2016; 1 ♂ com apêndice masculino e 8 ♀ (6 ovígeras e 2 com câmara incubadora), Província de Bocas del Toro, Seagal (9.289° -82.296°), UF 44518

(fotografia disponível, um espécime dissecado), coletores: M. Leray, F. Michonneau & R. Lasley, 27/v/2016.

Diagnose. Dente supraorbital vestigial ou ausente. Margem anteroventral da carapaça armada com um dente. Telson com 3 pares de cerdas espiniformes dorsolaterais; e 3 pares de cerdas espiniformes. Mero do primeiro pereiópodo armado com 1 ou 2 cerdas espiniformes na região flexora da metade basal, raramente 3 ou 4.

Descrição. Rostro inclinado ventralmente (Figura 5A-B); comprimento variável entre a atingir a margem distal do primeiro segmento antenular e a margem distal do segundo segmento antenular; armado com 4 ou 5 dentes dorsais (Figura 5B); posição do dente dorsal mais posterior variável em relação a órbita ocular, podendo estar um pouco anterior ou alinhado a esta; margem ventral do rostró armada com um dente formando o aspecto bífido, sendo menos comum a condição não armada ou armada com 2 dentes. Dente supraorbital vestigial ou ausente. Córnea geralmente mais larga e menos comprida que o pedúnculo ocular. Espinho antenal agudo. Margem anteroventral da carapaça armada com um dente.

Pleuras (Figura 5F) dos três somitos abdominais anteriores arredondadas posteroventralmente; pleuras dos três somitos abdominais posteriores agudas posteroventralmente. Sexto somito corresponde a aproximadamente 1,6 vezes o comprimento do quinto somito; telson corresponde a aproximadamente 1,1 vezes o comprimento do sexto somito.

Telson (Figura 5I) 2,5 vezes mais longo que largo (largura proximal), com 3 pares de cerdas espiniformes dorsolaterais; e 3 pares de cerdas espiniformes distais sendo a intermediária maior e a externa a menor.

Pedúnculo antenular com estilocerito agudo de comprimento variável entre a margem distal do primeiro e do segundo artículo antenular (Figura 5C); estilocerito armado com um dente na margem lateral na região basal. Primeiro artículo antenular armado com uma cerda espiniforme na região mediana da margem lateroventral (Figura 5D). Segundo artículo antenular armado com um dente na margem lateral com comprimento variável entre alcançar a metade ou ultrapassar a margem distal do terceiro artículo antenular. Placa dorsal do terceiro artículo antenular triangular. Flagelo antenular filiforme, curto em relação ao flagelo antenal, articulado, com base levemente mais larga que o ápice.

Pedúnculo antenal apresenta comprimento variável podendo não alcançar ou atingir a metade escafoerito. Artículo antenal basal com dois dentes ventrais. Escafoerito ultrapassa o comprimento do pedúnculo antenular, apresenta um dente na margem lateral da região distal (Figura 5E), 2,5 vezes mais longo do que largo (largura mediana). Flagelo antenal filiforme, longo, articulado, com base levemente mais larga que o ápice.

Mandíbula (Figura 6A) composta pelos processos molar e incisivo. Superfície molar serrilhada; incisivo com 5 dentes. Palpo ausente.

Maxílula (Figura 6B) com endópodo delgado e não dividido, com uma cerda simples distal. Endito proximal alargado na região mediana, com ápice levemente agudo, coberto por numerosas cerdas plumosas e 11 cerdas espiniformes. Endito distal delgado, região distal levemente mais delgada que a região proximal, coberto com numerosas cerdas plumosas.

Maxila (Figura 6C) com endito coxal unilobado truncado distalmente e endito basal bilobado levemente arredondado distalmente, numerosas cerdas plumosas em

ambos os enditos Endópodo não segmentado, região distal delgada e com cerdas plumosas. Exópodo (escafognatito) bem desenvolvido, margem terminal subretlína, fina, coberta por cerdas plumosas.

Primeiro maxilípodo (Figura 6D) com endito coxal de comprimento subigual ao endito basal, margem distal levemente arredondada, coberta por numerosas cerdas plumosas. Endito basal grande, levemente arredondado na região mediana e arredondada nas extremidades, coberto com numerosas cerdas plumosas. Endópodo não segmentado, grande, com formato sublosangular, com cerdas plumosas. Exópodo bem desenvolvido e não dividido, com algumas cerdas plumosas na região proximal e numerosas cerdas plumosas na região distal. Epipodito grande com lóbulos proximal e distal de comprimento semelhante.

Segundo maxilípodo (Figura 6E) com protopodito com cerdas plumosas. Endópodo com 3 segmentos, dáctilo coberto por numerosas cerdas plumosas; própodo aproximadamente 0,25 vez o comprimento do dáctilo; carpo aproximadamente 0,4 vez o comprimento do dáctilo; mero e ísquio fundidos ao protopodito. Exópodo longo, delgado, não dividido, algumas cerdas plumosas na região proximal e numerosas cerdas plumosas na região distal.

Terceiro maxilípodo (Figura 6G) ultrapassa a margem distal do terceiro artículo do pedúnculo antenular, coberto com cerdas simples e plumosas; antepenúltimo segmento 0,9 vez o comprimento do último segmento, último segmento aproximadamente 3,7 vezes o comprimento do penúltimo segmento; região distal do antepenúltimo segmento pode apresentar uma cerda papilosa (Figura 6F) associado ou não a uma cerda espiniforme, estruturas com posições variáveis; último segmento com tufo de cerdas plumosas na margem ventral, região distal com 7 ou 8 cerdas

espiniformes; exópodo não alcança a margem distal do antepenúltimo segmento, possui tufo de cerdas plumosas na margem distal.

Primeiro pereiópodo (Figura 5G) de comprimento variável, podendo não alcançar ou ultrapassar a metade do escafocerito; ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,0, 3,2, 2,8, 3,9 vezes o comprimento da base; ísquio armado com 1 espinho na região flexora de metade apical; mero armado com 1 ou 2 cerdas espiniformes na região flexora da metade basal, raramente 3 ou 4; própodo com uma linha de cerdas plumosas na base da região ventrolateral; dátilo 0,4 vez o comprimento do própodo; com tufo de cerdas em ambas as quelas. Segundo pereiópodo (Figura 5H) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 4,3, 4,6, 7,2, 2,6 vezes o comprimento da base; ísquio com 2 cerdas simples e longas na base da região flexora; carpo com 6 subartículos, respectivamente, 1,0, 0,6, 2,1, 1,3, 0,7, 1,4 vezes o comprimento da base; dátilo 0,4 vez o comprimento do própodo; dátilo com tufo de cerdas em ambas as quelas. Terceiro pereiópodo (Figura 5J) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,2, 4,3, 2,1, 5,1 vezes o comprimento da base; mero armado com 1 cerda espiniforme lateral na metade apical; carpo com o ápice da região dorsal projetado posteriormente; região flexora do própodo armada com 7 a 16 cerdas espiniformes, sendo a cerda mais distal dupla, um espécime macho com um tufo de cerdas na região distal da margem flexora; dátilo 0,2 vez o comprimento do própodo, com 2 ou 3 cerdas espiniformes, raramente 4. Quarto pereiópodo (Figura 5K) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,3, 4,9, 2,5, 5,7 vezes o comprimento da base; mero armado com 1 cerda espiniforme, tufo de cerdas no ápice da região dorsal; carpo com o ápice da região dorsal projetado posteriormente; região flexora do própodo armada com 8 a 12 cerdas espiniformes, sendo a cerda mais distal dupla;

dáctilo 0,2 vez o comprimento do própodo, armado com 2 ou 3 cerdas espiniformes. Quinto pereiópodo (Figura 5L) com ísquio, mero, carpo e própodo, respectivamente, 2,2, 4,2, 2,2, 5,4 vezes o comprimento da base; mero geralmente armado com 1 cerda espiniforme, menos comum a condição não armada, tufo de cerdas no ápice da região dorsal; carpo com o ápice da região dorsal projetado posteriormente; região flexora do própodo armada com 8 a 15 cerdas espiniformes, sendo a cerda mais distal dupla, alguns espécimes com um tufo de cerdas na região distal da margem flexora (número de sendo a cerda mais distal dupla não contadas nestes espécimes devido a presença das cerdas impossibilitar a visualização dessas estruturas); dáctilo 0,2 vez o comprimento do própodo, armado com 2 ou 3 cerdas espiniformes, raramente 1.

Urópodo com exópodo aproximadamente 1,1 vezes mais longo que o endópodo (figura 5I); exópodo armado com dente lateral na região distal.

Localidade-tipo. Província de Bocas del Toro, Panamá

Distribuição. Atlântico oeste — Panamá

Considerações: estes espécimes possuem o dente na margem lateral na região basal do estilocerito mais desenvolvido se comparado a *Thor manningi*. Dentre os dois espécimes machos analisados, um deles apresentou um tufo de cerdas no ápice da região dorsal do mero do terceiro pereiópodo, enquanto o outro não.

DISCUSSÃO

A separação observada nas análises filogenéticas (ML e BAY) em dois clados distintos com alto valor de suporte para ambos os genes analisados (espécimes do Brasil

+ Panamá e um clado apenas com espécimes do Panamá), juntamente com a presença de dentes na região supraorbital e na margem anteroventral da carapaça mostrou que a taxonomia integrativa é um ferramenta eficiente no reconhecimento de espécies crípticas.

A partir da análise da morfologia do espécime-tipo de *T. manningi* de Antigua, verificou-se que a linhagem composta por espécimes do Brasil + Panamá corresponde à *T. manningi*. Logo, baseado em evidências morfológicas (descritas comparativamente a seguir) e moleculares, constatou-se que a linhagem restrita ao Panamá representa uma nova espécie do gênero *Thor* para o Atlântico (*Thor* nova sp.).

As análises de distância genética ratificaram os resultados das reconstruções filogenéticas. A variação intraespecífica foi nula para *T. manningi* (COI: 0%; 16S: 0%) e *T. nova* sp. (COI: 0%; 16S: 0%). Em contrapartida, os valores de variação interespecífica entre essas duas espécies foram elevados (COI: 23,0%; 16S: 20,0%). Tais valores são semelhantes, ou até mesmo superiores, aos encontrados em comparação com as distintas populações de *T. amboinensis* (*T. manningi*- COI: 13,0-17,0%; 16S: 17,8-19,0%; *T. nova* sp.- COI: 14,0-14,5%; 16S: 20,0-22,0%) e em comparações intergenéricas (*T. manningi*- COI: 22,0%; 16S: 24,8-25,4%; *T. nova* sp.- COI: 23,0%; 16S: 23,7-26,9%).

Thor manningi possui dente supraorbital e o seu formato pode ser agudo ou obtuso, enquanto em *Thor* nova sp. ele está ausente ou é apenas vestigial. Em outras espécies de *Thor* do Atlântico e do leste do Pacífico essa característica também se mostra variável (Chace 1972, Wicksten 1996). *T. dobkini*, *T. floridanus* e *T. cordelli* Wicksten 1996 possuem dente supraorbital. Este apresenta formato obtuso em *T.*

dobkini e *T. floridanus* (Chace 1972) e, na descrição de *T. cordelli*, Wicksten não menciona diretamente o formato, mas o ilustra como agudo (Wicksten 1996). Já *T. amboinensis*, *T. cocoensis* Wicksten and Vargas 2001 e *T. algicola* Wicksten 1987 não apresentam dente supraorbital (Chace 1972, Wicksten and Vargas 2001, Wicksten 1987, respectivamente), mas Wicksten (1987) relata que em espécimes maiores de *T. algicola* é possível ver vestígios do dente supraorbital.

Thor manningi e *T. cordelli* podem ser diferenciados por suas distribuições geográficas serem restritas, respectivamente, aos oceanos Atlântico e Pacífico. Além disso, o carpo do segundo pereiópodo de *T. manningi* é dividido em 6 subartículos, enquanto o de *T. cordelli* possui 5 subartículos (Wicksten 1996). A presença de uma cerda espiniforme na metade distal da margem flexora do mero do primeiro pereiópodo distingue *T. dobkini* (Chace 1972) das demais espécies de *Thor* do Atlântico, incluindo a espécie descrita neste estudo. Chace (1972) menciona a presença de espinhos (nomeadas de cerdas espiniformes aqui) no mero do primeiro pereiópodo em alguns espécimes de *T. manningi* e *T. floridanus*, mas que “estes certamente não seriam homólogos com o espinho de *T. dobkini*”. Em *T. dobkini* eles estariam na metade distal da margem flexora do mero do primeiro pereiópodo (Chace 1972), enquanto o observado neste estudo é que em *T. manningi* eles estariam restritos a metade proximal da margem flexora do mero do primeiro pereiópodo. Por isso, concordamos com Chace (1972) em considerar que essas estruturas não seriam homólogas. O autor também define que *T. manningi* poderia ser separado morfologicamente de *T. floridanus* pelo número de cerdas espiniformes do dátilo do quarto e quinto pereiópodos. No entanto, esse caráter deveria ser analisado com cautela, diante da possibilidade de sobreposição. Chace (1972) relata a ocorrência de 3 cerdas espiniformes, algumas vezes 2 ou 4, para

T. manningi; e 4 ou 5 cerdas espiniformes, raramente 3 ou 6, *T. floridanus*. Nos espécimes analisados neste estudo, a variação encontrada foi de 1 a 3 cerdas espiniformes. Além disso, essas espécies apresentam sistemas sexuais distintos, sendo *T. floridanus* gonocórico (Bauer and VanHoy 1996) e *T. manningi* protândrico com machos primários (Bauer 1986).

A presença de um dente na margem anteroventral da carapaça que diferencia *T. nova sp* de *T. manningi*, também é encontrado em outras quatro espécies: *T. amboinensis*, *T. hainanensis* Xu and Li 2014, *T. singularis* Xu and Li 2015 e *T. paschalis* (Heller 1862) (Chace 1972, Xu and Li 2015, Anker and De Grave 2016, respectivamente). Dentre essas, *T. amboinensis* é a única que ocorre em simpatria com *Thor nova sp.* (Chace 1972). A presença de um dente na margem anteroventral da carapaça foi reportada por Chace (1972) em espécimes de *T. amboinensis* do Mar do Caribe, porém Xu and Li (2015) não mencionam ou ilustram a presença dessa estrutura em espécimes do Mar da China Meridional. Recentemente, Titus et al. (2018) revelaram a existência de pelo menos cinco linhagens em *T. amboinensis*. Portanto essa incongruência relacionada à presença do dente na margem anterolateral da carapaça em *T. amboinensis* poderia representar uma variação morfológica entre essas diferentes linhagens dentro de *T. amboinensis*. Na descrição da espécie realizada por De Man (1988) essa estrutura não é mencionada. Morfologicamente, *Thor nova sp.* se distingue de *T. amboinensis* dessas duas localidades pelo número de cerdas espiniformes da margem distal do télson. *Thor nova sp.* possui 3 pares de cerdas espiniformes, enquanto os espécimes de *T. amboinensis* dessas duas regiões apresentariam 4 pares de cerdas espiniformes (Chace 1972, Xu and Li 2015). Além disso, as análises filogenéticas e de distância genética do gene COI, que incluíram sequências de *T. amboinensis* do

Atlântico, demonstraram que *T. amboinensis* e *Thor* nova sp. correspondem a espécies distintas. *Thor hainanensis* e *T. singularis* diferem morfologicamente de *Thor* nova sp. pela existência de epipoditos, somente no primeiro pereiópodo em *T. hainanensis* e no primeiro e segundo pereiópodo em *T. singularis* (Xu and Li 2014 2015). Já *T. paschalis* não possui o estilocerito armado com um dente na margem lateral na região basal (Komai et al. 2015). Para *T. spinosus* Boone 1935, *T. intermedius* Holthuis 1947 e *T. spinipes* Bruce 1983 não foram obtidas informações relativas presença do dente na margem anteroventral da carapaça. No entanto, essas espécies podem ser diferenciadas de *Thor* nova sp. pela presença de um dente supraorbital em *T. spinosus* e *T. spinipes*; e de apenas 1 par de cerdas espiniformes dorsolaterais no télson em *T. intermedius* (Komai et al. 2015).

A confirmação da ampla distribuição atlântica para *T. manningi* e a não existência de variação genética entre as populações do Mar do Caribe e do Brasil indicam provável existência de fluxo gênico entre essas duas regiões. Tal fato pode ser explicado pela grande capacidade de dispersão das espécies marinhas em sua fase larval (Gopurenko and Hughes 2002). No entanto, existe uma lacuna no registro da espécie na região entre a Guyana e o Norte do Brasil. Essa ausência de registro pode ocorrer devido à falta de estudos faunísticos ou à existência de uma barreira ecológica que separa essas duas regiões. Por exemplo, o camarão carídeo *Hippolyte obliquimanus* possui distribuição semelhante a *T. manningi*, inclusive com a presença de uma lacuna no seu registro de ocorrência nessa mesma área. Terossi and Mantelatto (2012) confirmaram a extensa distribuição atlântica para a espécie, porém encontraram evidências de isolamento genético entre populações do Brasil e do Mar do Caribe que poderia ser explicada pela

existência de uma barreira ecológica criada pelo rio Amazonas. Futuros estudos filogeográficos poderiam elucidar essa questão em *T. manningi*.

Thor nova sp. tem até o momento sua distribuição restrita ao Panamá (Mar do Caribe) e *T. manningi* já foi anteriormente reportada para Atlântico Oeste- Bermuda, EUA (Carolina do Norte) até Brasil, Atlântico Central- Ilha Ascensão (Manning and Chace 1990; Christoffersen 1998; Coelho Filho 2006). No entanto, apesar de nossas tentativas, não foi possível obtermos amostras destas outras localidades, e os estudos citados são apenas listas, não possuem ilustrações ou material depositado em coleções. Por isso, novos estudos taxonômicos e faunísticos, assim como a análise de espécimes anteriormente identificados como *T. manningi*, seriam imprescindíveis para a melhor compreensão dos limites da distribuição dessas duas espécies no Atlântico. Todos os 36 espécimes oriundos do Brasil (incluindo seus limites norte de sul de distribuição reportada no país, Ceará e São Paulo) foram identificados como *T. manningi*, indicando que até o presente momento somente esta espécie estaria presente na costa brasileira.

Chave para as espécies de *Thor* do Atlântico (adaptada de Chace 1972):

1. Mero do primeiro pereopodo armado com 1 ou 2 cerdas espiniformes na metade distal da margem flexora
Thor dobkini
- Mero do primeiro pereopodo desarmado na metade distal da margem flexora..... 2
2. Dente supraorbital ausente ou vestigial; margem anteroventral da carapaça armada com um dente3

Dente supraorbital presente, obtuso ou agudo; margem anteroventral da carapaça não armada

.....4

3. Telson armado com 4 pares de cerdas espiniformes distais.....*Thor amboinensis*

Telson armado com 3 pares de cerdas espiniformes distais..... *Thor nova* sp.

4. Dáctilo do quarto e quinto pereiópodos armado com 4 ou 5 cerdas espiniformes na margem flexora, raramente 3 ou 6 *Thor floridanus*

Dáctilo do quarto e quinto pereiópodos armado com 3 ou 2 cerdas espiniformes na margem flexora, raramente 1 ou 4 *Thor manningi*

Considerações sobre a chave proposta: devido a possibilidade de sobreposição da quantidade de cerdas espiniformes no dáctilo do quarto e quinto pereiópodos em *T. floridanus* e *T. manningi*, esses espécimes devem ser analisados cautelosamente. Em nosso estudo, foi encontrado apenas uma fêmea grande de *T. manningi* com 4 cerdas espiniformes no dáctilo do quarto e quinto pereiópodos, o que condiz com o reportado por Chace (1972) de que essa condição seria rara para a espécie. Além disso, Chace (1972) reportou 3 cerdas espiniformes que apenas em juvenis e machos pequenos. Como não tivemos acesso a espécimes de *T. floridanus*, não foi possível uma análise mais aprofundada de sua morfologia e nos restringimos às características descritas na literatura

CONCLUSÕES

As análises moleculares e morfológicas indicam a existência de duas linhagens distintas identificadas previamente como *T. manningi* a partir da chave proposta por

Chace (1972). A comparação morfológica com o espécime-tipo sustenta a ampla distribuição atlântica para *T. manningi* e uma nova espécie que estaria restrita à região do Mar do Caribe é proposta, *Thor* nova sp.. Novos estudos incluindo espécimes de outras localidades do Mar do Caribe seriam necessários para identificar os limites da distribuição destas duas espécies na região. O uso dos genes mitocondriais 16S e COI associados a dados morfológicos se mostrou eficaz na identificação de espécies crípticas para o gênero.

REFERÊNCIAS

- Almeida, AO, Bezerra LE, Souza-Filho JF, Almeida SM, Albuquerque DL, Coelho PA. 2008. Decapod and stomatopod crustaceans from Santo Aleixo Island, state of Pernambuco, Brazil. *Nauplius* **16(1)**:23-41.
- Anker A, De Grave S. 2016. An updated and annotated checklist of marine and brackish caridean shrimps of Singapore (Crustacea, Decapoda). *Raffles Bull Zool* **34**:343-454.
- Bartilotti C, Salabert J, Dos Santos A. 2016. Complete larval development of *Thor amboinensis* (De Man 1888) Decapoda: Thoridae described from laboratory-reared material and identified by DNA barcoding. *Zootaxa* **4066(4)**:399-420.
- Bauer RT. 1986. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. *Biol Bull* **170(1)**:11-31.
- Bauer RT, VanHoy R. 1996. Variation in sexual systems (protandry, gonochorism) and reproductive biology among three species of the shrimp genus *Thor* (Decapoda: Caridea). *Bull Mar Sci* **59(1)**:53-73.

Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, Ingram KK, Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol Evol* **22(3)**:148-155 doi:10.1016/j.tree.2006.11.004.

Bracken HD, De Grave S, Felder DL. 2009. Phylogeny of the infraorder Caridea based on mitochondrial and nuclear genes (Crustacea: Decapoda). *In*: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds). *Decapod Crustacean Phylogenetics*. Crustacean Issues, vol 18. CRC Press, New York, pp. 281-305.

Chace FA Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithson Contrib Zool* **98**:1–179.

Christoffersen ML. 1998. Malacostraca. Eucarida. Caridea. Crangonoidea and Alpheoidea (Except Glyphocrangonidae and Crangonidae). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Museu Nacional, Rio de Janeiro, pp. 351-372.

Coelho Filho PA. 2006. Checklist of the Decapods (Crustacea) from the outer continental shelf and seamounts from Northeast of Brazil–REVIZEE Program (NE III). *Zootaxa* **1184(1)**:1-27.

Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* **9(8)**:772 doi: 10.1038/nmeth.2109.

De Grave S, Li CP, Tsang LM, Chu KH, Chan TY. 2014. Unweaving hippolytoid systematics (Crustacea, Decapoda, Hippolytidae): resurrection of several families. *Zool Scr* **43(5)**:496-507 doi:10.1111/zsc.12067.

De Man, JG. 1888. Bericht über die von Herrn Dr. J. Brock imindischen Archipelgesammelten Decapoden und Stomatopoden. Archivfür Naturgeschichte **53**: 215–600.

Edgar RC. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res **32(5)**:1792-1797 doi: 10.1093/nar/gkh340.

Fiedler GC, Rhyne AL, Segawa R, Aotsuka T, Schizas NV. 2010. The evolution of euhermaphroditism in caridean shrimps: a molecular perspective of sexual systems and systematics. BMC Evol Biol **10(1)**:297 doi:10.1186/1471-2148-10-297.

Gopurenko D, Hughes JM. 2002. Regional patterns of genetic structure among Australian populations of the mud crab, *Scylla serrata* (Crustacea: Decapoda): evidence from mitochondrial DNA. Mar Freshwater Res **53**: 849-857.

Hall T. 2005. BioEdit 7.0.5. North Carolina State University, Department of Microbiology. <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>.

Khan RN, Becker JH, Crowther AL, Lawn ID. 2004. Spatial distribution of symbiotic shrimps (*Periclimenes holthuisi*, *P. brevicarpalis*, *Thor amboinensis*) on the sea anemone *Stichodactyla haddoni*. J Mar Biol. Assoc UK **84**:201-203.

Knowlton N. 1986. Cryptic and sibling species among the decapod Crustacea. J Crustacean Biol **6(3)**:356-363.

Knowlton N. 1993. Sibling species in the sea. Annu Rev Ecol Evol Syst **24**:189-216.

Knowlton N. 2000. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. Hydrobiologia **420**:73–90.

- Komai T, Okuno J, Minemizu R. 2015. New records of two species of the coral reef shrimp genus *Thor* Kingsley 1878 (Crustacea: Decapoda: Thoridae) from the Ryukyu Islands, Japan. *Zootaxa*, **4013(3)**:399-412.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol Biol Evol* **33(7)**:1870-1874 doi:10.1093/molbev/msw054.
- Mandai SS. 2015. Variabilidade populacional do ermitão *Calcinus tibicen* ao longo do Atlântico Ocidental avaliada por ferramentas moleculares e morfológicas. 93 pp. Monografia (Bacharelado)- Faculdade de filosofia e letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Manning, RB, Chace Jr FA. 1990. Decapod and stomatopod crustaceans from Ascension Island, south Atlantic Ocean. *Smithsonian Contributions to Zoology* **503**: 1–91.
- Miller MA, Pfeiffer W, Schwartz T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *In*: 2010 gateway computing environments workshop (GCE) (pp. 1-8). Ieee. November
- Miranda I, Gomes KM, Ribeiro FB, Araujo PB, Souty-Grosset C, Schubart CD. 2019. Molecular systematics reveals multiple lineages and cryptic speciation in the freshwater crayfish *Parastacus brasiliensis* (von Martens 1869) (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). *Invertebr Syst* **32(6)**: 1265-1281 doi:<https://doi.org/10.1071/IS18012>.
- Negri M, Pileggi LG, Mantelatto FL. 2012. Molecular barcode and morphological analyses reveal the taxonomic and biogeographical status of the striped-legged hermit

crab species *Clibanarius sclopetarius* (Herbst 1796) and *Clibanarius vittatus* (Bosc 1802) (Decapoda: Diogenidae). *Invertebr Syst* **26**: 561-571.

Rambaut A. 2009. FigTree v1.4.2. Disponível em: <<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>> Acesso em: out/2019.

Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol* **61(3)**:539-542 doi:10.1093/sysbio/sys029.

Schubart CD, Cuesta JA, Felder DL. 2002. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. *J Crustacean Biol* **22(1)**:28-44.

Schubart CD, Huber MGJ. 2006. Genetic comparisons of German populations of the stone crayfish, *Austropotamobius torrentium* (Crustacea: Astacidae). *Bull Fr Pêche Piscic* **380-381**:1019-1028.

Schubart CD, Neigel JE, Felder DL. 2000. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. Pp. 817–830. *In*: von Vaupel Klein JC, Schram FR (eds) *The biodiversity crisis and Crustacea. - Proceedings of the 4th International Crustacean Congress, Balkema, Rotterdam, Brookfield, The Netherlands. Crustacean Issues* **12**:817-830.

Stamatakis A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* **30(9)**:1312-1313 doi:10.1093/bioinformatics/btu033.

Tavares M, Carvalho L. 2017. Towards a review of the decapod crustacea from the remote oceanic archipelago of Trindade and Martin Vaz, south Atlantic Ocean: new records and notes on ecology and zoogeography. *Pap Avulsos Zool* **57(14)**:157-176.

Terossi M, Almeida AO, Buranelli RC, Castilho AL, Costa RC, Zara FJ, Mantelatto FL. 2018. Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of the São Paulo state (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: I. Infraorder Caridea: families Hippolytidae, Lysmatidae, Ogyrididae, Processidae and Thoridae. *Zootaxa* **4370(1)**:76-94.

Terossi M, De Grave S, Mantelatto FL. 2017. Global biogeography, cryptic species and systematic issues in the shrimp genus *Hippolyte* Leach 1814 (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) by multimarker analyses. *Sci Rep* **7**:6697 doi:10.1038/s41598-017-06756-1.

Terossi M, Mantelatto FL. 2012. Morphological and genetic variability in *Hippolyte obliquimanus* Dana 1852 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Brazil and the Caribbean Sea. *Crustaceana* **85(6)**:685-712 doi:10.1163/156854012X643762.

Titus BM, Daly M, Hamilton N, Berumen ML, Baeza JA. 2018. Global species delimitation and phylogeography of the circumtropical ‘sexy shrimp’ *Thor amboinensis* reveals a cryptic species complex and secondary contact in the Indo-West Pacific. *J Biogeogr* **45(6)**:1275-1287 doi: 10.1111/jbi.13231.

Wicksten MK. 1987. A new species of hippolytid shrimp from the west coast of Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, **86(1)**:27-33.

Wicksten MK. 1996. A new species of hippolytid shrimp from Rocas Alijos. In *Rocas Alijos* (pp. 295-298). Springer, Dordrecht.

Wicksten MK, Vargas R. 2001. A new species of *Thor* Kingsley, 1878 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Hippolytidae) from the tropical eastern Pacific. *Proc Biol Soc Wash* **114(1)**:139-144.

Williams AB. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida.

Xu P, Li XZ. 2014. A new species of the hippolytid shrimp genus *Thor* Kingsley, 1878 (Crustacea: Decapoda: Caridea) from Hainan Island, China. *Zootaxa* **3795(3)**: 394–400.

Xu P, Li XZ. 2015. Report on the Hippolytidae Bate (sensu lato) from China seas. *动物分类学报* **40(2)**:107-165.

Zimmer A, Araujo PB, Bond-Buckup G. 2009. Diversity and arrangement of the cuticular structures of *Hyaella* (Crustacea: Amphipoda: Dogielinotidae) and their use in taxonomy. *Zoologia (Curitiba)* **26(1)**:127-142.

Tabela 1. Lista de espécimes utilizados nas análises moleculares deste estudo e suas respectivas localidades, números de acesso do GenBank e coleção/lote. CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto; MSLKHC: Simon F.S. Li Marine Science Laboratory, The Chinese University of Hong Kong; UF: Florida Museum of Natural History; UFRGS: Coleção de Crustáceos do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul; ULLZ: University of Louisiana, Lafayette Zoological Collections. Marcadores moleculares- 16S: Subunidade Ribossomal 16S; COI: Citocromo Oxidase subunidade I. Referências sequências Genbank: ^a De Grave et al. 2014 ^b Titus et al. 2018 ^c Fiedler et al. 2010 ^d Terossi et al. 2017 ^e Terossi et al. 2018 ^f K.G. Lundin (dados não publicados) ^g Bracken et al. 2009. Sequências geradas neste estudo estão em negrito.

Espécie	Localidade	COI	16S	Coleção/Lote
<i>Thinora malvidensis</i>	Moorea	-	KF023099 ^a	GenBank
	Arábia Saudita	MF378826 ^b	-	UF 038021
	Ilha Iriomote, Japão	-	HQ315573 ^c	GenBank
	Bise Point, Okinawa, Japão	-	HQ315572 ^c	GenBank
<i>Thor amboinensis</i>	Okinawa, Japão	MF378788 ^b	-	GenBank
	Hong Kong	-	KF023120 ^a	MSLKHC.2010 .CA0002
	Arquipélago de Tuamotu	MF378819 ^b	-	UF 035384
	Bali, Indonésia	MF378781 ^b	-	GenBank

		MF378782 ^b	-	GenBank
	Bocas del Toro, Panamá	MF379053 ^b	-	GenBank
	Cayos Cochinos, Honduras	MF378990 ^b	-	GenBank
	Porto Rico	-	HQ315573 ^c	GenBank
	Panamá	MT021440	MT020853	UF 44457
<i>Thor manningi</i>	Pernambuco, Brasil	MT021441	MT020854	UFRGS 6832
		MT021442	MT020855	UFRGS 6833
	-	MT020857	CCDB 2593	
	São Paulo, Brasil	MT021443	MT020856	CCDB 2593
		KX589004 ^d	KU312995 ^e	CCDB 2737
		MT021444	MT020858	UF 44393
<i>Thor nova</i> sp.	Panamá	MT021445	MT020859	UF 44393
		MT021446	MT020860	UF 44393
<i>Thoralus cranchii</i>	-	MG935123 ^f	-	GenBank
		-	EU868667 ^g	ULLZ 6969

Tabela 2. Matriz de distância genética (distância-p) do gene mitocondrial COI

Espécimes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. <i>Thor nova</i> sp. (3 espécimes, Panamá)	0,000-0,003										
2. <i>Thor manningi</i> (1 espécime, Panamá)	0,230	-									
3. <i>Thor manningi</i> (2 espécimes, Brasil-PE)	0,230	0,000	0,000								
4. <i>Thor manningi</i> (2 espécimes, Brasil-SP)	0,230	0,000	0,000	0,000							
5. <i>Thor amboinensis</i> (1 espécime, Arábia Saudita)	0,140	0,170	0,170	0,170	-						
6. <i>Thor amboinensis</i> (1 espécime, Panamá)	0,140	0,170	0,170	0,170	0,030	-					
7. <i>Thor amboinensis</i> (1 espécime, Honduras)	0,140	0,170	0,170	0,170	0,030	0,000	-				
8. <i>Thor amboinensis</i> (1 espécime, Japão)	0,145	0,130	0,130	0,130	0,060	0,030	0,030	-			
9. <i>Thor amboinensis</i> (1 espécime, Arquipélago de Tuamotu)	0,145	0,170	0,170	0,170	0,040	0,040	0,020	0,020	-		
10. <i>Thor amboinensis</i> (2 espécimes, Indonésia)	0,145	0,160-0,170	0,160-0,170	0,160-0,170	0,040-0,050	0,020	0,020	0,020-0,030	0,040-0,050	0,010	
11. <i>Thoralus cranchii</i>	0,230	0,220	0,220	0,220	0,150	0,150	0,150	0,130	0,140-0,150	0,150	-

Tabela 3. Matriz de distância genética (distância-p) do gene mitocondrial 16S

Espécimes	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. <i>Thor nova</i> sp. (3 espécimes, Panamá)	0,000								
2. <i>Thor manningi</i> (1 espécime, Panamá)	0,200	-							
3. <i>Thor manningi</i> (2 espécimes, Brasil-PE)	0,200	0,000	0,000						
4. <i>Thor manningi</i> (3 espécimes, Brasil-SP)	0,200	0,000	0,000	0,000					
5. <i>Thor manningi</i> (1 espécime, Porto Rico)	0,200	0,000	0,000	0,000	-				
6. <i>Thor amboinensis</i> (2 espécimes, Japão)	0,222	0,178	0,178	0,178	0,178	-			
7. <i>Thor amboinensis</i> (1 espécime, Hong Kong)	0,210-0,220	0,190	0,190	0,190	0,190	0,092	-		
8. <i>Thoralus cranchii</i>	0,269	0,254	0,254	0,254	0,254	0,215	0,211	-	
9. <i>Thinora malvidensis</i>	0,237	0,248	0,248	0,248	0,248	0,175	0,193	0,193	-

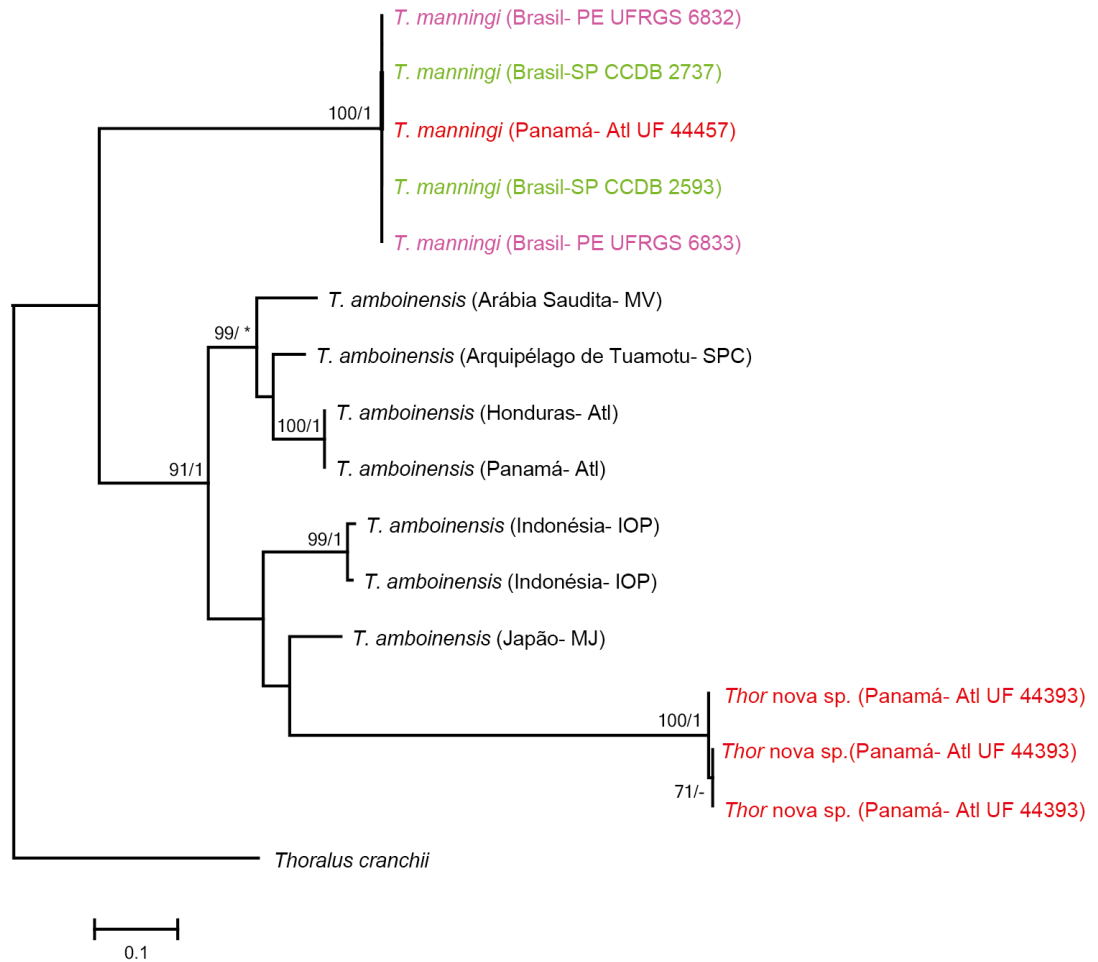


Figura 1. Filograma baseado na análise de Verossimilhança (ML) com o fragmento do gene mitocondrial Citocromo Oxidase I. Números próximos aos nós indicam os valores de bootstrap (ML)/probabilidade posterior (BAY). Valores de bootstrap inferiores a 50 e probabilidades posteriores menores que 0,90 não são mostrados. Hifens “-” representam nós recuperados em ambas as análises filogenéticas (ML e BAY), mas com valores de suporte inferiores aos citados. Asteriscos “*” indicam nós não recuperados por uma das análises (incongruências). Atl: Oceano Atlântico, IOP: Indo-oeste do Pacífico, MJ: Mar do Japão, MV: Mar Vermelho, SPC: sul do Pacífico Central, PE: Pernambuco, SP: São Paulo.

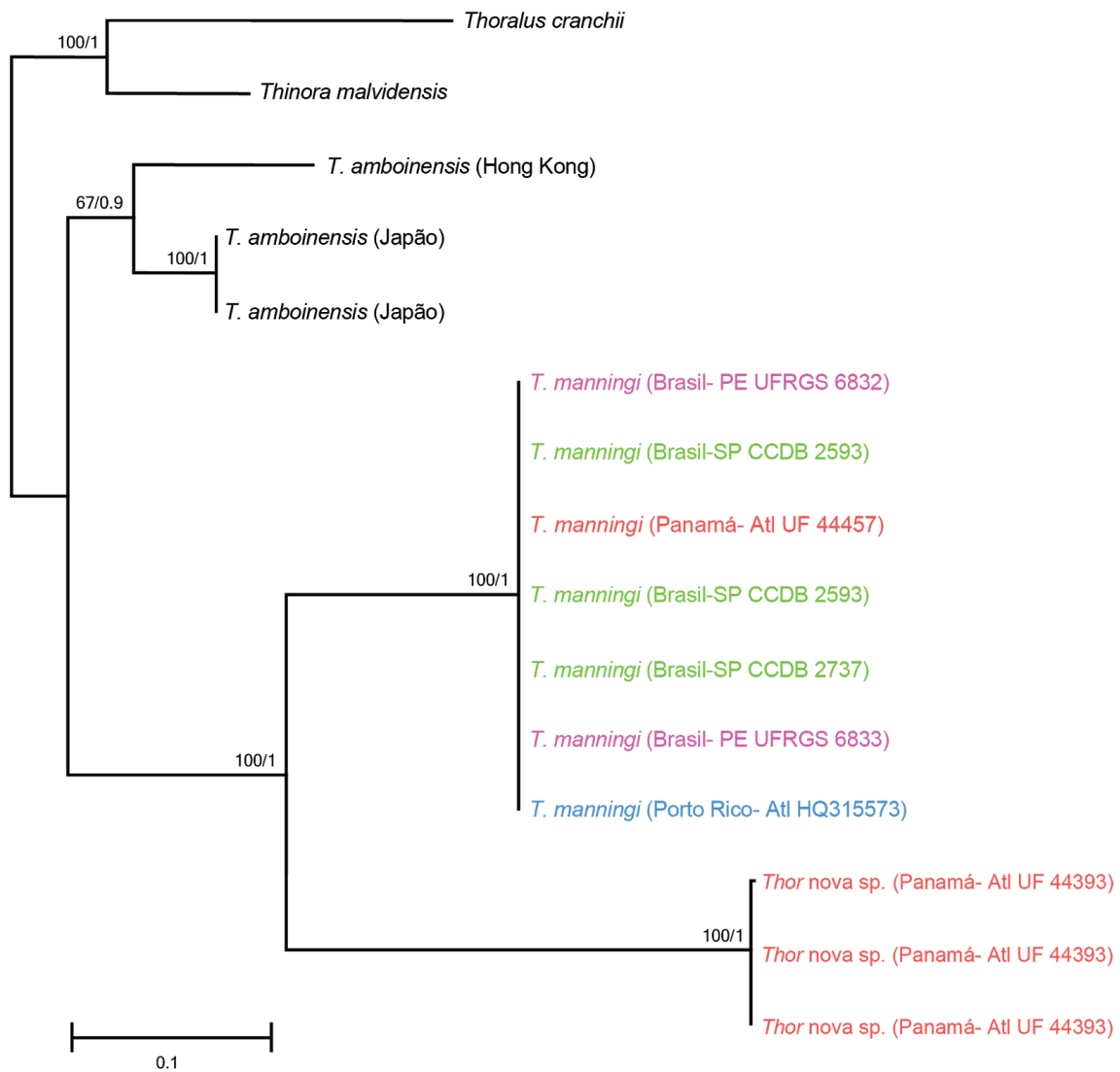


Figura 2. Filograma baseado na análise de Verossimilhança (ML) com o fragmento do gene mitocondrial 16S. Números próximos aos nós indicam os valores de bootstrap (ML)/probabilidade posterior (BAY). Valores de bootstrap inferiores a 50 e probabilidades posteriores menores que 0,90 não são mostrados. Atl: Oceano Atlântico, PE: Pernambuco, SP: São Paulo.

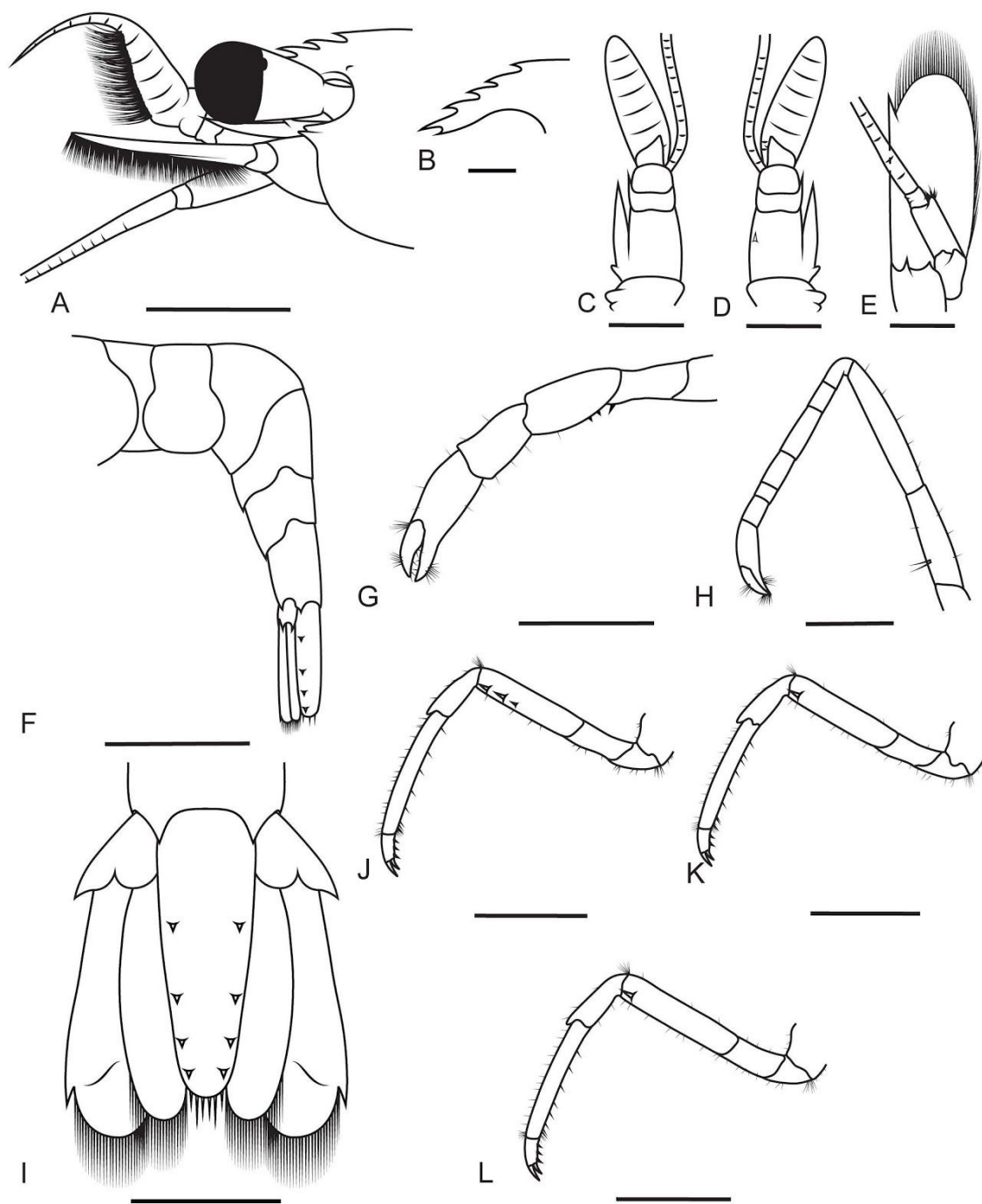


Figura 3. *Thor manningi* Chace, 1972. Brasil, São Paulo. Duas fêmeas (CCDB 2593). A- cefalotórax, vista lateral esquerda; B- rostro, vista lateral esquerda; C- antênula esquerda, vista dorsal; D- antênula esquerda, vista ventral; E- antena esquerda, vista ventral; F- abdômen, vista lateral esquerda; G- primeiro pereiópodo esquerdo, vista lateral; H- segundo pereiópodo esquerdo, vista lateral; I- télson e urópodos, vista dorsal; J- terceiro pereiópodo esquerdo, vista lateral; K- quarto pereiópodo esquerdo, vista

lateral; L- quinto pereiópodo esquerdo, vista lateral. Barras de escala: A, F-K: 0,83mm;
C-E:0,625mm; E: 2,5mm; H: 1,0mm.

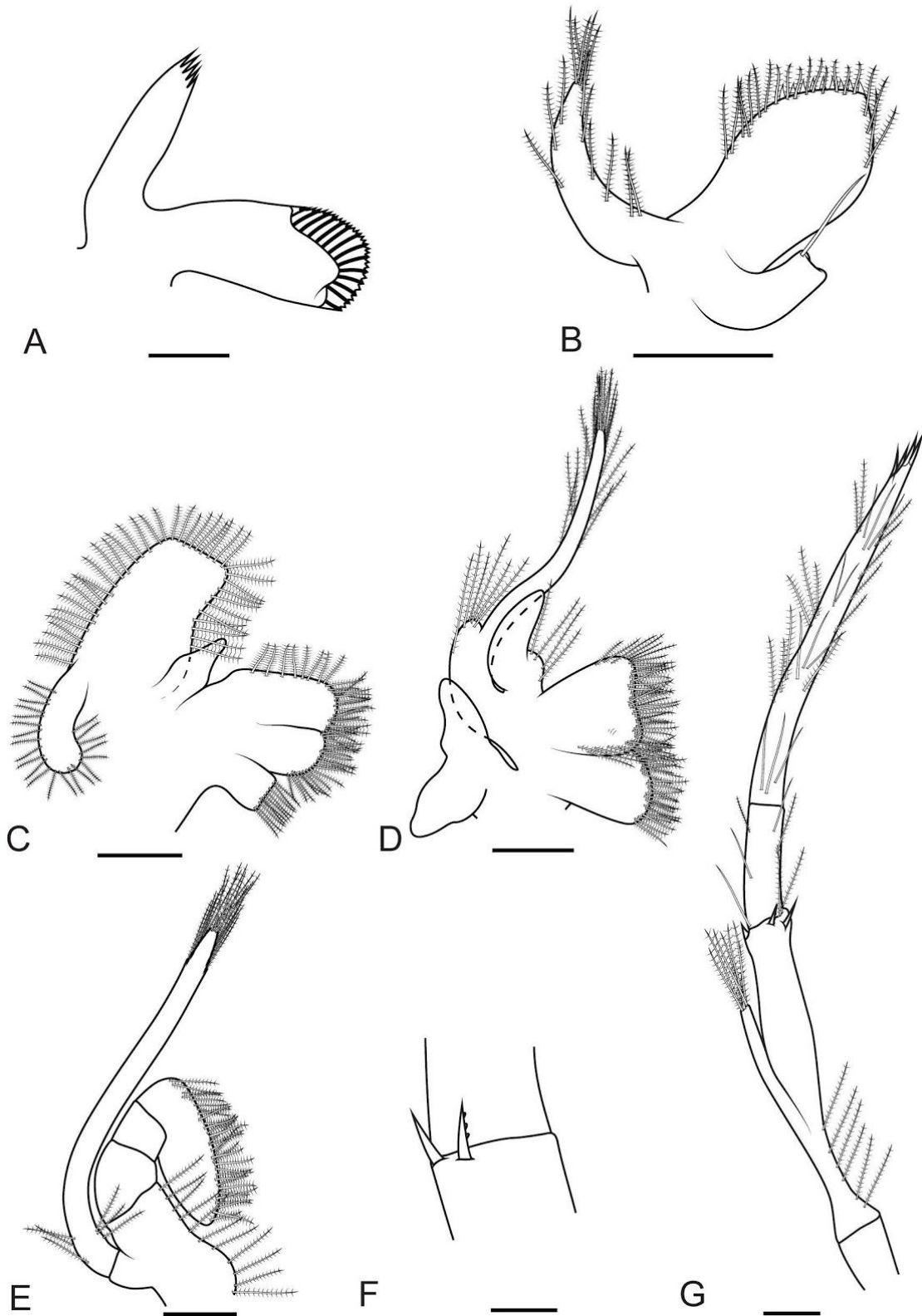


Figura 4. *Thor manningi* Chace, 1972. Brasil, São Paulo. Duas fêmeas (CCDB 2593). A- mandíbula direita, vista lateral. B- maxílula direita, vista lateral. C- maxila esquerda, vista lateral. D- primeiro maxilípodo esquerdo, vista lateral. E- segundo maxilípodo esquerdo, vista lateral. F- cerda papilosa. G- terceiro maxilípodo esquerdo, vista lateral. Barras de escala: A-E, G: 0,25 mm no aumento de 10X no microscópio; F: 0,06 mm no aumento de 10X no microscópio.

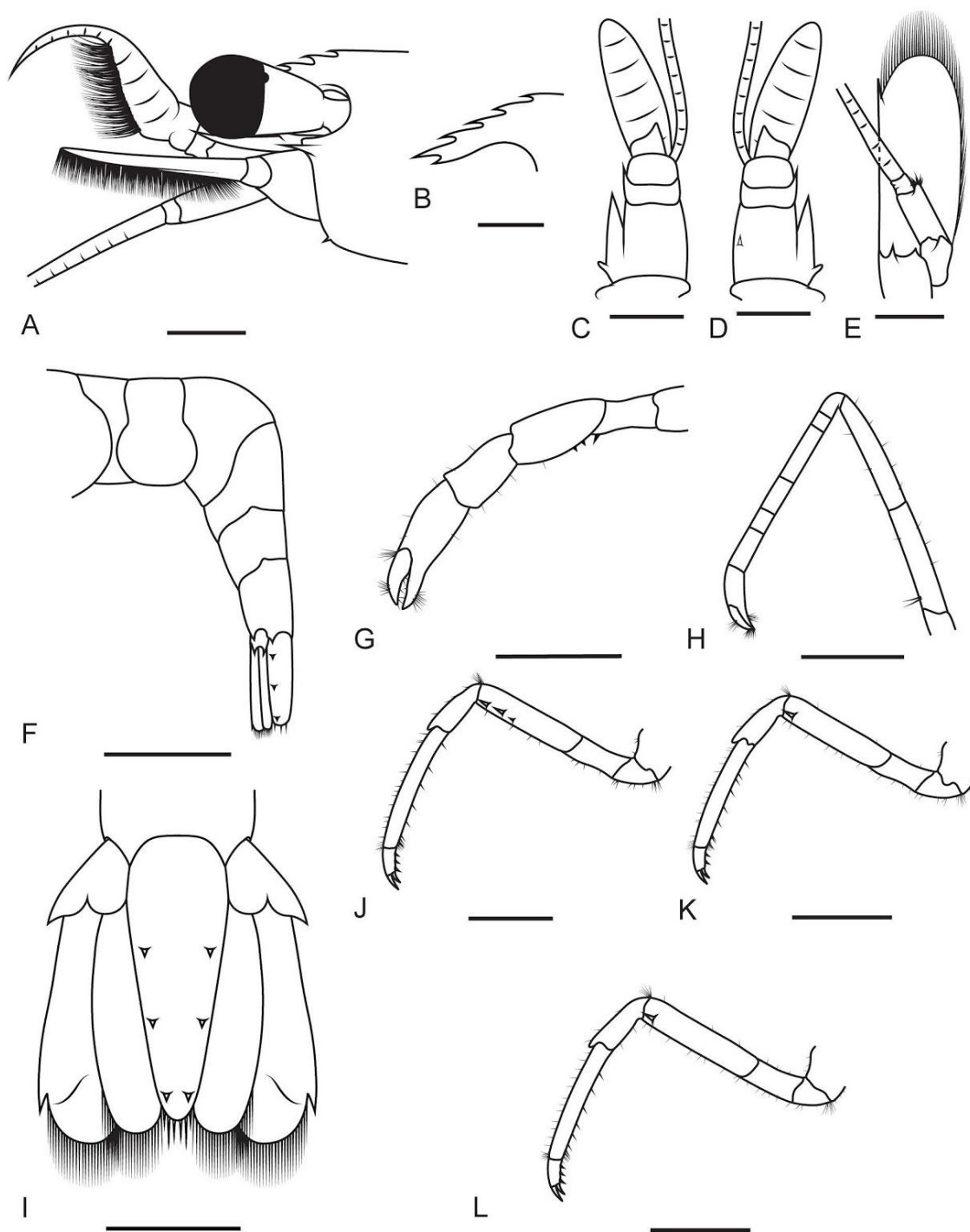


Figura 5. *Thor nova* sp. Província de Bocas del Toro, Panamá. Holótipo, fêmea (UF 44518). A- cefalotórax, vista lateral esquerda; B- rostro, vista lateral esquerda; C- antênula esquerda, vista dorsal; D- antênula esquerda, vista dorsal; E- antena esquerda, vista ventral; F- abdômen, vista lateral esquerda; G- primeiro pereiópodo esquerdo, vista lateral; H- segundo pereiópodo esquerdo, vista lateral; I- télson e urópodos, vista dorsal; J- terceiro pereiópodo esquerdo, vista lateral; K- quarto pereiópodo esquerdo,

vista lateral; L- quinto pereiópodo esquerdo, vista lateral. Barras de escala: A, F-K:
0,83mm; C-E:0,625mm; E: 2,5mm; H: 1,0mm.

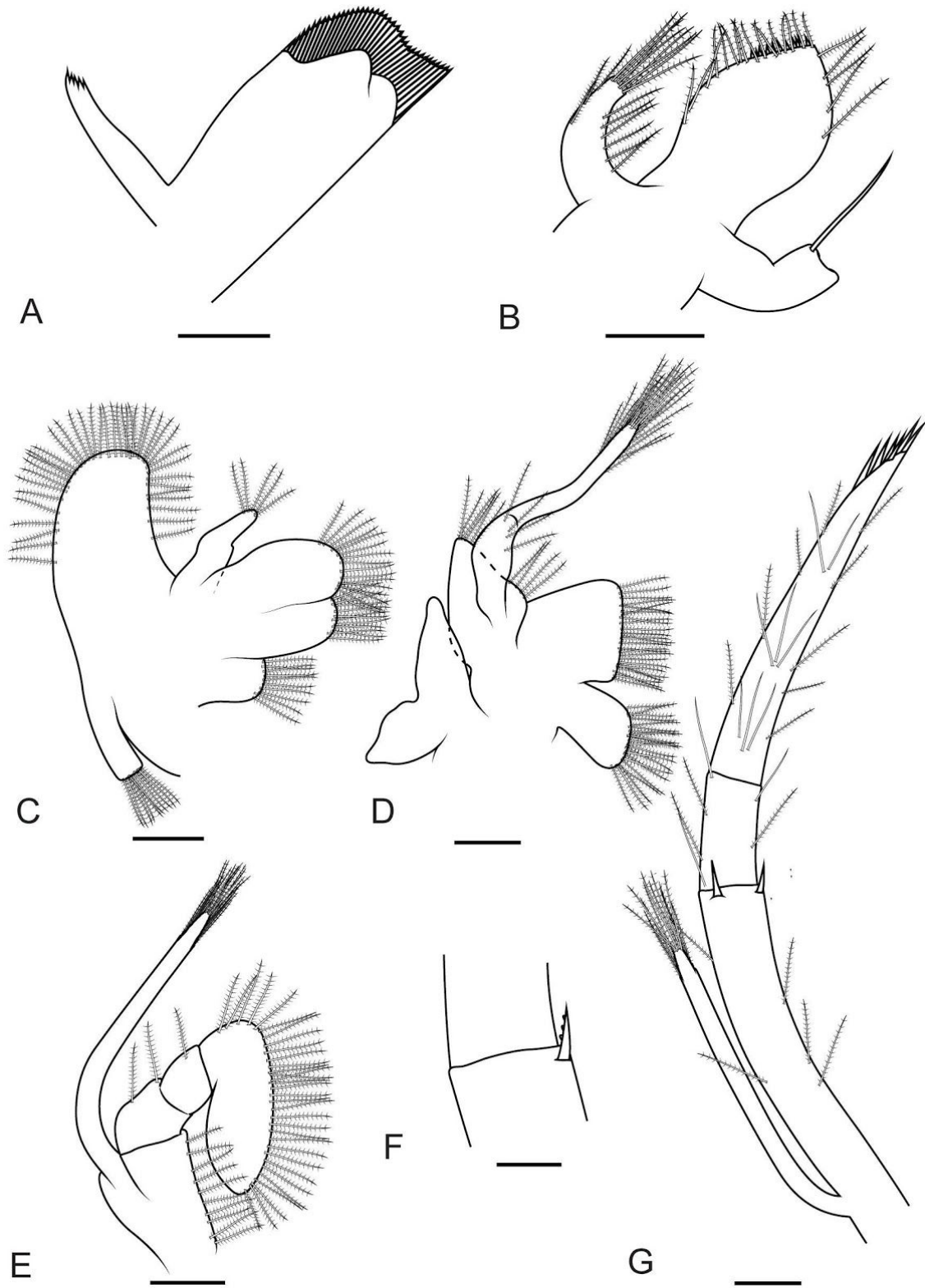


Figura 6. *Thor nova* sp. Província de Bocas del Toro, Panamá. Parátipos, fêmeas (A, B, D, E - UF 44393; C, F - UF 44518). A- mandíbula direita, vista lateral. B- maxílula direita, vista dorsal. C- maxila esquerda, vista dorsal. D- primeiro maxilípodo esquerdo, vista dorsal. E- segundo maxilípodo esquerdo, vista dorsal. F- cerda papilosa. G- terceiro maxilípodo esquerdo, vista dorsal. Barras de escala: A-E, G: 0,25 mm no aumento de 10X no microscópio; F: 0,06 mm no aumento de 10X no microscópio.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos na análise morfológica apontam que os espécimes previamente identificados como *Thor manningi* correspondem a duas linhagens separadas, sendo tal fato ratificado pelas análises moleculares. Através da comparação morfológica com o holótipo de *T. manningi*, definiu-se que a linhagem cuja distribuição mantém-se restrita ao Mar do Caribe corresponde a uma nova espécie para o gênero (*Thor nova* sp.) e corroborou-se a ampla distribuição atlântica para *T. manningi*. Estas espécies são distinguidas principalmente por caracteres como a presença ou ausência de dentes na região supraorbital e margem anteroventral da carapaça.