Edvanda Andrade Souza de Carvalho

Sistemática e revisão taxonômica dos caranguejos de água doce do gênero *Trichodactylus* Latreille, 1828 (Decapoda: Trichodactylidae): uma abordagem molecular e morfológica.

Systematics and taxonomic revision of freshwater crabs of the genus *Trichodactylus* Latreille, 1828 (Decapoda: Trichodactylidae): a molecular and morphological approach.

Ribeirão Preto – SP

2018

Edvanda Andrade Souza de Carvalho

Sistemática e revisão taxonômica dos caranguejos de água doce do gênero *Trichodactylus* Latreille, 1828 (Decapoda: Trichodactylidae): uma abordagem molecular e morfológica.

Systematics and taxonomic revision of freshwater crabs of the genus *Trichodactylus* Latreille, 1828 (Decapoda: Trichodactylidae): a molecular and morphological approach.

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

Orientador: Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto

Ribeirão Preto - SP

2018

Souza-Carvalho, Edvanda Andrade

Sistemática e revisão taxonômica dos caranguejos de água doce do gênero *Trichodactylus* Latreille, 1828 (Decapoda: Trichodactylidae): uma abordagem molecular e morfológica/ Edvanda A. Souza-Carvalho; orientador, Fernando Luis Medina Mantelatto. – 2018 XXI + 178 f.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de concentração: Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

1. Trichodactylidae. 2. Morfologia. 3. Filogenia. 4. Novas espécies. 5. Endemismo.

Banca Examinadora

Prof. Dr. : _____

Prof. Dr. : _____

Prof. Dr.: _____

Profa. Dr. : _____

Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto

(Orientador)

AGRADECIMENTOS

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

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida e a verba recebida do Programa de Apoio a Pós-Graduação (Convênio/CAPES/PROAP 2015 –817224/2015).

Ao apoio financeiro e logístico recebidos, direta ou indiretamente, para a realização deste trabalho concedidos e coordenados pelo prof. Dr. Fernando L. M. Mantelatto: Projeto Temático Biota (2010/50188-8), Projeto Coleções Científicas 2009/54931-0; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Procs. No 315/2009 (Projeto Cooperação Internacional) e 2005/2014 - 23038.004308/201414 (Ciências do Mar II); ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) - Procs. 472746/2004-9, 471794/2006-6, 473050/2007-2, 471011/2011-8 (Edital Universal, Auxílio Individual a Pesquisa), 491490/2004-6, 490122/2006-0, 490353/2007-0 (Projetos Cooperação Internacional); 301359/2007-5, 302748/2010-5 (Produtividade em Pesquisa).

Ao prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto, obrigada pela orientação, bem como por toda compreensão, paciência e confiança ao longo dos anos. Obrigada pelo incentivo na participação em outros projetos e atividades no laboratório que foram fundamentais e muito importantes durante meu crescimento profissional. Agradeço também por todo seu esforço na busca de recursos financeiros para a execução deste trabalho.

Ao prof. Dr. Célio Magalhães, obrigada pela co-orientação informal que foi, sem dúvidas, de fundamental importância para o desenvolvimento deste trabalho e grande crescimento profissional. Muito obrigada por sua incansável ajuda, conselhos

científicos e apoio ao longo desses anos. Muito obrigada também por toda a sua ajuda durante minha visita ao INPA e na análise de alguns caracteres.

Ao Dr. Charles Oliver Coleman, que foi meu supervisor durante o período do doutorado sanduíche no Museum für Naturkunde em Berlim, por toda ajuda, ensinamentos, atenção, gentileza, amizade, carinho e conversas enriquecedoras e que alegraram meus dias durante minha estadia no museu. Agradeço também a sua esposa Gabi, que me recebeu com muito carinho. Vocês dois me proporcionaram momentos inesquecíveis nos quais levarei para sempre em minha vida profissional e pessoal.

Ao meu amor, Fabrício Carvalho (momo), que foi a minha razão de vida ao longo desses anos. Mo, obrigada por toda a parceria em coletas, no laboratório, nas discussões científicas e na vida. Obrigada por todo amor, compreensão, companheirismo, paciência, alegrias e por compartilhar comigo momentos inesquecíveis. Sem você eu não teria conseguido chegar até aqui. Obrigada por existir em minha vida e fazer do meu dia a dia mais doce e feliz.

À todos que contribuíram de maneira crucial para o desenvolvimento deste trabalho através de doações, empréstimos de material, fotografias e também me receberam gentilmente nos museus e/ou coleções científicas: Dr. Adam Baldinger (MCZ); Msc. Ana Francisca Tamburus (FFCLRP/USP); Andreas Allspach (SMF), Dr. Alexandre Almeida (UFPE), Dra. Angelika Brandt (SMF), Dr. Célio Magalhães (INPA), Dr. Charles Oliver Coleman (ZMB), Dra. Daniëlle Guinot (MNHN), Dr. Emerson Mossolin (UFG) Dra. Erminda Couto (UESC), Dr. Fernando Álvarez (CNCR), Dra. Glaucia Pontes (PUCRS), Dra. Irene Cardoso (MNRJ), Dr. José Luis Villalobos Hiriart (CNCR), Dr. Juan Carlos Ojeda-Escoto (CNCR), Karen Reed (USNM), Laure Corbari (MNHN), Msc. Larissa Corteletti (UVV), Dr. Marcos Tavares (MZUSP), Miranda Lowe (NHMUK); Dra Odete Lopes (MHNCI), Dra. Paula Beatriz Araújo (UFRGS), Dra. Paula Martin-Lefevre (MNHN); Dr. Michael Türkay (*in memoriam*) (SMF), Dr. Peter Dworschak (NHMW), Dr. Rafael Lemaitre (USNM), Dr. Rafael Robles (CNCR), Msc. Renata Lima-Gomes (INPA), Dr. Sérgio Bueno (IB-USP), Dr. Sérgio Rocha (UFRB), Walter Ishikawa, Msc. Thomaz Sinani (UFMS).

Ao prof. Dr. Fernando Zara, por seu apoio durante o processamento das amostras no Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura da UNESP – Jaboticabal.

À Rodrigo Ferreira da Silva, do Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura do Departamento de Química da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, pela preparação das amostras e por toda a sua ajuda.

Aos colegas do CEPTA/ICMBio e do Projeto Piabanha, por todo apoio logístico e financeiro durante as coletas no rio Paraíba do Sul.

À Neide, Tiago, Felipe e em especial Ricardo Oliveira (ICMBio Rio de Janeiro) por toda ajuda durante a coleta realizada no Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro.

Às secretárias, Vera de Cássia Cicilini de Lucca (Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada/FFCLRP) e Renata Andrade Callavari (Programa de Pós-graduação em Entomologia/FFCLRP), que sempre estiveram dispostas a me ajudar com muita gentileza e carinho.

Aos integrantes do Museum für Naturkunde em Berlim, Dra. Sylke Frahnert e Antje Schwiering, por toda ajuda ao longo de minha estadia no museu.

A Dra. Daniëlle Guinot e Dra. Paula Martin-Lefevre, que me receberam com muito carinho no Museum d'Histoire Naturelle, Paris. Obrigada também por toda a ajuda e discussões enriquecedoras sobre a história taxonômica do material-tipo de *T. fluviatilis*.

Ao Dr. Peter Dworschak do Naturhistorisches Museum em Viena, por toda a sua ajuda e disponibilidade no museu.

Ao prof. Dr. Alexandre Almeida, por toda a sua cuidadosa e enriquecedora leitura/sugestões ao longo desses quatros anos, sendo parecerista de meus relatórios anuais.

Aos professores Dr. Eduardo Almeida, Dr. Sérgio Bueno e Dr. Alexandre Almeida, por suas contribuições sendo pareceristas na minha qualificação.

À Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB) e Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), pela disponibilidade de espaço e equipamentos para realização de análise morfológica.

A minha amiga, Dra. Renata Lima-Gomes (Renatinha) por ter coletado alguns exemplares na Argentina, pelas conversas científicas e pessoais e, principalmente, por toda a amizade e carinho ao longo desses anos.

As minhas amigas Tatiana, Mayara e Ana Francisca e ao amigo Rafael Robles, por sempre se fazerem presentes em minha vida e por toda ajuda ao longo desses anos. Cada dia no laboratório foi muito mais feliz e leve com a presença, o carinho e a amizade de vocês.

À todos os integrantes e ex-integrantes do LBSC: Msc. Ana Tamburus, Ana Luiza Vera, Msc. Caio de Oliveira, Msc. Daniel Cavallari, Elis Regina, Dr. Fabrício Carvalho, Dra. Ivana Miranda, Jéferson Pedrosa, Keity Nishikawa, Kimberly Mazagão, Dra. Mariana Negri, Dra. Mariana Terossi, Dr. Mateus Lopes, Mayara Miyazaki, Dra. Natalia Rossi, Dr. Rafael Robles, Dra. Raquel Buranelli, Silvia Mandai, Suzana Rodrigues e Dra. Tatiana Magalhães, que tornaram a rotina do laboratório em algo prazeroso e alegre no dia a dia. Meus colegas e amigos que levarei para sempre em meu coração. Agradeço também a outros ex-integrantes do laboratório que estiveram presentes e me ajudaram ao longo dos seis anos no LBSC: Dr. Douglas Peiró, Dr. Emerson Mossolin, Msc. Isabela Leone, Dr. Leonardo Pileggi, Lucas Zupolini, Msc. Natalia Grilli e Dra. Nicole Olguin. Agradeço em especial à Raquel Buranelli pela ajuda com algumas fotografias, a Mariana Negri pela ajuda na organização das amostras para sequenciamento, a Mariana Terossi por ajuda em procedimentos laboratoriais, Mayara Miyazaki por toda a ajuda no laboratório de molecular, a Ana Francisca pela ajuda no USNM e Caio Oliveira por envio de material (pdf) e caronas.

À Ivana Miranda e Jéssica Pena, por toda a ajuda e carinho durante minha estadia na Alemanha.

Ao José Nobiyuki Toyota, que foi um “pai” e grande amigo ao longo desses anos em Ribeirão Preto. Toyota, obrigada por toda ajuda, atenção, gentileza e carinho para comigo, sempre.

À profa. e grande amiga, Erminda Couto, pela ajuda em coletas de material fresco e principalmente por todo carinho de mãe e ensinamentos ao longo desses anos.

Aos meus pais (painho (Anízio) e mainha (Elízia)), tia Cel, tio Bel, Rosi, Beta e Sane, por todo apoio incondicional e amor ao longo desses anos de doutorado e na vida.

RESUMO GERAL

Os caranguejos de água doce estão alocados em cinco famílias e apenas duas tem ocorrência no Brasil: Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. *Trichodactylus*, gênero-tipo da família Trichodactylidae e alocado em Trichodactylinae, foi descrito por Latreille, 1828 para acomodar uma única espécie, *T. fluviatilis*. Baseado na hipótese de que *Trichodactylus* não é um grupo monofilético foi realizada uma extensiva amostragem morfológica e molecular. A inferência filogenética com dois genes mitocondriais (16S rRNA e COI) e um nuclear (Histona 3) mostrou claramente que *Trichodactylus* não é monofilético. Foram encontradas três grandes linhagens em ambas as análises (Inferência Bayesiana e Máxima Verossimilhança), sendo *T. quinquedentatus* mais proximamente relacionado com espécies de *Avotrichodactylus*. O tempo de divergência estimado entre essas linhagens variou de 31 a 38 Ma. Nesse estudo, nove novas espécies pertencentes ao complexo *Trichodactylus* foram descritas. Adicionalmente, uma espécie e um gênero foram revalidados. Nesse estudo, portanto, a subfamília Trichodactylinae passa a ser composta por quatro gêneros. Além disso, a designação de um neótipo para *T. fluviatilis* é de fundamental importância, uma vez que, a série-tipo foi perdida. O uso em conjunto e comparativo de diferentes ferramentas, tais como a molecular e morfológica, permitiu reconhecer que a biodiversidade de caranguejos de água doce no Brasil é claramente subestimada.

GENERAL ABSTRACT

The freshwater crabs are allocated in five families and only two of the occur in Brazil: Pseudothelphusidae and Trichodactylidae. *Trichodactylus*, the genus-type of the family Trichodactylidae allocated in Trichodactylinae, was described by Latreille, 1828 to accommodate a single species, *T. fluviatilis*. Based on the hypothesis that *Trichodactylus* is not a monophyletic group, was performed an extensive morphological and molecular sampling. Phylogenetic inference based on two mitochondrial (16S rRNA e COI) and one nuclear (Histone 3) genes clearly indicated that *Trichodactylus* is not monophyletic. Were found three great lineages in both analysis (Bayesian Inference and Maximum Likelihood), being *T. quinquedentatus* more closely related to species of *Avotrichodactylus*. The time of divergence between these lineages was estimated at 38 to 53 Ma. In this study, nine new species belonging to the *T. fluviatilis* complex were described. Additionally, one species and one genus were revalidated. Therefore, in this study, the subfamily Trichodactylinae is composed by four genus. Furthermore, we show that the designation of a neotype for *T. fluviatilis* is strongly needed, since its type series has been lost. The joint and comparative use of different tools, such as molecular and morphological, allowed us to recognize that the biodiversity of freshwater crabs in Brazil is still very underestimated.

INTRODUÇÃO GERAL

Dentre os Crustacea Decapoda, a infraordem Brachyura, que engloba os caranguejos verdadeiros, é a mais diversa, sendo composta principalmente por representantes marinhos (Ng *et al.*, 2008). Das aproximadamente 6700 espécies descritas neste grupo, 1300 são representadas pelos caranguejos de água doce, caracterizados por realizar todo o seu ciclo de vida em ambientes dulcícolas sem qualquer dependência de águas marinhas e estuarinas (Magalhães, 2003; Ng *et al.*, 2008; Yeo *et al.*, 2008; Cumberlidge & Ng, 2009).

Ao longo de sua história evolutiva, os caranguejos de água doce desenvolveram adaptações muito importantes para seu sucesso no ambiente dulcícola. Essas estratégias compreendem: capacidade de dispersão limitada, produção de ovos de tamanho grande e em número reduzido e, conseqüentemente, uma baixa taxa de fecundidade, além de apresentar cuidado parental e desenvolvimento epimórfico (direto) (Rodríguez, 1981; Anger, 1995; Ng & Yeo, 2007; Yeo *et al.*, 2008). Esse tipo de desenvolvimento e a capacidade de dispersão muito limitada, aliados à heterogeneidade ambiental e topografia de cada local, pode contribuir para o isolamento de populações (Ng & Yeo, 2007; Fang *et al.*, 2013) resultando no acúmulo de divergências genéticas, podendo desta forma levar ao processo de especiação.

Estes crustáceos habitam uma ampla diversidade de habitats em sistemas lóticos e lênticos. De forma geral, apresentam hábitos crípticos e noturnos, permanecendo escondidos em tocas acima do nível d'água, fendas sob e entre rochas e troncos submersos, na serrapilheira submersa ou entre as raízes e folhas da vegetação aquática (Magalhães, 1999). Ocorrem em regiões tropicais e subtropicais da América do Sul e Central, Ásia, África, Madagascar, sul da Europa e Austrália. Atualmente estão alocados em cinco famílias: Potamonautidae Bott, 1970, Potamidae Ortmann, 1896, Gecarcinucidae Rathbun, 1904, Pseudothelphusidae Ortmann, 1893 e Trichodactylidae H. Milne Edwards, 1853 (Cumberlidge & Ng, 2009; Cumberlidge *et al.*, 2009; Klaus *et al.*, 2011). Destas, apenas as famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae ocorrem no Brasil (Rodríguez, 1992; Magalhães & Türkay, 1996 a,b,c; Magalhães, 2003).

A sistemática da família Trichodactylidae é pouco estudada sob o aspecto da ferramenta molecular, embora recentemente tenha sido publicado o primeiro trabalho sobre a real posição filogenética desta família em relação aos demais caranguejos de água doce (Tsang *et al.*, 2014).

O gênero *Trichodactylus* Latreille, 1828 possui espécies com variabilidade morfológica (número e disposição dos dentes na margem anterolateral da carapaça, forma da carapaça, dentre outros) e só havia sido estudado até o momento sob a ótica da morfologia externa. Com base em filogenias morfológicas, *Trichodactylus* foi considerado parafilético, contudo, esse resultado nunca foi utilizado para a realização de ajustes taxonômicos no grupo.

Dessa forma, tendo em vista o atual cenário de incertezas na sistemática do gênero-tipo (*Trichodactylus*) da família e a vasta lista sinonímica de algumas espécies com consideráveis variações morfológicas, delineou-se o presente trabalho visando a resolução de problemas taxonômicos do grupo e uma melhor delimitação das espécies presentes.

A tese está dividida em dois capítulos nos quais são abordados estudos relacionados à sistemática e alguns padrões biogeográficos de gêneros presentes na subfamília Trichodactylinae e a taxonomia das espécies presentes em dois gêneros dessa subfamília.

O primeiro capítulo constitui uma ampla abordagem molecular e taxonômica em Trichodactylinae. Foram utilizados três genes (dois mitocondriais e um nuclear) para inferir as relações filogenéticas entre os gêneros e uma ampla amostragem morfológica comparativa. Os resultados obtidos ajudaram na resolução do status filogenético do gênero *Trichodactylus* Latreille, 1828 e *Avotrichodactylus* Pretzmann, 1968, além da proposição para validar um gênero.

No segundo capítulo foram realizadas revisões taxonômicas de todas as espécies estudadas com base na morfologia externa e respaldo dos resultados da análise molecular, bem como a descrição de novas espécies e a revalidação de uma subespécie de *Trichodactylus*.

As conclusões do trabalho terão impacto significativo na sistemática do gênero *Trichodactylus*, sendo necessária a revalidação de espécies e de um gênero, e, provavelmente, a criação de um novo gênero.

OBJETIVOS

- ❖ Verificar a hipótese de monofilia da subfamília Trichodactylinae e dos seus gêneros.
- ❖ Testar a hipótese de monofilia das espécies de *Trichodactylus*.
- ❖ Realizar uma revisão taxonômica das espécies presentes nos gêneros.
- ❖ Identificar os caracteres morfológicos diagnósticos que apresentam maior variabilidade.
- ❖ Propor novos caracteres morfológicos que permitam uma identificação mais precisa das espécies presentes nos gêneros.

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

As relações filogenéticas inferida com dados moleculares de todas as espécies presentes em *Trichodactylus* indicam o status parafilético do gênero e uma grande necessidade de ajustes taxonômicos.

A filogenia inferida com base em dados moleculares e os resultados morfológicos obtidos por meio da revisão taxonômica possibilitaram a resolução de alguns problemas taxonômicos do gênero *Trichodactylus*, como a revalidação de uma espécie e descrição de novas espécies. Além disso, com o amplo universo amostral analisado no presente trabalho, obteve-se resultados que permitiram a confirmação da hipótese anteriormente citada de Souza-Carvalho *et al.*, (2017) sobre a alta diversidade de táxons dentro da espécie anteriormente reconhecida como *T. fluviatilis*.

Dentre os caracteres diagnósticos analisados, os dentes presentes na margem antero e posterolateral da carapaça apresentaram uma variação maior quando comparado ao gonópodo (G1) em ambas as linhagens.

As espécies presentes em cada linhagem compartilham características morfológicas próprias, como por exemplo, a morfologia do G1 e a ausência do dente lateroproximal do ísquio do terceiro maxilípede.

Desta forma as conclusões deste trabalho e as propostas apresentadas estão listadas abaixo:

- O uso em conjunto e comparativo de diferentes ferramentas como, por exemplo, a molecular e morfológica, permitiu o reconhecimento da grande diversidade de espécies dentro do complexo *T. fluviatilis*, além de ter ajudado na delimitação taxonômica de espécies próximas morfológicamente. O número de novas espécies que precisa ser descrita para o complexo *T. fluviatilis* é ainda maior. Fica claro, portanto, que a biodiversidade de caranguejos de água doce no Brasil era e ainda é subestimada;

- *Trichodactylus quinquedentatus* está mais proximamente relacionado com *Avotrichodactylus*;

- Propõe-se que Trichodactylinae seja composta por quatro gêneros;

- As espécies *T. crassus*, *T. dentatus*, *T. fluviatilis* e *T. petropolitanus* consideradas como válidas fazem parte do complexo *T. fluviatilis* composto também por nove espécies novas além de uma revalidada;

- As subespécies de *T. petropolitanus* devem permanecer na mesma categoria taxonômica. Além disso, vale ressaltar de que a estruturação genética e as características morfológicas encontradas em *T. petropolitanus* levanta indícios de variações no nível específico;

REFERÊNCIAS

- Anger, K. 1995. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 193: 119-145.
- Cumberlidge, N. & P.K.L. Ng. 2009. Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs. In: Martin, J.W.; Crandall, K.A. & D.L. Felder. (Eds.). **Decapod Crustacean Phylogenetics**. CRC Press/Taylor & Francis. **Crustacean Issues**, 18: 491-508.
- Cumberlidge, N.; Ng, P.; Yeo, D.C.J.B.; Magalhães, C.; Campos, M.R.; Alvarez, F.; Naruse, T.; Daniels, S.R.; Esser, L.R.; Attipoe, F.Y.K.; Clotilde-Ba, F.L.; Darwall, W.; Mcivor, A.; Jonathan E.M.; Baillie, J.E.M.; Collen, B. & M. Ram. 2009. Freshwater crabs and the biodiversity crisis: Importance, threats, status, and conservation challenges. **Biological Conservation**, 142: 1665-1673.
- Fang, F.; Sun, H.; Zhao, Q.; Lin, C.; Sun, Y.; Gao, W.; Xu, J.; Zhou, J.; Ge, F. & N. Liu. 2013. Patterns of diversity, areas of endemism, and multiple glacial refuges for freshwater crabs of the genus *Sinopotamon* in China (Decapoda: Brachyura: Potamidae). **PLoS ONE**, 8 (1): e53143.
- Klaus, S.; Yeo, D.C.J. & S.T. Ahyong. 2011. Freshwater crab origins-Laying Gondwana to rest. **Zoologischer Anzeiger**, 250: 449-456.
- Ng, P.K.L. & D.C.J. Yeo. 2007. Malaysian freshwater crabs: conservation prospects and challenges. In: Chua, L.S.L.; Kirton, L.G. & L.G. Saw (Eds.). **Status of Biological Diversity in Malaysia and Threat Assessment of Plant Species in Malaysia**. Ampang Press, Malásia, 95-120.
- Ng, P.K.L.; Guinot, D. & P.J.F. Davie. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. **The Raffles Bulletin of Zoology**, Singapura, 17: 187-188.
- Magalhães, C. 2003. Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. In: G.A.S. Melo (Ed.). **Manual de Identificação dos Crustacea Decapoda de Água Doce do Brasil**. Loyola, São Paulo, 143-287.
- Magalhães, C. 1999. Crustáceos Decápodos. In: Ismael, D.; Valenti, W. C. & T. Matsumura-Tundisi. (Eds.). **Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do Conhecimento ao Final do Século XX. Invertebrados de Água Doce**. 1 ed. FAPESP, São Paulo, 4: 127-133.

- Magalhães, C. & M. Türkay. 1996a. Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae, I: the generic system with description of some new genera (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Senckenbergiana biologica**, 75: 63-95.
- Magalhães, C. & M. Türkay. 1996b Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae III: the genera *Fredilocarcinus* and *Goyazana* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Senckenbergiana biologica**, 75: 131-142.
- Magalhães, C. & M. Türkay. 1996c. Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae II: the genera *Forsteria*, *Melocarcinus*, *Sylviocarcinus* and *Zilchiopsis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Senckenbergiana biologica**, 75: 97-130.
- Rodríguez, G. 1981. Decapoda. *In*: Hurlbert, S.H.; Rodríguez, G. & N.D. Santos (Eds.). **Aquatic Biota of Tropical South America, Part I: Arthropoda**. San Diego: San Diego State University, 41-51.
- Rodríguez, G. 1992. The Freshwater Crabs of America. Family Trichodactylidae, and Supplement to the Family Pseudothelphusidae. *Faune Tropicale XXXI*. Paris, **Orstom**, 22: 1-189.
- Tsang, L.M; Schubart, C.D.; Ahyong, S.T.; Lai, J.C.Y.; Au, E.Y.C.; Chan, T.Y.; Ng, P.K.L. & K.H. Chu. 2014. Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. **Molecular Biology and Evolution**, 31 (5): 1173-1187.
- Yeo, D.C.J.; Ng, P.K.L.; Cumberlidge, N.; Magalhães, C.; Daniels, S.R. & M.R. Campos. 2008a A global assessment of freshwater crab diversity (Crustacea Decapoda: Brachyura). **Hydrobiologia**, 595: 275-286.