UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA

Tainá Stauffer de Oliveira

Modificações esqueléticas e apendiculares torácicas para captação de
água do solo em caranguejos semiterrestres (Crustacea: Brachyura:
Grapsoidea: Ocypodoidea)

São Paulo

2014

Tainá Stauffer de Oliveira

**Modificações esqueléticas e apendiculares torácicas para captação de
água do solo em caranguejos semiterrestres (Crustacea: Brachyura:
Grapsoidea: Ocypodoidea)**

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-
Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal,
Biodiversidade, Museu de Zoologia da
Universidade de São Paulo

Orientador: Prof. Dr. Marcos D. S. Tavares

São Paulo

2014

AUTORIZAÇÃO

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo ou pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any means electronic or conventional, for study and research, provided the source is cited.

Oliveira, Taina Stauffer de

Modificações esqueléticas e apendiculáres torácicas para captação de água do solo em caranguejos semiterrestres (Crustacea: Brachyura: Grapsoidea: Ocypodoidea); orientador Marcos D.S. Tavares. – São Paulo, SP: 2014.

116 fls.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós- Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal, Biodiversidade , Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

1. Ocypodoidea - morfologia 2. Caranguejos semiterrestres. I.Tavares, Marcos D.S, orient. II. Título.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

É difícil agradecer a todos que direta ou indiretamente ajudaram para a realização desse trabalho, foram muitos! Mas gostaria de reconhecer a participação de todos. Como não poderia deixar de ser, começo agradecendo ao meu orientador, Prof. Dr. Marcos Tavares, pela oportunidade, incentivo e paciência nesse tempo de grande aprendizado.

Obrigada também aos funcionários do Museu de Zoologia, especialmente à Dione, Marta e Omair, pelo auxílio e paciência. Desde já, gostaria de agradecer à banca examinadora que aceitou avaliar esse estudo e cujas considerações serão de grande auxílio para a construção da versão final do trabalho.

Agradeço imensamente à equipe técnica do Laboratório de Carcinologia: Joana, Maria José e Mauro, pela essencial ajuda em todas as fases desse projeto. Obrigada pela paciência, dedicação e parceria. Agradeço também a todos os amigos alunos do laboratório que acompanharam o trabalho desde o início. O incentivo de cada um de vocês foi importantíssimo, obrigada! Gostaria de agradecer, especialmente, à Joana pelas conversas, cantorias e risadas que fizeram meus dias no laboratórios bem mais felizes e bem menos solitários. Eu te prometi páginas e páginas de agradecimento mas nenhuma palavra será suficiente para dimensionar tudo que eu realmente gostaria que agradecer. Muito, muito, muito obrigada!

Preciso agradecer também à minha “equipe técnica” que, mesmo que informal, foi essencial. A minha super equipe de coleta: Cristina Ostrovski, Tereza Gonçalves, Manuella Folly, Ana Sattamini, Tarso Costa, Andre Lanna e Wagner Lancelotti, o meu “muitíssimo obrigada!” Não posso deixar de agradecer também à Iaê Stauffer, pela ajuda técnica com a edição de fotos.

Agradeço (muito!) a Cristina e Tereza, eternas orientadoras e grandes amigas que em nenhum momento deixaram de me estender a mão e me ajudaram em tudo e mais um pouco! Agradeço também aos amigos da

carcinologia carioca: Tarso, Kassuga e André que tanto me ensinaram sobre esse mundo carcinológico. Um agradecimento a mais ao Renza, que deu o pontapé inicial que me permitiu estar aqui hoje e que acompanhou de perto todos os problemas e as conquistas.

Aos amigos da BioUFRJ: simplesmente agradecer é pouco por tudo que vocês passaram comigo esses anos todos, especialmente nesses dois últimos!! Ana Luiza, Isabella, Wagner, Felipe, Juliana, Beatriz Camisão e Luiz Felipe muito obrigada por fazerem São Paulo não parecer tão longe!

Aos amigos do MZUSP: Thiago, Vinícius, Felipe, Lucas, Juarez, Dani, Hyngrid e Ingrid - agradeço por me mostrarem que São Paulo nem sempre é tão cinza! Aos queridos da Malaco e aos que vieram com eles: Aninha, Márcia, Sérgio, Jaime e Rodrigo, obrigada por cada momento, cada café e cada cerveja, foram imprescindíveis!

Não tenho palavras para agradecer ao anjo que salvou minha vida paulistana: Marina Loeb. Mais que um teto, ela me deu um cantinho que se tornou lar conforme ela se tornava parte da família. Muito obrigada por todas as conversas, passeios, risadas, por todos os amigos que fiz através de você. E, para completar a república, veio a Ananda! Obrigada pela parceria, confidências, risadas e noites a fio construindo dissertações. Amo vocês!! Outra que entrou para a família, e não pode passar sem agradecimentos, é a Ilana que me adotou, me mostrou os melhores shows de São Paulo e de quebra ainda me supriu do melhor feijão preto que pode haver em terras paulistanas. Muito obrigada por tudo!

Agradeço de maneira especial aos meus pais, Marcus e Anazilda, que nunca mediram esforços e sempre me apoiaram incondicionalmente para que eu realizasse meus sonhos. Tudo que conquistei não seria possível sem vocês dois.

Finalmente, agradeço às minhas crianças: Iaê, Aram e Manuela por cada sorriso e cada abraço todas as vezes em que eu voltei pra casa... e olha que não foram poucas!!

“Na verdade, alguns destes seres não oferecem aspecto agradável; mas o conhecimento do plano da natureza, neles, reserva aos que podem apreender as causas, aos sábios de raça, alegrias inexprimíveis.”

Aristóteles

RESUMO

A conquista do ambiente terrestre por caranguejos Brachyura é dependente da obtenção e reserva de água na câmara branquial durante o período de emersão. Uma maneira de se obter água do meio é através de tufo de cerdas hidrofílicas, capazes de captar água do solo por capilaridade. Sabe-se que essas cerdas hidrofílicas estão associadas à abertura de Müller e que a água captada é admitida na câmara branquial graças à diferença de pressão entre a câmara branquial e o meio externo, produzida pelos batimentos do escafognatito. Contudo, as modificações morfológicas esqueléticas e apendiculares para a formação da abertura de Müller e a composição das cerdas do tufo não são conhecidos. Com o intuito de elucidar tais lacunas, foram estudados o esqueleto axial, apendicular e a quetotaxia de 22 espécies de caranguejos semiterrestres pertencentes às superfamílias Grapsoidea (Grapsidae, Sesarmidae, Varunidae e Gecarcinidae) e Ocypodoidea (Ocypodidae e Ucididae). O estudo do esqueleto axial e apendicular revelou que a abertura de Müller é, na verdade, um canal complexo que pode ser composto por três componentes: o canal pleural, a calha apendicular e o tufo de cerdas. A água presente no substrato é captada pelo tufo de cerdas, é conduzida pela calha apendicular, passa pelo canal pleural para, enfim, ser admitida na câmara branquial. O tufo de cerdas é formado entre a face posterior do coxopodito do pereópode 3 e a face anterior do coxopodito do pereópode 4. Em Sesarmidae, o tufo também ocorre entre os coxopoditos dos pereópodes 2 e 3. Os representantes das superfamílias Grapsoidea e Ocypodoidea diferem quanto à formação do canal de Müller. Os tipos de cerdas presentes nos tufo de cerda associados ao canal de Müller são os mesmos encontrados em outros pereópodes e no bordo da região branquiostegal (cerdas simples, paposas e papo-serradas). A única exceção são as cerdas constritas presentes, exclusivamente, nos tufo de cerdas das espécies da família Ocypodidae. Nos tufo de Grapsoidea, a inserção de cerdas no coxopodito do pereópode 4 ocorre somente na sua porção ventral enquanto, em Ocypodoidea, as cerdas do coxopodito do pereópode 4 se inserem tanto na porção ventral como na porção distal. A calha apendicular pode ser formada entre as coxas dos pereópodes 5/6 ou 6/7, de formato cilíndrico ou semicilíndrico. A função da calha apendicular está associada com a condução da água entre o tufo de cerdas e o canal pleural, embora existam casos de formação do canal de Müller sem a presença da calha apendicular. O canal pleural pode ser aberto ou semitubular, ocorrendo, sempre, entre os pleuritos torácicos 6 e 7 e, em algumas espécies, também entre os pleuritos torácicos 5 e 6. O canal pleural aberto é formado pelo afastamento de dois pleuritos torácicos adjacentes; o canal semitubular é formado pela projeção do pleurito 7 sobre o pleurito torácico 6. Foram encontrados, pelo menos, sete padrões de organização do canal de Müller que variam entre a ausência completa da estrutura até a formação de um canal completo (que apresente tufo de cerdas, calha apendicular e canal pleural, concomitantemente). *Ucides cordatus* (Ucididae) apresentou modificações esqueléticas singulares, bastante diferentes dos demais Ocypodoidea e também de Grapsoidea. As espécies que apresentam maior nível de terrestrialidade (família Gecarcinidae) foram as únicas que não apresentaram canal de Müller ou qualquer adaptação para captação de água do substrato.

Palavras-chave: Brachyura; terrestrialidade; água intersticial; esqueleto axial; canal de Müller

ABSTRACT

The conquest of terrestrial environment by brachyuran crabs depends on the attainment and maintainability of water in the branchial chamber during the emersion period. One way to get environmental water is through tufts of hydrophilic setae, capable of picking up water from the soil by capillarity. It is known that these hydrophilic setae are attached to the Müller's opening and the collected water is admitted into the branchial chamber due to the pressure difference between the branchial chamber and the external environment, produced by the scaphognathite beating. However, the morphological modifications of the axial and appendicular skeleton to form the Müller's opening and the composition of the seta tuft are not known. In order to elucidate such gaps, the axial skeleton, the appendicular skeleton and the chaetotaxy of 22 species of semiterrestrial crabs belonging to superfamilies Grapsoidea (Grapsoidea, Sesarmidae, Varunidae and Gecarcinidae) and Ocypodoidea (Ocypodidae and Ucididae) were studied. The study of the axial and appendicular skeleton revealed that the Müller's opening is actually a complex channel that may be comprised of three components: the pleural channel, the appendicular gutter and the setal tuft. The water is collected from the substrate by the setal tuft and carried through the appendicular gutter. Then it passes through the pleural channel to be finally admitted into the branchial chamber. The setal tuft is formed between the posterior face of the coxopodite of pereopod 3 and the anterior face of the coxopodite of pereopod 4. In Sesarmidae species, a second tuft also occurs between the coxopodites of pereopods 2 and 3. Representatives of the superfamilies Grapsoidea and Ocypodoidea differ in the formation of Müller's channel. In Grapsoidea tuft, the setal insertion occurs only in the ventral portion of coxopodite of pereopod 4 while in Ocypodoidea, the insertion of these seta occurs both in the ventral and distal portions of coxopodite of pereopod 4. The types of seta which are present in setal tufts associated with the Müller's channel are the same found in other pereopods and in the edge of branchiostegal region (simple, paposes and paposerrate seta). The only exception is the constricted seta which is present exclusively in the setal tufts of Ocypodidae species. The appendicular gutter may be formed between the coxopodites of the 5/6 or 6/7 pereopods, in cylindrical or semi-cylindrical shape. The function of the appendicular gutter is associated with the water conduction between the setal tuft and the pleural channel, although there are cases in which the formation of Müller's channel happens without the presence of the appendicular gutter. Pleural channel can be opened or semitubular. They always occur between thoracic pleurites 6/7 and, in some species, between the thoracic pleurites 5 and 6 as well. The open pleural channel is formed by the spacing of two adjacent thoracic pleurites; the semitubular pleural channel is formed by the projection of pleurite 7 above pleurite 6. At least seven patterns of organization of the Müller's channel were found, ranging from the complete absence of the structure to the formation of a full channel (presenting setal tuft, appendicular gutter and pleural channel concurrently). *Ucides cordatus* (Ucididae) showed quite unique skeletal modifications, different from the others Ocypodoidea and also from the Grapsoidea. The species with the highest level of terrestriality (Gecarcinidae family) were the only ones who did not have Müller's channel or any adaptation to water abstraction from the substrate.

Key-words: Brachyura; terrestriality; interstitial water; axial skeleton; Müller's channel

Lista de Figuras:

Figura 1: Absorção de água do substrato por caranguejos semiterrestres	Pág.9
Figura 2: Representação diagramática de um caranguejo em corte transversal.....	Pág.17
Figura 3: Representação esquemática do cefalotórax de um caranguejo (Grapsidae). Indicação das estruturas citadas no trabalho.....	Pág.18
Figura 4: Formação do canal de apendicular pela justaposição dos coxopoditos dos pereópodes 3 e 4.....	Pág.19
Figura 5: A, Calha pleural formada pelo formato abaolado da porção basal rebordo pleural do pleurito torácico 6. B, Canal pleural formado entre os pleuritos torácicos 6 e 7.....	Pág. 20
Figura 6: Forâmen branquial (não funcional) do pleurito torácico 6 em <i>Uca rapax</i> e <i>Ucides cordatus</i>	Pág. 22
Figura 7: Esqueleto axial, rebordos pleurais com formato triangular em <i>Pachygrapsus transversus</i>	Pág. 23
Figura 8: Esqueleto axial, rebordos pleurais com zona de menor esclerotização em <i>Armases rubripes</i>	Pág. 24
Figura 9: Formação do tufo de cerdas nas coxas do terceiro (CxP3) e quarto (CxP4) pereópodes.....	Pág.28
Figura 10: Representação esquemática do tufo de cerdas entre as coxas dos pereópodes 3 e 4 (cxp3 e cxP4, respectivamente), vista ventral.....	Pág.28
Figura 11: Tipos de cerdas encontradas nas coxas dos pereópodes, bordo da carapaça e abdômen das espécies de caranguejos semiterrestres estudados.....	Pág.33
Figura 12: <i>Ocypode quadrata</i> . Tufo de cerdas, esqueleto axial e canal de Müller.....	Pág.37
Figura 13: <i>Uca maracoani</i> , <i>U. leptodactyla</i> e <i>U. uruguayensis</i> . Tufo de cerdas, esqueleto axial e canal de Müller.....	Pág.44
Figura 14: <i>Uca burgersi</i> , <i>U. mordax</i> e <i>U. rapax</i> . Tufo de cerdas, esqueleto axial e canal de Müller.	Pág.51
Figura 15: <i>Uca thayeri</i> , <i>U. victoriana</i> e <i>U. vocator</i> . Tufo de cerdas, esqueleto axial e canal de Müller.....	Pág.58
Figura 16: <i>Ucides cordatus</i> . Esqueleto axial.....	Pág.61

Figura 17: <i>Grapsus grapsus</i> e <i>Geograpsus lividus</i> . Tufo de cerdas, esqueleto axial e canal de Müller.....	Pág.66
Figura 18: <i>Goniopsis cruentata</i> e <i>Pachygrapsus transversus</i> . Tufo de cerdas e esqueleto axial.....	Pág.71
Figura 19: <i>Cardisoma guanhumi</i> e <i>Johngarthia lagostoma</i> . Esqueleto axial.....	Pág.76
Figura 20: <i>Sesarma rectum</i> e <i>Aratus pisonii</i> . Tufo de cerdas, esqueleto axial e canal de Müller.....	Pág.81
Figura 21: <i>Armases angustipes</i> e <i>Armases rubripes</i> . Tufo de cerdas, esqueleto axial e canal de Müller.....	Pág.86
Figura 22: <i>Neohelice granulata</i> . Esqueleto axial e canal de Müller.....	Pág.89
Figura 23: Representação esquemática dos pleuritos torácicos 6 e 7 (plt6, plt7) e dos seus respectivos rebordos (rpl6, rpl7) na formação do canal pleural em <i>Uca</i>	Pág.96

Lista de Tabelas:

Tabela 1: Fórmula branquial das espécies estudadas nesse trabalho.....	Pág.21
Tabela 2: Presença e localização do tufo de cerdas nas espécies estudadas.....	Pág.27
Tabela 3: Padrão de quetotaxia em pontos de absorção de água.....	Pág.34
Tabela 4: Disposição das partes formadoras do Canal de Müller em suas diferentes formas de organização.....	Pág.90

Lista de Abreviações:

ca: carapaça

cb: câmara branquial

cxP(1-5): coxas dos pereópodes 1 a 5

con: cerda constricta

est (5-8): esternitos torácicos 5 a 8

fb: forâmen branquial

MZUSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

P(1-5): apêndices torácicos (pereópodes) 1 a 5

plbr: pleurobrânquia

plt (4-8): pleuritos torácicos 4 a 8

pp: cerda paposa

ps: cerda papo-serrada

rpl (5-8): rebordos dos pleuritos torácicos 5 a 8

sim: cerda simples

tc: tufo de cerdas

SUMÁRIO

Introdução

I. Terrestrialidade em Crustacea.....	1
I.1. Terrestrialidade em Decapoda.....	3
I.1.1. Terrestrialidade em Brachyura.....	5
II. Balanço Hídrico.....	7
II.1. Obtenção de água fora do ambiente aquático.....	7
II.2. Condução da água captada para a câmara branquial.....	9

Objetivos.....	11
-----------------------	-----------

Material e Métodos

I. Obtenção dos espécimes.....	12
II. Preparação e análises do material.....	12
II.1. Material esquelético.....	12
II.2. Material setal.....	13
III. Posição Taxonômica das espécies estudadas.....	14

Resultados e Discussão

I. Elementos de Morfologia.....	16
I.1. Esqueleto Axial.....	16
I.2. Câmara Branquial.....	25
I.3. Coxopoditos.....	26
I.4. Canal de Müller.....	29
I.5. Cerdas.....	29
II. Morfologia Comparada.....	35
II.1. Estudo de casos	
<i>Ocypode quadrata</i> (Fabricius, 1787).....	35
<i>Uca (Uca) maracoani</i> (Latreille, 1802).....	38
<i>Uca (Leptuca) leptodactyla</i> Rathbun, 1898.....	40
<i>Uca (Leptuca) uruguayensis</i> Nobili, 1901	42
<i>Uca (Minuca) burgersi</i> Holthuis, 1967	45
<i>Uca (Minuca) mordax</i> (Smith, 1870)	47
<i>Uca (Minuca) rapax</i> (Smith, 1870)	49
<i>Uca (Minuca) thayeri</i> Rathbun, 1900	52

<i>Uca (Minuca) victoriana</i> von Hagen, 1987	54
<i>Uca (Minuca) vocator</i> (Herbst, 1804)	56
<i>Ucides cordatus</i> (Linnaeus, 1763)	59
<i>Grapsus grapsus</i> (Linnaeus, 1758)	62
<i>Geograpsus lividus</i> (H. Milne Edwards, 1837)	64
<i>Goniopsis cruentata</i> (Latreille, 1803)	67
<i>Pachygrapsus transversus</i> (Gibbes, 1850)	69
<i>Cardisoma guanhumi</i> Latreille, 1828	72
<i>Johngarthia lagostoma</i> (H. Milne Edwards, 1837)	74
<i>Sesarma rectum</i> Randall, 1840	77
<i>Aratus pisonii</i> (H. Milne Edwards, 1837)	79
<i>Armases angustipes</i> (Dana, 1852)	82
<i>Armases rubripes</i> (Rathbun, 1897)	84
<i>Neohelice granulata</i> (Dana, 1851)	87
II.2. Padrões morfológicos de captação e transferência de água para a câmara branquial	
II.2.1. Canal de Müller	90
II.2.1.1. Formação e variações morfológicas	90
II.2.1.2. Número e localização do canal de Müller	91
II.2.1.3. Partes formadoras do canal e suas variações	91
II.2.1.4. Canal de Müller: casos e ocorrência entre os táxons	94
II.2.2 <i>Ucides cordatus</i> : um caso especial	101
II.2.3. Canal de Müller: significado taxonômico	102
Conclusões	103
Referências Bibliográficas	105
Apêndice	114

INTRODUÇÃO

I. Terrestrialidade em Crustacea:

Crustacea é provavelmente o grupo de maior diversidade morfológica dentre os metazoários vivos e, conseqüentemente, também é um grupo extremamente plural na ocupação de nichos e habitats (Martin & Davis, 2001). A invasão do ambiente terrestre, por exemplo, amplamente documentada em caranguejos, é relatada também para diversos grupos de crustáceos, em diferentes níveis de independência do ambiente aquático (Powers & Bliss, 1983; Bliss, 1968; Hartnoll, 1988). Dentre os crustáceos não-malacostráceos, é possível citar os copépodos Harpacticoida (limitados à vegetação marginal de corpos d'água), os ostrácodos da família Cyprididae e os Cladocera do gênero *Bryospilus* que podem ser encontrados a cinco metros de altura, em musgos e briófitas de florestas úmidas na Venezuela, Nova Zelândia e Porto Rico (Harding, 1953; Frey, 1980; Powers & Bliss, 1983).

Os crustáceos com maior nível de terrestrialidade ocorrem em três ordens de Eumalacostraca: Amphipoda, Isopoda e Decapoda (Bliss & Mantel, 1968; Powers & Bliss, 1983). Nesses grupos, a conquista do novo ambiente é consequência de modificações funcionais, estruturais e comportamentais, ou mesmo de uma combinação desses (Díaz & Rodriguez, 1977; Powers & Bliss, 1983).

Em Amphipoda, a invasão do ambiente terrestre ocorre em duas famílias, Hyalellidae e Talitridae, sendo as formas terrestres obrigatórias restritas a essa última (Hurley, 1968). De maneira geral, esses animais apresentam morfologia externa semelhante às formas aquáticas e algumas características se mostraram bastante vantajosas em ambiente terrestre. Dentre elas, podemos destacar o corpo comprimido lateralmente (que diminui a perda de água por evaporação) e o desenvolvimento direto associado ao hábito de incubar ovos (Friend & Richardson, 1986; Spicer *et al.*, 1987).

Os membros da família Hyalellidae são, em geral, espécies de água doce que podem ser frequentemente encontrados no folheto no bordo de rios (Friend & Richardson, 1986). Entre as particularidades morfológicas desse grupo, pode-se ressaltar as modificações dos apêndices locomotores, como a redução dos gnatópodes e pleópodes associada ao desenvolvimento dos pereópodes (especialmente os três pares posteriores), que facilita o hábito ambulatório das espécies terrestres. Outro fato marcante é o desenvolvimento do

abdômen e a redução dos urópodes, que lhes confere a habilidade de saltar usando a porção posterior do corpo (Hurley, 1968; Friend & Richardson, 1986).

Em Talitridae, é possível distinguir duas linhagens em ambiente terrestre: as espécies de supralitoral e as ditas ‘verdadeiramente terrestres’. A diferenciação entre as duas é feita, a princípio, pelo fato de que espécies de supralitoral tem dispersão passiva (dependente do mar) enquanto as espécies terrestres completam seu desenvolvimento em ambiente terrestre (Karlbrink, 1969). As espécies de supralitoral apresentam excelente resistência à dessecação (associada ao número reduzido de brânquias e ao aumento da maleabilidade do tegumento) mas sua capacidade de regulação iônica e osmótica é limitada. Essa limitação faz com que sua penetração no continente seja consideravelmente restrita, quando comparadas às espécies verdadeiramente terrestres que podem se distanciar vários quilômetros do litoral (Powers & Bliss, 1983).

De maneira geral, pode-se dizer que, em Amphipoda, o sucesso em ambiente terrestre está mais relacionado a mecanismos comportamentais (como o hábito noturno e a diminuição do tempo de amplexo na cópula) e fisiológicos do que a adaptações morfológicas (Hurley, 1968; Spicer *et al.*, 1987).

Da forma semelhante, os Isopoda terrestres (subordem Oniscidea) também conservam a morfologia “basal” do grupo mas adaptações morfológicas e comportamentais garantiram a esses crustáceos o nível mais alto de independência do ambiente aquático (Edney, 1968; Powers & Bliss, 1983). São alguns dos invertebrados terrestres mais corriqueiros, encontrados desde o supralitoral até folhijo úmido de florestas permanentes, incluindo habitats descritos como desérticos (Edney, 1960). Assim como em outros grupos, os isópodes provavelmente invadiram o ambiente terrestre mais de uma vez durante sua história evolutiva (Edney, 1968).

Ao contrário de outros invertebrados terrestres, como insetos e aracnídeos, a cutícula dos oniscídeos não apresenta mecanismos de impermeabilização, tornando-os extremamente sensíveis à umidade do ar e à elevação da temperatura (Edney, 1960;1968). Assim, a conquista de ambientes com condições inóspitas no grupo foi possível graças a mecanismos sensoriais – como a presença de higrorreceptores – e comportamentais – movimentos de agregação e capacidade volvacional – que auxiliam na redução da perda de água pelo tegumento (Edney, 1968).

Ainda em sentido contrário à tendência de artrópodes terrestres, os isópodes que conquistaram esse habitat excretam resíduos nitrogenados em forma de amônia (e não ácido úrico ou uréia). Entretanto, a amônia é excretada em forma gasosa pelos nefrídios maxilares e, portanto, não há necessidade de gasto de água (Dresel & Moyle, 1950; Hartenstein, 1968).

Em Isopoda, as trocas gasosas ocorrem através dos pleópodes, onde estão localizadas as brânquias. Nas formas terrestres, elas podem estar modificadas em pseudotraquéias que consistem, essencialmente, em invaginações da superfície respiratória, permitindo o aumento da captação de oxigênio em ambientes secos e a simultânea redução de dessecação do tegumento branquial (Schmidt & Wägele, 2001). Associado a isso, existe uma série de canais que produzem fluxo de água nos pleópodes (Dunlop *et al.*, 2013). Esses canais cruzam o corpo do animal lateralmente, desde a cabeça até os urópodes e conduzem água por capilaridade, permitindo que água seja retirada do solo pelos urópodes e conduzidas até as superfícies respiratórias nos pleópodes (Edney, 1960).

Os Oniscidea se destacam entre os crustáceos terrestres por completarem todo o ciclo de desenvolvimento e reprodução em ambiente terrestre, sem necessidade de retornar ao ambiente aquático para liberação das larvas. Isso é possível devido a uma série de características presentes já nas formas aquáticas de isópodes, como a fecundação interna, o desenvolvimento direto e a formação de marsúpio (Hoese, 1984). Entretanto, uma modificação importante nas formas terrestres é o desenvolvimento de cotilédones, evaginações dos esternitos abdominais que surgem nas fêmeas durante o período marsupial. Os cotilédones são compostos de tecido adiposo e hemolinfa e secretam fluidos capazes de nutrir e oxigenar a prole, protegendo a mesma contra abrasão e dessecação (Hoese, 1984; Hoese & Janssen, 1989).

I.1. Terrestrialidade em Decapoda:

Em Decapoda, existem diversos níveis de independência do ambiente terrestre, sendo impossível traçar um limite preciso entre os decápodes terrestres e os aquáticos (Bliss, 1968; Hartnoll, 1988). Apesar disso, algumas características morfológicas, fisiológicas e comportamentais decorrentes da invasão ao novo ambiente são notórias e podem diferenciar as formas terrestres das aquáticas, principalmente nas infraordens Anomura e Brachyura (Bliss, 1968).

Em Anomura, pelo menos três famílias demonstram hábito anfíbio ou terrestre: Porcellanidae, Diogenidae e Coenobitidae mas somente esses últimos desenvolveram grande independência do meio aquático. Coenobitidae é composta apenas por *Coenobita* Latreille, 1829 e *Birgus latro* (Linnaeus, 1767) e se distribui nas regiões litorâneas tropicais e subtropicais, especialmente no supralitoral e em pequenas ilhas (embora algumas espécies

sejam capazes de viver a quilômetros de distância do litoral) (Hartnoll, 1988; Greenaway, 2003). Algumas das adaptações desse grupo ao ambiente terrestre são bastante semelhantes às apresentadas pelos caranguejos (Brachyura), contudo, seu alcance no continente é limitado, principalmente, pela retenção de estágios larvais pelágicos e pela baixa disponibilidade de conchas adequadas de gastrópodes em ambiente terrestre (Greenaway, 2003).

Talvez a maior semelhança com os caranguejos Brachyura seja a tendência à diminuição do número e área das brânquias conforme o desenvolvimento do nível de terrestrialidade. *Birgus latro*, por exemplo, tem a menor área branquial dentre os decápodes terrestres. Nesses anomuros, as brânquias exercem pouca função na absorção de oxigênio, estando mais ligadas à eliminação de gás carbônico; o revestimento branquiostegal é o principal responsável pela absorção do oxigênio (McMahon & Burggren, 1988; Greenaway, 1999). *Coenobita* apresenta, ainda, uma membrana respiratória alternativa formada na superfície dorsal do abdômen que apresenta cutícula especialmente fina, capaz de realizar trocas gasosas com o ar carregado na parte superior da concha (McMahon & Burggren, 1979; Greenaway, 2003).

De maneira geral, os Anomura mais terrestres evitam a imersão em ambiente marinho preferindo utilizar água doce proveniente de poças, chuva, orvalho ou mesmo substratos alagados. A água é coletada pelos quelípodes e passada para as cerdas dos maxilípedes de onde são ingeridas ou armazenadas no espaço fornecido pela concha (de Wilde, 1973; Greenaway, 1988).

Em termos reprodutivos, o maior fator limitante para a expansão de habitat é a manutenção da larva pelágica. A localização de parceiros, a corte, a cópula e o desenvolvimento inicial dos ovos ocorrem em ambiente terrestre (Bliss, 1968; Powers & Bliss, 1983), contudo, nenhum Anomura terrestre completa o processo reprodutivo na terra. Todas as espécies retêm estágios larvais marinhos, embora os estágios possam ser abreviados (Harvey, 1992).

A concha, apesar de limitar a expansão para ambientes mais distantes do litoral, acaba se tornando uma solução para muitos problemas fisiológicos na medida que reduz a perda de água por evaporação e permite a reserva de água, contornando a necessidade imediata de desenvolvimento de novos métodos de regulação iônica (Herreid, 1969; de Wilde, 1973; McMahon & Burggren, 1979). *Birgus latro* é a única espécie que não manteve a utilização de concha de molusco e, eliminada a restrição de tamanho, atinge tamanhos impressionantes para um paguro.

I.1.a. Terrestrialidade em Brachyura

Os caranguejos Brachyura estão presentes em diferentes ambientes marinhos, dulcícolas e terrestres, incluindo a zona entre marés, regiões estuarinas, cavernas, bromélias, regiões abissais e planícies áridas (Hartnoll, 1964; Abele, 1972; Powers & Bliss, 1983). Nas Américas, o hábito semiterrestre se destaca em diversos gêneros das superfamílias Grapsoidea e Ocypodoidea que, provavelmente, conquistaram esses ambientes através de diferentes rotas ecológicas (Gross, 1964; Díaz & Rodriguez, 1977; Hartnoll, 1988). Entretanto, a esmagadora maioria desses caranguejos ainda depende do ambiente aquático para reprodução, visto que as larvas são planctônicas (Bliss, 1968; Powers & Bliss, 1983).

Na transição para o meio terrestre, algumas características gerais do grupo são vantajosas como, por exemplo, o corpo compacto e apêndices potentes que permitem locomoção eficiente em terra ou a manipulação de objetos (Powers & Bliss, 1983). De fato, os caranguejos terrestres são animais extremamente rápidos (Milne & Milne, 1946; Warner, 1967) e essa velocidade é muitas vezes garantia de fuga de predadores ou de conquista de presas (Powers & Bliss, 1983). Aliado a isso, a facilidade de escalar árvores ou cavar buracos também contribuem significativamente para a segurança contra predadores e conquista de alimento. A capacidade de escavar tocas e o hábito de viver em galerias, inclusive, é apontado como um dos fatores mais críticos na conquista do meio terrestre (Bliss, 1968; Powers & Bliss, 1983). Enquanto os Anomura conservam o acesso ao ambiente aquático utilizando a concha, os caranguejos criam um microhabitat através de galerias ou fendas pré-existentes no substrato. O ambiente das galerias oferece não só proteção contra predadores e condições ambientais adversas, como é fonte de água ou umidade e um local seguro para a corte, acasalamento e incubação de ovos (Herreid & Gifford, 1963; Powers & Bliss, 1983).

Entretanto, outros aspectos da biologia desses animais são marcadamente diferentes das formas aquáticas e permitiram a conquista do ambiente terrestre, apesar de suas adversidades. Primeiramente, ocorreu uma mudança significativa nos mecanismos sensoriais, através da diminuição ou abandono da percepção de estímulos químicos e táteis (limitados em ambiente aéreo) em favor da concentração em estímulos visuais e acústicos, especialmente nas relações intraespecíficas (Bliss, 1968). Essa mudança teve papel essencial no desenvolvimento do comportamento de corte, que pode ser extremamente complexo nesses grupos (Bliss, 1968; Hartnoll, 1969).

A mudança de meio acarretou ainda mudanças reprodutivas no que concerne à cópula, que em muitas espécies passou a ocorrer quando ambos os sexos estão com o exoesqueleto

rígido, evitando a perda de água (Bliss, 1979). Em alguns gêneros, ocorre ainda uma mudança na posição dos indivíduos durante a cópula: a fêmea fica pareada com o macho ou mesmo sobre ele, enquanto, nas formas aquáticas, ela fica sempre sob o macho (Pearse, 1914; Hartnoll, 1969). Outros aspectos reprodutivos, como o número e tamanho dos ovos e a duração dos períodos larvais, não sofrem alteração nas linhagens que precisam retornar ao mar para reprodução, mantendo o padrão dos grupos aquáticos (Bliss, 1968; Hines, 1982). Contudo, espécies que completam seu desenvolvimento fora do ambiente marinho às vezes apresentam ovos maiores (com maior suprimento de vitelo) e em menor número (Anger, 1995).

A permanência constante em ambiente terrestre também significa exposição à flutuação constante de temperatura, o que pode se tornar um fator crítico para caranguejos terrestres e semiterrestres, quando o ambiente chega às condições extremas. Esses animais podem evitar o superaquecimento por métodos comportamentais (termorregulação comportamental) ou por adaptações fisiológicas como transpiração (evaporação de água pelas membranas epiteliais) que, como contra-partida, acarreta a perda de água (Bliss, 1968).

Um aspecto que merece atenção é o fato de tanto espécies terrestres como aquáticas apresentarem a mesma estrutura respiratória – brânquias – e a mesma forma de ventilação da câmara branquial – bombeamento através do escafognatito (O'Mahoney & Full, 1984). Entretanto, em espécies terrestres e semiterrestres, o sistema respiratório apresenta uma série de características que permitem otimizar seu funcionamento, minimizando ou mesmo contornando as limitações impostas pela vida em ambiente terrestre (McMahon & Burggren, 1988).

Em comparação com as formas aquáticas, os caranguejos terrestres e semiterrestres normalmente apresentam brânquias menores (em área e número) e mais esclerotizadas (Gray, 1957; Díaz & Rodríguez, 1977). A união desses fatores, a princípio, diminuiria a eficiência do órgão na difusão de gases mas se torna essencial na medida que diminui também a dessecação em ambiente aéreo. A esclerotização das brânquias evita ainda que elas colapsem durante a exposição ao ar, mantendo-as eretas e, conseqüentemente, funcionais (Cameron, 1981; Díaz & Rodríguez, 1977). Em contraponto à diminuição da eficiência branquial, a câmara branquial apresenta a tendência a ser maior (em volume e superfície) e mais vascularizada, maximizando as trocas gasosas (Díaz & Rodríguez, 1977; Henry, 1994). Além disso, em vários grupos houve o desenvolvimento de superfícies respiratórias acessórias, ou seja, o revestimento interno da câmara branquial também exerce função respiratória além das brânquias (Díaz & Rodríguez, 1977). Dependendo da necessidade metabólica, a superfície

respiratória pode ainda ser incrementada através de inúmeras projeções no revestimento interno. Geralmente, a complexidade do revestimento é inversamente proporcional ao tamanho da câmara branquial (Díaz & Rodríguez, 1977).

II. Balanço hídrico

II.1 Obtenção de água fora do ambiente aquático

Dentre as mudanças decorrentes da conquista do novo meio, a administração da dessecação é uma das questões mais importantes e, talvez, a que apresente maiores repercussões (Edney, 1960). A perda de água ocorre naturalmente e está relacionada com diversos processos metabólicos (excreção, respiração e muda, por exemplo) e, em ambiente terrestre, é intensificada pelo aumento da transpiração como mecanismo de regulação térmica (Edney, 1960). Assim, a retenção de água é sempre incompleta, obrigando esses animais a reabastecer seu estoque periodicamente (Powers & Bliss, 1983).

A manutenção de água ou mesmo de umidade na câmara branquial é um processo de importância particular. As brânquias de crustáceos são estruturas desenhadas perfeitamente para o funcionamento em ambiente aquático. Fora dele, elas colapsam, reduzindo a superfície funcional disponível para trocas gasosas, perfusão e ventilação das brânquias. A maioria das funções metabólicas desse órgão (não só as trocas gasosas mas também a regulação iônica) requer água e são interrompidas quando as brânquias perdem o contato com o ambiente aquático. Isso faz com que seja imprescindível aos decápodes semiterrestres que mantenham esses órgãos sempre úmidos sendo, portanto, dependentes do contato com a água (McMahon & Burggren, 1988).

Para equilibrar o balanço hídrico, é possível que a água perdida seja reabsorvida através da condensação na câmara branquial, da umidade atmosférica, da alimentação ou mesmo por incorporação de água metabólica que, apesar de não ser muito abundante, pode ser uma fonte importante em momentos de privação de alimentação (Wolcott, 1984; Greenaway, 1988). Entretanto, a forma mais comum e mais acessível de hidratação em caranguejos semiterrestres é a retirada de água do ambiente, seja ela livre ou associada à alimentação (Wolcott, 1984; Greenaway, 1988). Para isso, é necessário que haja acesso a uma fonte apropriada de água e que esses animais sejam capazes de transferir a água coletada para dentro do corpo, onde será absorvida (Powers & Bliss, 1983).

Basicamente, a absorção de água do meio por caranguejos semiterrestres pode ser feita de três maneiras:

1. Imersão:

É um método comum em espécies do entre marés ou de regiões sujeitas a ação direta das ondas e consiste na imersão total ou parcial do corpo do animal, através de visitas periódicas a uma fonte de água (Edney, 1960). Essa fonte pode ser tanto o corpo de água mais próximo (de água salobra ou salgada), poças de maré ou chuva ou mesmo a água retida nas galerias construídas por esses animais no nível do lençol freático (Powers & Bliss, 1983). Nesse caso, a absorção de água pode ocorrer tanto no intestino quanto nas brânquias (Wolcott, 1984).

2. Ingestão:

A água também pode ser obtida através da alimentação ou por ingestão direta. Quando ingerida diretamente, a água, do mar ou doce, é transportada pelos quelípodes até os maxilípedes e bebida. É um método frequentemente adotado por espécies que permanecem em regiões de solo seco mas não é suficiente para suprir a necessidade de absorção de água, o que faz com que essas espécies também utilizem alguma outra fonte, normalmente a imersão em um corpo d'água (Combs *et al.*, 1992; Dela-Cruz & Morris, 1997).

3. Absorção de água do substrato:

Alguns caranguejos semiterrestres apresentam cerdas hidrofílicas capazes de retirar água livre do solo por capilaridade (Bliss, 1963; Hartnoll, 1973; Wolcott, 1976). Essas cerdas, localizadas nos pereópodes ou abdômen, são facilmente colocadas em contato com o substrato ou águas rasas e o fluido é transferido para as brânquias. A força de capilaridade necessária para a captação da água pelas cerdas hidrofílicas está diretamente relacionada com o poder de retenção de água do solo que varia com a granulometria e a quantidade de material orgânico presente. Para que a água suba das cerdas para a câmara branquial, é necessário que haja um diferencial de pressão, obtido pelo batimento do escafognatito que gera vácuo na câmara branquial (Wolcott, 1976; 1984).

II.2. Condução da água captada para a câmara branquial

A água obtida do meio deve ser conduzida à câmara branquial o que, em muitos Brachyura, ocorre através da principal entrada das câmaras branquiais, denominada “Abertura de Milne Edwards”. É uma abertura anterior, localizada na base dos quelípodos, normalmente cercada por um densa franja de cerdas que evitam a entrada de sedimento na câmara branquial. Essa abertura está intimamente relacionada com o fluxo de água dentro da câmara mas, também, com a circulação externa de água na região pterogostomial (Maitland, 1990).

Alguns grupos de Brachyura apresentam ainda uma segunda abertura, posterior, denominada abertura de Müller, localizada entre o terceiro e quarto par de pereópode. Essa abertura também é frequentemente acompanhada por cerdas abundantes, organizadas em tufos (Müller, 1869; Bliss, 1968; Hartnoll, 1973; Greenway, 1988; Maitland, 1990; Matsuoka & Suzuki, 2011). Esses tufos são, tradicionalmente, relacionados com a absorção de água do solo (Fig. 1) (Wolcott, 1976; 1984; Bliss, 1963; 1968). Admite-se, então, que a água captada pelos tufos de cerdas chegaria à câmara branquial através da abertura de Müller com auxílio da força de sucção promovida pelo escafognatito (Wolcott, 1984).

Figura 1: Representação diagramática de caranguejo do gênero *Uca* em vista lateral mostrando as coxas dos pereópodes 1 a 5 (P1 a P5), o tufos de cerdas entre as coxas de P3 e P4 e a água captada e armazenada na câmara branquial (modificado de Maitland, 1990: fig 9).

Müller (1869) refere-se à existência desta abertura em *Ocypode quadrata*. Menções subsequentes à abertura de Müller na literatura são esporádicas, limitadas a assinalar a sua existência e restritas a uns poucos ocypodídeos (*Ocypode*, *Uca*, *Heloecius* e *Scopimera*) e ao grapsoideo *Sesarma* (Sesarmidae) (Felgenhauer & Abele, 1983; Wolcott, 1984; Maitland, 1990; Matsuoka & Susuki, 2011). A estrutura da abertura de Müller, contudo, nunca foi estudada. Na realidade, tudo o que ainda hoje sabemos sobre a morfologia do canal de Müller é o que foi fornecido pela descrição extremamente breve fornecida pelo próprio Müller (1869: 35): "... I noticed, when I had stretched the feet widely apart, in the hollow between them [Müller refere-se aqui ao terceiro e quarto pereópodes] a round orifice of considerable size, through which air could easily be blown into the branchial cavity, and a fine rod might even be introduced into it. The orifice opens into the branchial cavity behind a conical lobe, which stands above the third foot in place of a branchia which is wanting in *Ocypoda* [sic]. It is bounded laterally by ridges, which rise above the articulation of the foot, and to which the lower margin of the carapace is applied. Exteriorly, also, it is overarched by these ridges with the exception of a narrow fissure. This fissure is overlaid by the carapace, which exactly at this part project further downwards than elsewhere, and in this way a complete tube is formed."

Assim, com este trabalho, o nosso intuito é, justamente, contribuir no preenchimento das lacunas existentes sobre as bases morfológicas que levam à formação do canal de Müller, a variedade de canais existentes e sua ocorrência em espécies selecionadas de caranguejos semiterrestres.

OBJETIVOS

A partir do estudo do esqueleto axial, apendicular e da quetotaxia dos tufos de cerdas dos pereópodes de 22 espécies do Atlântico sul ocidental de caranguejos semiterrestres das superfamílias Ocypodoidea e Grapsoidea, os principais objetivos deste trabalho são:

1) Estudar, descrever e interpretar as modificações morfológicas do esqueleto axial (pleuritos torácicos 4 a 8) e apendicular (coxas dos pereópodes 2, 3 e 4), com especial referência à formação de passagens para a condução de água do meio externo à câmara branquial.

2) Estudar, descrever e interpretar a quetotaxia dos tufos de cerdas das coxas dos pereópodes, com especial referência às cerdas hidrofílicas envolvidas na absorção de água do meio externo para transporte até a câmara branquial e das cerdas cuja morfologia contribui para evitar a entrada de partículas de sedimentos na câmara branquial.

MATERIAL E MÉTODOS

I. Obtenção dos espécimes

Foram estudadas 22 espécies das principais linhagens de caranguejos semiterrestres ocorrentes no litoral brasileiro, escolhidas, principalmente, na tentativa de representar o gradiente de independência do ambiente terrestre observado no grupo e, por outro lado, com a intenção de contribuir com a compreensão da organização morfológica em grupos taxonômicos distintos (superfamílias Grapsoidea e Ocypodoidea).

A coleta do material foi realizada durante todo o ano de 2012 e o primeiro semestre de 2013, entre o litoral sul do estado do Rio de Janeiro e o litoral norte do estado de São Paulo (Brasil). Os espécimes foram coletados manualmente, sempre durante o período de maré baixa, sem distinção de sexo ou estágio ontogenético. Em laboratório, foram fixados e conservados em álcool 70%. Posteriormente foram identificados ao nível de espécie e integrados ao acervo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

No caso de impossibilidade de coleta, as espécies foram representadas por espécimes anteriormente depositados nas coleções carcinológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (DZUFRJ – material recebido por doação). Todos os espécimes estudados encontram-se depositados no acervo do MZUSP. A relação dos espécimes utilizados na dissertação, separados por sexo e seus respectivos números de tombo consta no Apêndice 1.

II. Preparação e análise do material

II.1 Material esquelético

Para o estudo do esqueleto axial, foram dissecados pelo menos três exemplares de cada espécie, entre machos e fêmeas. Cada exemplar recebeu um número de identificação próprio e foi medido com um paquímetro digital Western® DC-6 (precisão 0,01mm) quanto a máxima largura da carapaça (lc) e a altura da carapaça (ac).

Em pelo menos um dos exemplares de cada espécie, foi utilizado tratamento com Hidróxido de Potássio (KOH) para maceração e remoção das partes moles do corpo, visando melhorar a observação dos caracteres morfológicos esqueléticos. Para o tratamento com KOH, foi utilizada uma adaptação do protocolo de Mocquard (1883), detalhado abaixo:

1. Dissecção dos pereópodes.
2. Abertura de uma janela quadrangular na região central da carapaça, próxima à margem posterior, com utilização de uma serra circular (aproximadamente 20 mm de diâmetro) acoplada um motor da marca Dremel® 1100 (capacidade para 10.000 rotações por minuto) ou uma tesoura de dissecção pequena.
3. Adição de KOH em pastilhas pela abertura quadrangular na carapaça, seguida de água quente até que o indivíduo estivesse completamente submerso. O tempo de ação da solução pode variar entre um e três dias, dependendo do tamanho do espécime. É necessária a avaliação diária do estado de maceração para evitar exposição excessiva ao KOH.
4. Lavagem dos espécimes em água corrente e limpeza manual do esqueleto para retirada de eventuais restos de tecidos, mediante o uso de pinças.
5. Acondicionamento em vidraria apropriada, conservação em álcool 70% e etiquetagem.

A análise dos esqueletos e ilustrações foram realizadas em microscópio estereoscópico Leica MZ95 com câmara clara acoplada e luminária Leica CLS 150x. As fotografias foram realizadas com utilização de uma câmera Canon PC1089 acoplada ao microscópio estereoscópico; automontagem estereomicroscópio multifocal Zeiss *Discovery* v12; e câmera Nikon Coolpix L110. As fotografias foram editadas utilizando o programa Adobe Photoshop CS6 e representações esquemáticas das estruturas foram desenhadas com o programa Adobe Illustrator CS6.

II.2 Material setal

As cerdas foram retiradas com utilização de bisturi esterilizado e preservadas em lâminas. Foram analisadas cerdas provenientes do tufo de cerdas das coxas dos pereópodes 3 e 4, assim como das coxas dos demais pereópodes, bordo da carapaça (e em alguns casos

também do abdômen) de machos e fêmeas. Para cada espécie, foi descrita a distribuição de cerdas que possivelmente estão envolvidas na captação de água.

As cerdas foram montadas e analisadas em microscópio Leica Dm5000 B e as imagens foram obtidas através do software (Leica Application Suite LAS). A nomenclatura dos tipos de cerdas seguiu o sistema de classificação de cerdas proposto por Watling (1969) e a revisão proposta por Garm (2004), além do trabalho de Matsuoka e Suzuki (2011) que trata dos tipos de cerdas envolvidos na movimentação de água na carapaça em caranguejos ocipodídeos.

III. Posição taxonômica das espécies estudadas, segundo classificação de Ng *et al.*, 2008

Filo Arthropoda Latreille, 1829

Subfilo Crustacea Brünnich, 1772

Classe Malacostraca Latreille, 1802

Subclasse Eumalacostraca Grobben, 1892

Superordem Eucarida Calman, 1904

Ordem Decapoda Latreille, 1802

Subordem Pleocyemata Burkenroad, 1963

Infraordem Brachyura Latreille, 1802

Superfamília Grapsoidea MacLeay, 1838

Família Gecarcinidae MacLeay, 1838

Cardisoma guanhumi Latreille, 1828

Johngarthia lagostoma (H. Milne Edwards, 1837)

Família Grapsidae MacLeay, 1838

Geograpsus lividus (H. Milne Edwards, 1837)

Goniopsis cruentata (Latreille, 1803)

Grapsus grapsus (Linnaeus, 1758)

Pachygrapsus transversus (Gibbes, 1850)

Família Sesarmidae Dana, 1851

Aratus pisonii (H. Milne Edwards, 1837)

Armases angustipes (Dana, 1852)

Armases rubripes (Rathbun, 1897)

Sesarma rectum Randall, 1840

Família Varunidae H. Milne Edwards, 1853

Neohelice granulata (Dana, 1851)

Superfamília Ocypodoidea Rafinesque, 1815

Família Ucididae Števíć, 2005

Ucides cordatus (Linnaeus, 1763)

Família Ocypodidae Rafinesque, 1815

Ocypode quadrata (Fabricius, 1787)

Uca (Minuca) burgersi Holthuis, 1967

Uca (Leptuca) leptodactyla Rathbun, 1898

Uca (Uca) maracoani (Latreille, 1802)

Uca (Minuca) mordax (Smith, 1870)

Uca (Minuca) rapax (Smith, 1870)

Uca (Minuca) thayeri Rathbun, 1900

Uca (Leptuca) uruguayensis Nobili, 1901

Uca (Minuca) victoriana von Hagen, 1987

Uca (Minuca) vocator (Herbst, 1804)

RESULTADOS E DISCUSSÃO

I. Elementos de morfologia

I.1. Esqueleto axial

O termo “esqueleto axial” foi proposto por Secretan (1980; 1998; 2002) para substituir os anteriormente utilizados: “esqueleto interno”, “esqueleto endofragmal” ou “endofragma”. Corresponde à porção metamerizada interna do esqueleto torácico, formada pelos pleuritos, esternitos e fragmas (Guinot *et al.*, 2013; Secretan-Rey, 2002 e Tavares & Secretan 1993).

O estudo do endoesqueleto tem início com o trabalho de H. Milne-Edwards (1851) acerca do esqueleto endofragmal em decápodes. Posteriormente, outros autores trataram da morfologia, origem e evolução dessa estrutura (Drach, 1950; Guinot, 1979; Števčić, 1971). Entretanto, o número de espécies que tem o esqueleto axial descrito é muito baixo e, ainda hoje, trabalhos de taxonomia envolvendo essa estrutura são escassos na literatura (Guinot *et al.*, 2013). Provavelmente, essa escassez é devido, principalmente, aos problemas com a terminologia das estruturas, além da necessidade de “sacrifício” dos exemplares envolvidos no estudo, que limita o material disponível para dissecação em coleções zoológicas (Secretan, 1998).

A função primária do esqueleto axial está relacionada com o suporte geral do corpo e ponto de apoio para a inserção de fibras musculares. Cada fragma é formado por duas placas (uma anterior e outra posterior) derivadas da invaginação dos esternitos ou pleuritos torácicos. Sobre essa estrutura, se prende a musculatura dos pereópodes (Guinot 1979; Guinot *et al.*, 2013). Por sua vez, os escleritos metamerizados (esternitos e pleuritos) sustentam os órgãos internos e, simultaneamente, os separam do meio exterior (Warner, 1977; Guinot *et al.*, 2013) (Fig. 2).

O plano básico do esqueleto axial não difere essencialmente entre crustáceos Macrura e os caranguejo Brachyura (Secretan, 1998) e por isso a nomenclatura utilizada no estudo dessa estrutura ainda hoje segue os trabalhos de Secretan (1980; 2002), Tavares e Secretan (1993) e Secretan-Rey (2002), a partir da morfologia da lagosta *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) (Astacidae: Nephropidae) (Guinot *et al.*, 2013).

Figura 2: Representação diagramática de um caranguejo em corte transversal mostrando a carapaça (ca), a câmara branquial (cb), a coxa do pereópode (cxp), o esterno torácico (est), o pleurito torácico (plt), a pleurobrânquia (plbr) e o tufo de cerdas (tc).

A seguir, apresento a terminologia utilizada para a descrição do esqueleto axial de Brachyura e uma ilustração esquemática das principais estruturas abordas nesse trabalho (Fig.3):

- Esterno torácico: placa ventral rígida, metamerizada, que protege a região inferior do corpo. É formado pela união consecutiva de todos os esternitos torácicos, sendo os três primeiros somitos totalmente fusionados enquanto os cinco esternitos posteriores conservam algum vestígio da metamerização (Guinot & Quenette, 2005) (Fig.2).
- Esternitos torácicos: escleritos ventrais correspondentes a cada um dos somitos torácicos (Stachowitsch, 1992) (Fig.3B).
- Forâmen branquial: abertura presente nos pleuritos torácicos 4 – 6, onde se inserem as pleurobrânquias (Fig.3A).
- Pleuritos torácicos: esclerito lateral de cada somito torácico entre o tergum e o esterno. Do grego: *pleuron*, *pleura* (Guinot *et al.*, 2013) (Fig.2; Fig.3A).
- Rebordo pleural: extremidade dos pleuritos torácicos (5-8) sobre a articulação das coxas, projetada dorsalmente. Estão envolvidos com o mecanismo de vedação da carapaça e com a formação de passagens de canalização da água admitida na câmara branquial (Fig.3A,C).
- Teto pleural ou parede pleural: estrutura metamerizada formada pela união das lâminas dos oito pleuritos torácicos. Sua porção superior serve de suporte para as pleurobrânquias (Guinot, 1979; Secretan, 1998) (Fig.3C).

Figura 3: Representação esquemática do cefalotórax de um caranguejo (Grapsidae). A: vista dorsal com a carapaça removida. B: vista ventral. C: vista lateral com a carapaça removida. cxp 1-5, coxas dos pereópodes 1 a 5; epi 5-6, epiesternitos torácicos 5 e 6; est 4-8, esternitos torácicos 4 a 8; fb 5-6, forâmen branquial das pleuras 5 e 6; pl 4-8, pleuritos torácicos 4 a 8; rpl 5-8, rebordos pleurais dos pleuritos torácicos 5 a 8.

Alguns termos foram estipulados exclusivamente para esse trabalho, visando a melhor compreensão das modificações do esqueleto axial nos grupos estudados (superfamílias Ocypodoidea e Grapsoidea). São eles:

- Calha apendicular: espaço formado entre as faces anterior e posterior de dois coxopoditos subsequentes, graças ao formato côncavo de pelo menos uma dessas faces. Pode ocorrer entre os coxopoditos 2-3 ou 3-4, estando associado, geralmente, a modificações dos pleuritos torácicos 5-6 e 6-7 (respectivamente). (Fig. 4)

- Calha pleural: passagem formada nos pleuritos torácicos de algumas espécies, graças ao abaloamento de sua porção distal. É responsável pela canalização da água admitida na câmara branquial, em sentido antero-posterior e postero-anterior. (Fig. 5A)

- Canal pleural: passagem formada nos pleuritos torácicos de algumas espécies. É a porção mais importante do canal de Müller, que dá acesso direto à câmara branquial. (Fig. 5B)

- Canal de Müller: passagem formada pelo conjunto: tufo de cerdas + calha apendicular + canal pleural. Pode estar presente em diferentes níveis de organização. É uma das principais entradas de água na câmara branquial, juntamente com a abertura de Milne Edwards. Denominado, originalmente, como “Abertura de Müller”.

Figura 4: Representação diagramática dos coxopoditos dos pereópodes 3 e 4 (cxP3 e cxP4, respectivamente) em vista ventral. Note que a justaposição de cxP3 e cxP4 leva à formação do calha apendicular (ca).

Figura 5: A, Calha pleural formada pelo formato abaolado da porção basal rebordo pleural do pleurito torácico 6. *Uca leptodactyla* MZUSP 31231. B, Canal pleural formado entre os pleuritos torácicos 6 e 7. *Ocypode quadrata* MZUSP 32530. plt 5-7, pleuritos torácicos 5 a 7.

I.1.i. O esqueleto axial dos Ocypodoidea e Grapsoidea semiterrestres

De maneira geral, os representantes das duas superfamílias estudados apresentam várias modificações do cefalotórax ligadas à vida ambiente terrestre. De especial interesse para esse trabalho é a arqueação da carapaça e a inclinação da parede pleural, de modo a formar uma ampla câmara branquial (Fig. 2).

A câmara branquial é o espaço existente entre o teto pleural e a carapaça (Fig. 2). As pleurobrânquias se inserem em forâmens pleurais torácicos cujas bordas são muitas vezes pronunciadas oferecendo maior suporte às brânquias. Comumente, as pleurobrânquias encontram-se nos pleuritos torácicos 4 a 6. Excepcionalmente, como ocorre nos gêneros *Ucides*, *Ocypode* e *Uca*, o sexto pleurito é destituído de brânquias, de modo que a existência de pleurobrânquias nestes gêneros esta limitada aos pleuritos 4 e 5 (Tab. 1).

Tabela 1: Fórmula branquial (pleurobrânquias 4 a 8) nas espécies de caranguejos semiterrestres estudadas nesse trabalho. 0 indica ausência de pleurobrânquias. plt 4-8, pleuritos torácicos 4 a 8.

Família	Gênero	Pleurobrânquias				
		plt 4	plt 5	plt 6	plt 7	plt 8
Ocypodidae	<i>Uca burgersi</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca leptodactyla</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca maracoani</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca mordax</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca rapax</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca thayeri</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca uruguayensis</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca victoriana</i>	1	1	0	0	0
	<i>Uca vocator</i>	1	1	0	0	0
	<i>Ocypode quadrata</i>	1	1	0	0	0
Ucididae	<i>Ucides cordatus</i>	1	1	0	0	0
Grapsidae	<i>Goniopsis cruentata</i>	1	1	1	0	0
	<i>Pachygrapsus transversus</i>	1	1	1	0	0
	<i>Grapsus grapsus</i>	1	1	1	0	0
	<i>Geograpsus lividus</i>	1	1	1	0	0
Sesarmidae	<i>Sesarma rectum</i>	1	1	1	0	0
	<i>Armases angustipes</i>	1	1	1	0	0
	<i>Armases rubripes</i>	1	1	1	0	0
	<i>Aratus pisonii</i>	1	1	1	0	0
Varunidae	<i>Neohelice cruentata</i>	1	1	1	0	0
Gecarcinidae	<i>Cardisoma guanhumi</i>	1	1	1	0	0
	<i>Johngarthia lagostoma</i>	1	1	1	0	0

Algumas espécies, no entanto, podem apresentar um forâmen vestigial no sexto pleurito, mesmo sem a presença de pleurobrânquia. Em *Uca rapax* e *Uca mordax*, o forâmen branquial se reduz à uma cicatriz, tem tamanho bem reduzido e nível de esclerotização muito semelhante ao restante do pleurito, se tornando difícil discernir seu contorno (Fig.6A). Já em *Ucides cordatus*, o forâmen vestigial do sexto pleurito é, na verdade, pouco menor que o

forâmen branquial presente no quinto pleurito mas é fechado e, portanto, não porta pleurobrânquias (Fig.6B).

Figura 6: Lado direito do cefalotórax (carapaça removida) em vista dorsal. A, *Uca rapax* (MZUSP 32520). B, *Ucides cordatus* (MZUSP 32577). cxP 1-5, coxas dos pereópodes 1 a 5. fb5-6, forâmen branquial dos pleuritos torácicos 5 e 6 (note o forâmen branquial do pleurito 6 obliterado). plt 4-8, pleuritos torácicos 4 a 8. A seta indica o forâmen branquial (não funcional) do pleurito torácico 6.

Os pleuritos torácicos 5 a 8 apresentam rebordos que variam quanto ao grau de desenvolvimento, contribuindo para a vedação da câmara branquial assim como para a canalização da água ali armazenada. O formato e disposição dos rebordos pleurais, assim como sua relação com as coxas dos pereópodes, são fatores diretamente relacionados com a admissão e canalização de água na câmara branquial, sendo responsáveis pela formação de calhas e canais pleurais. As “calhas pleurais” são dutos de canalização de água dentro da câmara branquial, formados pelo abaloamento dos pleuritos ou seus rebordos. Essas calhas são capazes de conduzir a água horizontalmente pela câmara branquial no sentido antero-posterior ou postero-anterior. Os “canais pleurais” são responsáveis pela admissão da água absorvida pelas cerdas presentes nas coxas dos pereópodes na câmara branquial. São responsáveis pela condução vertical da água absorvida, desde a porção basal das coxas, passando pelos pleuritos torácicos até o interior da câmara branquial. A formação dos canais pleurais será tratada em detalhe mais adiante.

Algumas características gerais do esqueleto axial são constantes no nível de família ou, pelo menos, em todos os representantes dessas famílias aqui retratados e serão brevemente comentadas a seguir:

Em Grapsidae (Grapsoidea), a inclinação do teto pleural é extremamente variável, considerando como casos extremos *Grapsus grapsus*, que tem o teto pleural praticamente horizontal, e *Goniopsis cruentata*, que apresenta o teto pleural pouco inclinado. A família apresenta os menores rebordos pleurais dentre as espécies estudadas, que diminuem progressivamente de tamanho até o oitavo pleurito, onde o rebordo é vestigial. Devido ao tamanho reduzido dos rebordos pleurais, nenhuma espécie apresenta formação de calha pleural. Os rebordos apresentam sempre a porção anterior mais alta que a posterior, podendo apresentar formato triangular quando a diferença entre a metade anterior e a posterior é exacerbada (por exemplo em *Pachygrapsus transversus*) (Fig.7).

Figura 7: *Pachygrapsus transversus* (MZUSP 32503). Vista lateral do cefalotórax (carapaça removida). cxp 1-5, coxas do pereópodes 1 a 5. rpl 5-7, rebordos dos pleuritos torácicos 5 a 7 (note o formato triangular). tc, tufo de cerdas.

Dentre os gêneros de Sesarmidae (Grapsoidea) estudados, a inclinação do teto pleural pode ser de 45° ou maior, mas a carapaça não é marcadamente arqueada. Os rebordos pleurais apresentam formato retangular, podendo apresentar sinuosidade no bordo superior (em vista lateral). Nas quatro espécies estudadas, os rebordos dos pleuritos 5 e 6 apresentam zonas distintas de menor esclerotização. O pleurito 5 apresenta zona menos esclerotizada, de

formato aproximadamente triangular, na metade posterior (Fig.8). Já o pleurito 6 apresenta duas zonas distintas, a primeira na metade anterior, de formato circular, e a segunda na metade posterior, de formato aproximadamente oval (Fig.8). De maneira geral, *Aratus pisonii* tem rebordos consideravelmente menos desenvolvidos que os demais gêneros de Sesarmidae estudados. Entretanto, o oitavo pleurito é uma exceção, sendo reduzido em *Sesarma rectum* e *Armases* spp. mas extremamente desenvolvido em *A. pisonii* onde se volta para dentro da carapaça, de forma a canalizar a passagem de água.

Figura 8: *Armases rubripes* (MZUSP 32535). Vista lateral do cefalotórax (carapaça removida). cxp 1-5, coxas do pereópodes 1 a 5. rpl 5-7, rebordos dos pleuritos torácicos 5 a 7 (note as zonas de menor esclerotização nos rebordos dos pleuritos torácicos 5 e 6).

A família Gecarcinidae (Grapsoidea) apresenta o endoesqueleto com maior nível de esclerotização dentre os caranguejos estudados. O teto pleural é inclinado aproximadamente 45° e a carapaça fortemente arqueada, formando uma câmara branquial globular, bastante desenvolvida (Díaz & Rodríguez, 1977). Os rebordos dos pleuritos torácicos tem formato retangular e são todos adjacentes (sem espaços entre eles) e não formam, assim, nenhum tipo de canal pleural. Em comparação com os demais grupos estudados, as duas espécies de Gecarcinidae apresentam os rebordos mais desenvolvidos e aumentam progressivamente de tamanho (do quinto ao oitavo), sendo o último fortemente arqueado. A porção dorsal dos rebordos é ligeiramente voltada para o interior da câmara branquial, contribuindo para a vedação da carapaça.

Ocypodidae (Ocypodoidea) foi a família com maior número de espécies abordadas neste trabalho, embora estejam divididas em apenas dois gêneros (*Ocypode* e *Uca*). *Ocypode quadrata* e as espécies de *Uca* estudadas apresentam grande variação na arqueamento da carapaça e na inclinação no teto pleural, podendo chegar a ser extremamente inclinado, como em *U. leptodactyla*. A esclerotização do esqueleto axial varia tanto com o tamanho do animal como com o hábito alimentar (o esqueleto é bastante leve e pouco calcificado em *O. quadrata*, espécie predadora que pode alcançar até 2,3 m/s durante uma corrida (Powers & Bliss, 1983), mas mais calcificada nos depositívoros de superfície como *Uca* spp.). Os rebordos pleurais apresentam formato aproximadamente retangular e são adjacentes (com exceção do rebordo do pleurito 7 de *O. quadrata* que é altamente modificado e forma a abertura de Müller nessa espécie). O rebordo pleural do pleurito 6 tem a porção basal abaloada o que leva à formação de uma calha pleural nas espécies dessa família.

Em Ucididae (Ocypodoidea), o teto pleural não é especialmente inclinado mas a carapaça é extremamente arqueada, formando uma ampla câmara branquial globular. O forâmen branquial do pleurito 6 não é funcional, como já foi dito anteriormente. Os pleuritos 5, 6 e 7 apresentam calhas formadas, por um lado, pelo abaloamento dos rebordos dos pleuritos 5 e 6 e, por outro lado, pela depressão do próprio pleurito 7. Os rebordos pleurais são bastante desenvolvidos, com exceção do rebordo do oitavo pleurito. O desenvolvimento dos rebordos pleurais associado ao formato abaolado de sua porção basal leva à formação de calhas apendiculares dos pleuritos torácicos 5, 6 e 7. Apresentam formato muito variável mas são geralmente arqueados. Diferente dos Ocypodidae, os rebordos de *Ucides cordatus* são todos separados, formando canais pleurais entre os pleuritos 5/6, 6/7 e 7/8.

1.2. Câmara branquial

Em muitos decápodes, as brânquias são contidas em câmaras fechadas formadas entre a parede pleural e o branquiostergito, denominadas câmaras branquiais. Com o processo de carcinização, a morfologia da câmara branquial dos caranguejos Brachyura sofreu modificações consideráveis, como a expansão lateral dos branquiostegitos, que formam seu limite lateral, e a inclinação dos pleuritos torácicos, que formam o limite ventral (McLaughlin, 1983).

Caranguejos terrestres e semiterrestres, normalmente, apresentam câmaras branquiais maiores e mais vascularizadas, quando comparados a espécies aquáticas (Díaz & Rodriguez,

1977; Henry, 1994). O aumento da câmara branquial ocorre pelo incremento da superfície do revestimento interno mas, também, pelo arqueamento da carapaça ou pela inclinação dos pleuritos que acarretam em aumento de volume da câmara (Díaz & Rodriguez, 1977).

A relação do arqueamento da carapaça com o aumento da câmara branquial é fácil de se observar, especialmente, nas espécies da família Gecarcinidae e *Ucides cordatus* que se caracterizam pela carapaça muito arqueada, algumas vezes globular, e que apresentam grande volume na câmara branquial (Díaz & Rodriguez, 1977). A inclinação do teto pleural é um caráter mais difícil de ser observado e raramente citado na descrição das espécies. Contudo, essa inclinação contribui da mesma maneira para o aumento da câmara branquial, quanto maior a inclinação do teto pleural, maior será o espaço disponível para a câmara branquial.

I.3. Coxopoditos

Os coxopoditos são primeiros artículos dos pereópodes, que fazem sua articulação com o corpo do animal através da articulação coxo-pleural (conexão com a pleura torácica) e da articulação coxo-esternal (conexão com o esterno torácico). Em algumas espécies de caranguejos terrestres e semiterrestres, os coxopoditos podem sofrer modificações na forma, associadas a sua participação na captação de água do solo.

Geralmente, esse artículo tem formato quadrangular ou mesmo subcilíndrico mas, em caranguejos semiterrestres, os coxopoditos 2 a 4 podem apresentar concavidade nas face anterior ou posterior. Assim, dois coxopoditos contíguos, quando justapostos, formam uma passagem apendicular, um espaço semicilíndrico que permite certa canalização de água e sua condução até os pleuritos torácicos. Essa passagem, no presente trabalho, é denominada “calha apendicular”.

A modificação mais aparente, contudo, é a formação de tufos de cerdas que envolve, sempre, dois pereópodes (P): P2-P3 ou P3-P4. Geralmente, ocorre somente entre P3-P4, como em *Ocypode*, *Uca*, *Pachygrapsus* e *Goniopsis*. Contudo, algumas espécies apresentam formação de tufo simultaneamente entre P2-P3 e P3-P4, resultando na formação de dois tufos, como ocorre em *Geograpsus*, *Armases* e *Sesarma* (Tab. 2).

Em todos os casos, o tufo se forma entre as coxas dos dois pereópodes com as cerdas inseridas na face posterior do primeiro e na face anterior do segundo. A porção posterior do tufo é constituída da mesma maneira em todas as espécies estudadas: com cerdas inseridas tanto na porção ventral como na porção distal da face anterior da coxa do segundo pereópode.

Tabela 2: Presença e localização do tufo de cerdas nas espécies estudadas. P2/P3, tufo localizado entre as coxas dos pereópodes 2 e 3. P3/P4, tufo localizado entre as coxas dos pereópodes 3 e 4. P5/Abd, tufo localizado entre a coxa do pereópode 5 e a margem dos somitos abdominais 1 e 2. 'x', presença.

Família	Táxon	Presença de Tufo de Cerdas		
		P2/P3	P3/P4	P5/Abd
Ocypodidae	<i>Ocypode quadrata</i>		x	
	<i>Uca burgersi</i>		x	
	<i>Uca leptodactyla</i>		x	
	<i>Uca maracoani</i>			
	<i>Uca mordax</i>		x	
	<i>Uca rapax</i>		x	
	<i>Uca thayeri</i>		x	
	<i>Uca uruguayensis</i>		x	
	<i>Uca victoriana</i>		x	
	<i>Uca vocator</i>		x	
Gecarcinidae	<i>Cardisoma guanhumi</i>			x
	<i>Johngarthia lagostoma</i>			x
Grapsidae	<i>Geograpsus lividus</i>	x	x	
	<i>Goniopsis cruentata</i>		x	
	<i>Pachygrapsus transversus</i>		x	
Sesarmidae	<i>Armases angustipes</i>	x	x	
	<i>Armases rubripes</i>	x	x	
	<i>Sesarma rectum</i>	x	x	

Entretanto, as duas superfamílias diferem na disposição das cerdas na porção anterior do tufo (formada na face posterior da coxa do primeiro pereópode). Em Ocypodoidea, a inserção das cerdas na coxa 3 ocorre tanto na porção ventral como na porção distal da mesma, de maneira idêntica à coxa posterior. Já em Grapsoidea, as cerdas se encontram exclusivamente na porção ventral da coxa anterior, diferindo da disposição de cerdas da coxa posterior. Nas espécies que apresentam tufo de cerdas também entre P2-P3, a disposição de cerdas para a formação do tufo é idêntica (Fig. 9).

Em vista ventral, essa disposição das cerdas forma um espaço circular entre os coxopoditos envolvidos na formação do tufo (Fig. 10). O formato circular do tufo poderia atuar em conjunto com o canal apendicular para a promoção da força de capilaridade necessária para a captação de água do substrato.

Figura 9: Representação diagramática do tufo de cerdas entre o terceiro (cxP3) e quarto (cxP4) pereópodes. A, Vista lateral de um caranguejo semiterrestre com tufo de cerdas entre os pereópodes 3 e 4. (adaptado de Crane, 1975). A área do quadrado ressalta o detalhe amplificado em B e C. B, detalhe da formação do tufo de cerdas em Ocypodoidea, com inserção simétrica de cerdas. C, detalhe da formação de tufo em Grapsoidea, com inserção assimétrica de cerdas. Note, em C, a ausência de cerdas ao longo da margem lateral posterior de cxP3.

Figura 10: Representação esquemática do tufo de cerdas entre as coxas dos pereópodes 3 e 4 (cxP3 e cxP4, respectivamente), vista ventral. Note a disposição circular das cerdas do tufo.

I.4. Canal de Müller

O estudo do esqueleto axial em associação com o mecanismo de absorção de água pelos tufo de cerdas dos pereópodes vem elucidar alguns pontos até então desconhecidos desse mecanismo. A “Abertura de Müller”, que até então foi considerado basicamente um espaço entre os pereópodes, na realidade mostrou ser uma passagem complexa que envolve diversos elementos do esqueleto axial e que pode se apresentar em diferentes padrões estruturais. Essa passagem liga diretamente o espaço entre as coxas dos pereópodes e, portanto, não é simplesmente uma simples abertura mas um canal que será chamado doravante “Canal de Müller”.

Esse canal não se limita à modificação de elementos do esqueleto axial mas é resultado da interação entre as modificações apendiculares (tufo de cerdas e calha apendicular) com as modificações dos pleuritos, especialmente as modificações dos rebordos pleurais 5 a 7. A forma de apresentação das parte na formação do canal de Müller pode variar de acordo com o táxon e será tratada com maior detalhamento mais adiante.

I.5. Cerdas

Cerdas são uma característica bastante marcante em Crustacea: seu aspecto, localização ou função podem variar enormemente mas estão invariavelmente presentes em todo o grupo (Watling, 1989). Devido a sua onipresença e sua grande diversidade morfológica, são um tópico recorrente em trabalhos sobre os mais diferentes assuntos como taxonomia (Asakura & Watanabe, 2005), desenvolvimento larval (Pohle & Telford, 1981; Franzoso *et al.*, 1998), morfologia e função de apêndices (Farmer, 1974; Factor, 1978; Holmquist, 1982; de Grave, 1999), alimentação (Stamhuis *et al.*, 1998; Garm *et al.*, 2003), comunicação (Strickler & Bal, 1973; Bauer & Caskey, 2006), ventilação da câmara branquial e massa de ovos (Schembri, 1981; Matsuoka & Suzuki, 2011), *grooming* (Bauer, 1981; Holmquist, 1989) ecologia trófica (Coelho & Rodrigues, 2001), locomoção (Hindley & Alexander, 1978; Hamilton, 1983) e reprodução (Antheunisse *et al.*, 1968; Sankarankutty, 1968).

A recorrente utilização de cerdas em trabalhos de biologia, taxonomia e filogenia acabou gerando confusão na terminologia dessas estruturas e por muito tempo não houve concordância de quais projeções da cutícula deveriam ser incluídas nessa categoria (Garm,

2004b). A partir da década de 70, alguns autores tentaram sistematizar a nomenclatura de cerdas em crustáceos de maneira a facilitar a correspondência de morfotipos em diferentes grupos.

A tentativa pioneira de sistematizar esses conceitos foi feita por Thomas (1970) que propôs que qualquer protuberância alongada com poro distal seria denominada cerda e estipulou dois grupos baseados, principalmente, na largura das paredes e na presença de septo. Depois desse trabalho, outros autores também fizeram tentativas (por exemplo Farmer, 1974 e Jacques, 1989) mas merecem destaque os trabalhos de Fish (1972) e Watling (1989). Fish (1972), que trata das cerdas de Isopoda, considera como cerda todas as projeções alongadas preenchidas por citoplasma e as divide em dois grandes grupos: macrocerdas (com quatro subcategorias) e microcerdas (com duas subcategorias). A obra de Watling (1989) foi a primeira a propor uma abordagem baseada em homologia, definindo como cerda toda extensão cuticular articulada de praticamente qualquer forma ou tamanho. De acordo com esse autor, o caráter homólogo dessas estruturas seria a articulação com a cutícula.

Finalmente, Garm (2004b) faz uma extensa revisão tratando da definição e do sistema de classificação dos diversos tipos de cerdas. Para esse autor, cerdas seriam projeções cuticulares alongadas com base ligeiramente circular e lúmen contínuo que apresentam, basalmente, um arranjo semicircular das células da bainha.

A diversidade de morfotipos provavelmente está correlacionada com a grande variedade de funções (Garm, 2004b; Schembri, 1981). Dependendo da função exercida, alguns tipos de cerdas podem, inclusive, ocorrer em posições específicas de uma parte do corpo ou apêndice (Watling, 1989). Em artrópodes, a função primária das cerdas está relacionada com a recepção de estímulos mecânicos e químicos, atuando como estruturas especializadas na percepção do ambiente (Jacques, 1989; Garm, 2004b). A função sensorial é resultado da associação dessas estruturas à receptores químicos (olfativos e gustativos) e mecânicos (de percepção tátil e vibratória), o que permite que uma única cerda acumular mais de uma função (Warner, 1977; Jacques, 1989; Garm, 2004a).

Paralelamente, cerdas distribuídas nos apêndices torácicos e abdominais estão envolvidas com funções mecânicas como seleção do alimento em animais depositívoros (como espécies de *Uca* spp. e *Ocypode* spp.) e limpeza do corpo do animal em geral (atividade conhecida como *grooming*). Cerdas dos maxilípedes também são responsáveis pela limpeza e manutenção das brânquias, evitando a entrada de detritos na câmara branquial e simultaneamente retirando partículas que eventualmente se aderem a esse órgão (Miller, 1961; Bauer, 1981; Holmquist, 1989).

Além disso, foi comprovada a participação de cerdas na captação de água intersticial em caranguejos semiterrestres (Bliss, 1968; Wolcott, 1976). Muitas espécies de supra e meso-litoral apresentam cerdas localizadas em partes do corpo voltadas para o substrato, seja nas coxas dos pereópodes, no bordo posterior da carapaça ou no próprio abdômen (Hartnoll, 1973; Quinn, 1980; Wolcott, 1984). A capacidade de captar partículas de água livres no substrato advém de propriedades hidrofílicas, conferindo a esses animais os benefícios da imersão (manutenção de água na câmara branquial, compensação da perda de água por evaporação e conservação do balanço iônico) mesmo quando expostos ao ambiente aéreo (Hartnoll, 1973; Wolcott, 1976, 1984).

As cerdas hidrofílicas geralmente estão localizadas nos pereópodes ou no abdômen, locais facilmente colocados em contato com o solo. A água coletada por essas cerdas é direcionada para a câmara branquial pela ação de bombeamento do escafognatito passando pela abertura de Milne Edwards e pela abertura de Müller (Maitland, 1990). No caso das espécies com tufos abdominais, como no caso de *Dotilla fenestrata* (Ocypodoidea: Dotillidae) e *Gecarcinus lateralis* (Grapsoidea: Gecarcinidae), Hartnoll (1973) sugere que água drenada é carregada posteriormente através de canais na borda lateral do abdômen e, então, entra na câmara branquial.

I.5.a. Quetotaxia em Grapsoidea e Ocypodoidea semiterrestres

O sistema de classificação de cerdas proposto por Garm (2004 a,b) compreende sete morfotipos, baseados no aspecto geral das cerdas e nas diferentes disposições de sétulas e dentículos. Anteriormente, Wolcott (1984) havia proposto mais um morfotipo ‘cerdas constritas’, retomado por Matsuoka & Suzuki (2011) mas sem descrição propriamente dita.

No presente trabalho, foram abordadas exclusivamente as cerdas presentes nas coxas dos pereópodes, no bordo da carapaça e no bordo do abdômen, que podem estar associadas com a absorção de água do substrato. Quatro morfotipos diferentes foram encontradas nas espécies trabalhadas: simples, paposa, papo-serrada e constrita e serão descritas a seguir:

- Simples: cerdas simples são longas e finas e não apresentam qualquer tipo de projeção ou ornamento. Seu ápice é pontiagudo e pode, ou não, apresentar poro. (Fig. 11A,B)
- Paposa: cerda de haste longa e fina, sem poro terminal. Apresenta sétulas longas e bem definidas dispostas aleatoriamente ao longo da haste. As sétulas são claramente

articuladas com a haste e apresentam bordas serradas, com a maioria dos dentes situados na porção basal. (Fig. 11C,D)

- Papo-serrada: cerda longa e fina. Na metade proximal (ou até 2/3 de seu comprimento), apresentam sétulas dispostas aleatoriamente, como as cerdas paposas. Na porção distal, apresentam duas fileiras de dentículos que podem ou não apresentar sétulas opostas, como as cerdas serradas. (Fig. 11E,F)

- Constrita: cerda com lúmen desenvolvido e constrições periódicas bem distintas. Pode apresentar pequenas sétulas na porção distal. (Fig. 11G,H)

A tabela 3 relaciona os tipos de cerdas encontrados em cada espécie nas coxas dos pereópodes, com ou sem formação de tufo, e no bordo da carapaça. De maneira geral, os mesmos tipos de cerdas presentes nos tufos estão no bordo da carapaça, nos bordos abdominais ou nas coxas dos demais pereópodes (aquelas que não estão envolvidas na formação do tufo). Ou seja, os mesmos tipos de cerdas podem ser encontrados organizados em tufo ou de maneira dispersa na mesma região do corpo do animal.

Uma exceção são as cerdas constritas presentes nos tufos de *Ocypode quadrata* e de quase todas as espécies de *Uca* aqui estudadas (6 das 9 espécies estudadas). Nessas espécies, além das cerdas paposas, papo-serradas e simples presentes nas coxas dos pereópodes 1-5, os tufos entre P3 e P4 apresentam ainda um tipo de cerdas exclusivo (cerdas constritas) que não ocorrem nas coxas dos demais pereópodes e nem no bordo da carapaça.

Contudo, existe uma variação na abundância das cerdas constritas em relação aos outros tipos de cerdas presentes na constituição do tufo. Em *Ocypode quadrata*, assim como nas espécies *Uca leptodactyla*, *U. uruguayensis* e *U. burgersi*, as cerdas constritas são claramente predominantes sobre quaisquer outros tipos de cerdas presentes no tufo enquanto que em *U. mordax*, *U. rapax* e *U. victoriana*, a composição do tufo é mais equilibrada. Ou seja, a quantidade de cerdas constritas é bastante semelhante à quantidade de cerdas paposas ou papo-serradas. Excepcionalmente, as espécies *U. thayeri* e *U. vocator* não apresentam nenhuma cerda constrita na formação do tufo enquanto *U. maracoani* não apresenta tufo entre as coxas dos pereópodes 3 e 4.

Figura 11: Tipos de cerdas encontradas nas coxas dos pereópodes, bordo do branquiostergito e dos segmentos abdominais 1 e 2 das espécies estudadas. A-B, cerda simples retirada da coxa do pereópode 5 de *Johngarthia lagostoma*. C-D, cerda paposa retirada da coxa do pereópode 3 de *Armases angustipes*. E-F, cerda papo-serreda retirada da coxa do pereópode 4 de *Uca burgersi*. G-H, cerda constrita retirada da coxa do pereópode 3 de *Uca uruguayensis*. A,C,E,G: fotografias ao microscópio eletrônico. B,D,F,H: representações diagramáticas de A,C,E,G. Escala = 100μm.

Tabela 3: Padrão de quetotaxia em regiões possivelmente associadas à absorção de água. Tufo, cerdas organizadas em tufo presentes nas coxas dos pereópodes 2/3 (cxP2/cxP3), 3/4 (cxP3/cxP4) ou na coxa do pereópode 5 (cxP5/abdomen). P1-P5, cerdas presentes nas coxas dos pereópodes 1 a 5 (sem organização de tufo). Carapaça, cerdas presentes do bordo branquiostegal da carapaça. pp, paposa; pps, papo-serrada; con, constrita; sim, simples. + indica presença

		TUFO				P1-P5				CARAPAÇA			
		pp	pps	con	sim	pp	pps	con	sim	pp	pps	con	sim
Ocypodoidea	<i>Ucides cordatus</i>					+	+			+	+		
	<i>Ocypode quadrata</i>			+	+	+			+	+			
	<i>Uca burgersi</i>		+	+			+				+		
	<i>Uca leptodactyla</i>	+		+		+				+			
	<i>Uca maracoani</i>					+	+			+			
	<i>Uca mordax</i>	+	+	+		+	+				+		
	<i>Uca rapax</i>	+	+	+			+				+		
	<i>Uca thayeri</i>	+	+			+	+			+	+		
	<i>Uca uruguayensis</i>		+	+		+	+				+		
	<i>Uca victoriana</i>	+	+	+		+	+				+		
	<i>Uca vocator</i>		+				+			+			
Grapsoidea	<i>Cardisoma guanhumi</i>				+				+				+
	<i>Johngarthia lagostoma</i>				+				+				+
	<i>Geograpsus lividus</i>	+	+			+	+						
	<i>Goniopsis cruentata</i>	+			+	+	+			+			
	<i>Grapsus grapsus</i>						+		+				+
	<i>Pachygrapsus transversus</i>	+	+			+				+			
	<i>Aratus pisonii</i>					+			+	+			
	<i>Armases angustipes</i>	+			+	+	+			+			
	<i>Armases rubripes</i>		+				+			+			
	<i>Sesarma rectum</i>	+				+				+			
	<i>Neohelice granulata</i>						+			+			

II. Morfologia Comparada

II.1 Estudo de casos

II.1.a. Ocypodidae

II.1.a.i. *Ocypode quadrata*

II.1.a.i.1. Habitat e hábitos

A espécie *Ocypode quadrata* ocorre em toda a costa do Atlântico ocidental, desde a Flórida (EUA) até o extremo sul do Brasil (Rio Grande do Sul), incluindo o arquipélago de Fernando de Noronha (Pernambuco) (Rathbun, 1918; Melo, 1996).

Habita o supra litoral de praias arenosas, desde a marca mais alta da linha d'água até a área de encosta das dunas (Rathbun, 1918) onde constrói galerias individuais (nunca conectadas com a galeria de um segundo indivíduo), cujo formato é bastante variável (Milne & Milne, 1946). A variação do formato e tamanho das galerias é função, principalmente, das condições do terreno (formação e inclinação do solo), mas também pode decorrer do desenvolvimento ontogenético dos caranguejos. Indivíduos mais jovens tendem a construir galerias pouco profundas e praticamente sem inclinação; mais próximas à linha d'água. Por outro lado, indivíduos adultos tendem a ocupar a faixa mais afastada do mar, construindo tocas profundas e com grau variável de inclinação em relação à superfície, podendo ou não apresentar ramificações (Alberto e Fontoura, 1999).

As espécies do gênero *Ocypode*, de maneira geral, são bastante sensíveis às condições climáticas e ambientais, o que acarreta na variação no período de atividade de acordo com as condições locais (Powers & Bliss, 1983; Alberto e Fontoura, 1999). Apesar de primariamente noturnos, algumas espécies podem apresentar hábitos diurnos e, uma mesma população, pode alternar entre atividades diurnas ou noturnas, respondendo principalmente à variação de temperatura (Jones, 1972; Alberto e Fontoura, 1999).

A imersão do corpo em fonte de água é um hábito pouco frequente na espécie que, por outro lado, pode ser facilmente avistada na linha da maré pressionando a porção ventral do corpo sobre o substrato úmido (Powers & Bliss, 1983). Esse gesto permite a obtenção de água através do mecanismo de capilaridade dos tufo de cerdas dos pereópodes, mantendo a câmara branquial sempre parcialmente preenchida de água (Koepke & Koepke, 1953; Wolcott, 1976; 1984). A água captada pelo tufo é impulsionada até a câmara branquial pelo

vácuo produzido pelos batimentos dos escafognatitos, passando por entre as coxas dos pereópodes 3 e 4 e pelo canal de Müller (Wolcott, 1984).

III.a.i.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com fileira de cerdas paposas pequenas e escassas. Bordo da região branquiostegal com fileira de cerdas pouco mais encorpada; que se concentra na altura de P3 e P4 formando pequenos tufos de cerdas paposas.

III.a.i.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 subcilíndricas, semelhantes entre si em tamanho. Margem posterior da coxa de P3 acentuadamente côncava e margem anterior da coxa de P4 plana formando, assim, um canal apendicular semicilíndrico quando justapostas. Coxas de P3 e P4 com tufo de cerdas constrictas e simples, em forma de pincel (Fig. 12A-B). Cerdas igualmente distribuídas em ambas as coxas, dispostas nas margens posterior e ventral da coxa de P3 e nas margens anterior e ventral da coxa de P4. As coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 apresentam cerdas escassas, dos tipos simples e paposa.

III.a.i.4. Pleuritos torácicos (Fig. 12 C-F)

Pleurito 6 trapezoidal, quase tão largo quanto o pleurito 5 (considerando sua maior largura). Forâmen branquial circular, situado anteriormente, com bordas projetadas. A porção posterior-distal do pleurito sofre uma depressão que forma o fundo do canal pleural. Rebordo pleural quadrangular com porção posterior consideravelmente separada do rebordo do pleurito 7, formando a porção anterior do canal pleural.

Pleurito 7 retangular, pouco menos largo que o pleurito 6. Metade posterior fortemente voltada para baixo, especialmente na porção proximal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural abaolado, projetado sobre o pleurito 6 sem tocá-lo, formando a parede posterior do canal pleural. Em vista lateral, rebordo pleural retangular, bem desenvolvido.

Pleurito 8 retangular, pouco menos largo que o pleurito 7. Metade posterior fortemente voltada para baixo, especialmente na margem dorsal. Rebordo pleural retangular, levemente projetado sobre o pleurito 7.

Figura 12: *Ocypode quadrata*. A, fêmea, vista ventral. O retângulo indica a posição do tufo de cerdas entre as coxas dos pereópodes 3 e 4 (cxP3, cxP4). B, detalhe do tufo de cerdas destacado pelo retângulo em A. C, lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. A seta indica a abertura do canal pleural entre os pleuritos 6 e 7 (plt 6, plt7). D, representação esquemática de C. E, lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral. A seta indica a posição do canal pleural formado pelo afastamento entre os rebordos pleurais 6 e 7 (rpl6, rpl7). F, representação esquemática de E.

III.a.ii. *Uca (Uca) maracoani*

III.a.ii.1. Habitat e hábitos

Uca maracoani ocorre na costa atlântica das Américas Central e do Sul, desde a Venezuela até o sul do Brasil (Paraná) (Crane, 1975; Bezerra, 2012).

Esta espécie constrói galerias no infralitoral, muito próximas à linha inferior da maré, em regiões estuarinas de baías protegidas, em manguezais (Crane, 1975). Habita geralmente locais abertos, diretamente expostos à luz solar, em terrenos alagados e argilosos, de areia muito fina (Amouroux & Tavares, 2005; Masunari, 2006).

III.a.ii.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com fileira dupla de cerdas que se estendem pelo bordo da região branquiostegal: a mais externa é composta por cerdas paposas espaçadas, interrompida no ponto que a linha lateral toca a borda da carapaça. A mais interna é descontínua mas também constituída por cerdas paposas, formando tufos entre P1/P2, P2/P3 e P3/P4. A partir de P4/P5 ela cobre todo o rebordo posterior.

III.a.ii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas de P3 e P4 sub-quadradas, sendo a coxa de P3 pouco maior que a coxa de P4. Margem posterior das coxas de P2 e P3 levemente côncavas; margem anterior da coxa de P4 plana. Assim, quando justapostas, forma-se um canal apendicular semicilíndrico entre os coxopoditos 3 e 4. Cerdas distribuídas igualmente em todas as margens, sem formação de tufo distinto (Fig.13A). As coxas dos pereópodes 1-5 apresentam cerdas paposas ou papo-serradas, distribuídas dorso-ventralmente. As coxas dos pereópodes 2-5 apresentam, de maneira geral, cerdas mais concentradas nas faces anteriores.

III.a.ii.4. Pleuritos torácicos (Fig. 13B-C)

Pleurito 6 trapezoidal, pouco mais largo que o pleurito 5, sem forâmen branquial. Na porção posterodistal sofre uma depressão que forma o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, rebordo pleural tem formato abaolado, formando uma calha pleural capaz de direcionar o fluxo de água na carapaça, sob as brânquias. Em vista lateral, o rebordo é adjacente ao rebordo do pleurito 7 e não se diferencia quanto à forma.

Pleurito 7 retangular, aproximadamente tão largo quanto os pleuritos 5 e 6, sem forâmen branquial. A metade posterior é voltada para baixo, na porção proximal. Em vista dorsal, o rebordo do pleurito 7 se projeta sobre o pleurito 6, essa projeção forma a porção

superior do canal pleural (não visível na posição dorsal). A projeção desse pleurito atinge um ponto bem interno do pleurito 6, o que faz com que os rebordos desses dois pleuritos estejam emparelhados na zona da projeção. Em vista lateral, o rebordo pleural é adjacente ao rebordo do pleurito 8 e de formato semelhante.

Pleurito 8 trapezoidal, tão largo quanto o pleurito 4 e mais largo que todos os demais. Porção proximal do pleurito fortemente inclinada. Em vista dorsal, o rebordo pleural é deslocado anteriormente, ultrapassando um pouco o limite entre os pleuritos 7 e 8. Em vista lateral, é adjacente ao rebordo do pleurito 7.

III.a.iii. *Uca (Leptuca) leptodactyla*

III.a.iii.1. Habitat e hábitos

A espécie ocorre na costa ocidental do Atlântico, desde os Estados Unidos (Flórida), Antilhas, Venezuela até o sul do Brasil (estado de Santa Catarina) (Bezerra, 2012).

Habita locais de solo arenoso e salinidade alta, em praias ou na borda de manguezais, grandes baías e ilhas, sempre diretamente expostos à influência marítima. Constroem suas tocas no supralitoral, em regiões abertas e ensolaradas, e se locomovem para próximo à linha d'água onde o alimento é mais abundante (Crane, 1975).

III.a.iii.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com uma franja distinta de cerdas. Bordo da região branquiostegal apresenta duas fileiras paralelas de cerdas paposas. Sobre as coxas dos pereópodes, as cerdas se concentram, formando um pequeno tufo. A partir daí, as fileiras são interrompidas e a porção posterior do bordo da carapaça é nu.

III.a.iii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas de P3 e P4 cilíndricas, semelhantes em tamanho. Margem posterior das coxas de P2 e P3 côncavas; margem anterior das coxas de P3 e P4 planas. Assim, são formados dois canais apendiculares semicilíndricos quando esses coxopoditos são justapostos, um entre P2 e P3 e outro entre P3 e P4. Tufo de cerdas formados entre os pereópodes 3 e 4, por cerdas oriundas das coxas de P3 e P4 e do epiesternito 6 (Fig.13D). As cerdas das duas coxas estão igualmente distribuídas, com participação equivalente na formação do tufo. Cerdas do tufo são dos tipos paposa e constricta. As coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 apresentam cerdas inseridas dorso-ventralmente nas faces anterior e posterior que são, exclusivamente, do tipo paposa.

III.a.iii.4. Pleuritos torácicos (Fig. 13E-F)

Pleurito 6 trapezoidal, de largura semelhante ao pleurito 5, sem forâmen branquial. A porção posterodistal sofre uma depressão que forma o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, o rebordo do pleurito 6 forma uma calha pleural que se conecta à depressão do pleurito, formando uma passagem contínua com o canal pleural. O rebordo do pleurito 6 é deslocado anteriormente e ultrapassa o limite entre os pleuritos 5 e 6. Em vista lateral, é adjacente ao pleurito 7, com formato semelhante ao rebordo do pleurito 5. A porção anterior do rebordo se sobrepõe à porção posterior do rebordo do pleurito 5 (em vista lateral).

Pleurito 7 retangular, de largura semelhante aos pleuritos 4 e 8. Terço proximal (1/3) fortemente inclinado, estando a margem proximal praticamente vertical. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural se projeta anteriormente, encobrindo a depressão do pleurito 6. Em vista lateral, tem formato retangular. A projeção anterior chega a sobrepor levemente o rebordo de pleurito 6. Em vista lateral, o rebordo do pleurito 7 é adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 retangular, sem forâmen branquial. A porção proximal é fortemente voltada para baixo. Em vista dorsal, rebordo pleural é levemente curvado, contribuindo para o fechamento da carapaça e para a canalização da água. Em vista lateral, o rebordo pleural tem formato trapezoidal.

III.a.iv. *Uca (Leptuca) uruguayensis*

III.a.iv.1. Habitat e hábitos

Uca uruguayensis tem distribuição subtropical e temperada, ocorrendo na costa atlântica na América do Sul, desde o estado do Rio de Janeiro, no Brasil, até a Argentina, ao sul de Buenos Aires (Crane, 1975; Thurman *et al.*, 2013).

Constrói tocas no mesolitoral, logo abaixo da limite da maré alta. Podem ser encontrados em locais abertos, na margem de manguezais ou próximos a sua vegetação, ou em locais sombreados mas sempre em substratos de areia ou silte (Crane, 1975; Thurman *et al.*, 2013).

III.a.iv.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com franja conspícua de cerdas. Bordo da região branquiostegal com duas franjas paralelas de cerdas. A mais interna é contínua a franja do bordo da região pterogostomial e prossegue até o bordo posterior, se concentrando entre P3/4 de maneira a formar um pequeno tufo de cerdas papo-serradas. Na fileira mais externa, as cerdas estão dispostas mais espaçadamente que se interrompem após P3/4. Bordo posterior nu.

III.a.iv.3. Coxas dos pereópodes

Coxas de P3 e P4 sub-quadradas, semelhantes em tamanho. Margem posterior da coxa de P3 levemente côncava e margem anterior da coxa de P4 plana, formando um canal apendicular semicilíndrico entre esses dos coxopoditos, quando justapostos. Tufo distinto de cerdas presente entre os pereópodes 3 e 4, formado por cerdas oriundas das coxas de cada pereópode e do epiesternito 6 (Fig. 13G). A participação das coxas dos pereópodes na formação do tufo não é equivalente: as cerdas inseridas na coxa de P4 são mais abundantes. No tufo, as cerdas encontradas foram dos tipos papo-serrada e constrita. As coxas dos pereópodes 1, 2, e 5 apresentam cerdas inseridas dorso-ventralmente, sempre mais abundantes da face anterior, dos tipos paposa ou papo-serrada.

III.a.iv.4. Pleuritos torácicos (Fig. 13H-I)

Pleurito 6 retangular, de largura semelhante ao pleurito 5. Margem distal sofre uma depressão na porção posterior, formando o fundo do canal pleural. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural muito projetado anteriormente. Sua porção basal é abaloada formando calha pleural bem profunda conectada ao canal pleural. Em vista lateral, é

adjacente ao pleurito 7 e tem formato trapezoidal, sendo a metade posterior mais alta que a anterior. Anteriormente, é ligeiramente projetado sobre o rebordo pleurito 5.

Pleurito 7 retangular, de largura semelhante ao pleurito 4. Sem forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural se projeta sobre o pleurito 6, encobrindo a abertura do canal pleural. Deslocado anteriormente, ultrapassa o limite entre os pleuritos 6/7. Em vista lateral, tem formato retangular e é ligeiramente projetado sobre o rebordo de pl6.

Pleurito 8 trapezoidal, de largura semelhante ao pleurito 7. Porção proximal fortemente inclinada. Em vista dorsal, o rebordo não é deslocado anteriormente. Em vista lateral, tem formato trapezoidal, é adjacente ao rebordo do pleurito 6 e semelhante ao mesmo em tamanho.

Figura 13: A-C, *Uca maracoani* MZUSP 32553. D-F, *Uca leptodactyla* MZUSP 31231. G-I, *Uca uruguayensis* MZUSP 31234. (A,D,G), posição do tufo de cerdas entre os pereópodes 3 e 4 (CxP3, cxP4). Tufo ausente em *U. maracoani*. (B,E,H), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. A seta indica a abertura do canal pleural entre os pleuritos torácicos 6 e 7 (plt6, plt7). (C,F,I), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral.

III.a.v. *Uca (Minuca) burgersi*

III.a.v.1. Habitat e hábitos

A espécie apresenta distribuição disjunta em toda a costa atlântica da América, desde a Flórida até o Caribe e no Brasil, do Maranhão até Santa Catarina (Crane, 1975; Bezerra, 2012).

Ocorre em vários ambientes como praias de estuários, lagoas costeiras e manguezais, sempre em locais abrigados da ação direta do mar aberto mas com grande influência das marés. Constroem tocas em local seco, geralmente, no mesolitoral de substratos de areia fina ou lodo mas nunca são encontrados próximos ao apicum (Crane, 1975; Masunari, 2006).

III.a.v.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com franja de cerdas conspícuas que continua pelo bordo da região branquiostegal e se concentra sobre as coxas de P2/P3 e P3/P4, formando pequenos tufo compostos por cerdas papo-serradas. A partir daí, as cerdas vão gradualmente diminuindo de tamanho até o bordo posterior. Bordo da região branquiostegal apresenta uma segunda franja, mais externa, formada por cerdas do mesmo tipo mas mais esparsas, que se interrompe sobre P3/4. Bordo posterior nu.

III.a.v.3. Coxas dos pereópodes

Coxas de P3 e P4 cilíndricas, semelhantes em tamanho. Margem posterior das coxas de P2 e P3 ligeiramente côncavas; margem anterior das coxas de P3 e P4 planas. Assim, quando os coxopoditos são justapostos, são formados dois canais apendiculares semicilíndricos entre P2/P3 e P3/P4. Tufo distinto de cerdas presente entre os pereópodes 3 e 4 (Fig. 14A), formado predominantemente por cerdas oriundas das coxas de cada pereópode (a participação do epiesternito 6 é ínfima). As cerdas encontradas no tufo foram dos tipos constrita e papo-serrada. As coxas dos pereópodes 1, 2, e 5 apresentam cerdas inseridas dorso-ventralmente, sempre mais abundantes na face anterior, exclusivamente do tipo papo-serrada.

III.a.v.4. Pleuritos torácicos (Fig. 14B-C)

Pleurito 6 trapezoidal, semelhante ao pleurito 5 em largura; sem forâmen branquial. Porção posterodistal sofre uma depressão que forma o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, o rebordo pleural é deslocado anteriormente, ultrapassando um pouco o limite entre os

pleuritos 5 e 6. Sua porção basal tem formato abaolado, formando uma calha pleural conectada ao canal pleural. Em vista lateral, tem formato aproximadamente quadrado. É levemente projetado sobre o rebordo do pleurito 5 e adjacente ao rebordo do pleurito 7.

Pleurito 7 retangular, de largura semelhante aos pleuritos 4 e 8. Porção proximal ligeiramente curvada. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural muito deslocado, ultrapassa muito o limite entre os pleuritos 6 e 7. Ao mesmo tempo, se projeta sobre o pleurito 6, impedindo a visão da abertura do canal pleural nesse ângulo. Em vista lateral, tem formato retangular e é adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 retangular, pouco menos largo que o pleurito 7. Porção proximal extremamente curvada. Em vista dorsal, rebordo não é deslocado anteriormente. Em vista lateral, é arqueado, acompanhando o fechamento da carapaça.

III.a.vi. *Uca (Minuca) mordax*

III.a.vi.1. Habitat e hábitos

A espécie ocorre na costal ocidental do Atlântico, desde o Golfo do México até a região sul do Brasil (estado do Rio Grande do Sul) (Bezerra, 2012).

Ocorrem em planíces de maré na margem de manguezais e riachos, em locais de salinidade baixa e substrato lodoso, onde constroem galerias no supralitoral (Crane, 1975). São encontrados em áreas sombreadas, geralmente, associadas a brotos da vegetação de manguezal (Amouroux & Tavares, 2005).

III.a.vi.2. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-quadradas, sendo a coxa de P3 ligeiramente maior que a coxa de P4. Margem posterior das coxas de P2 e P3 ligeiramente côncavas; margem anterior das coxas de P3 e P4 planas. Assim, quando esses coxopoditos são justapostos, formam-se dois canais apendiculares semicilíndricos entre P2/P3 e P3/P4. Tufo distinto de cerdas presente entre os pereópodes 3 e 4, formado predominantemente por cerdas oriundas das coxas de cada pereópode (Fig. 14D). As cerdas presentes no tufo são majoritariamente dos tipos paposa e papo-serradas, com pouca quantidade de cerdas constrictas. As coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 apresentam cerdas inseridas na região meso-dorsal, sempre mais abundantes na face anterior, que podem ser tanto paposas como papo-serradas.

III.a.vi.3. Pleuritos torácicos (Fig. 14E-F)

Pleurito 6 trapezoidal, mais estreito que todos os demais. Forâmen branquial reduzido a um pequeno ponto, com esclerotização diferente do resto do pleurito. Porção posterior da margem distal sofre uma depressão que forma o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente ultrapassa o limite entre os pleuritos 5 e 6. Sua base recurvada forma uma calha pleural que se conecta com o canal pleural. Em vista lateral, rebordo de formato retangular e é adjacente ao rebordo do pleurito 7.

Pleurito 7 retangular, tão largo quanto o pleurito 4. Sem forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente, ultrapassa o limite entre os pleuritos 6 e 7. Ao mesmo tempo, o rebordo se projeta sobre o pleurito 6, encobrindo a abertura do canal pleural. Em vista lateral, o rebordo tem formato retangular e é adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 trapezoidal, de largura semelhante ao pleurito 5. Porção proximal fortemente inclinada. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, o rebordo pleural não é deslocado como anteriores. Em vista lateral, rebordo de formato arqueado, acompanhando o fechamento da carapaça.

III.a.vii. *Uca (Minuca) rapax*

III.a.vii.1. Habitat e hábitos

A espécie se distribui pela costa atlântica da América, desde os Estados Unidos (Flórida) até o sul do Brasil (estado de Santa Catarina) (Bezerra, 2012).

É uma espécie adaptada a vários biótipos mas ocorre comumente em manguezais e nas margens de estuários e lagoas, em substratos arenosos ou lodosos, geralmente, em locais de salinidade alta. Constrói galerias no supralitoral em locais abertos e expostos a incidência de luz solar mas também pode se encontrado entre as árvores do mangue, em locais abrigados (Thurman *et al.*, 2013).

III.a.vii.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com franja de cerdas conspícuas. Bordo da região branquiostegal com duas franjas: a mais interna é contínua a franja do bordo frontal, e se concentra sobre as coxas de P3/P4, formando pequeno tufo composto por cerdas papo-serradas. A partir daí, as cerdas vão gradualmente diminuindo de tamanho até o bordo posterior. A franja mais externa é formada por cerdas de mesmo tipo mas mais longas e esparsas, se interrompe sobre P3/P4. Bordo posterior nu.

III.a.vii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas de P3 e P4 cilíndricas, sendo a coxa de P3 ligeiramente maior que a coxa de P4. Margem posterior das coxas de P2 e P3 côncavas; margem anterior das coxas de P3 e P4 planas. Assim, formam-se dois canais apendiculares semicilíndricos entre P2/P3 e P3/P4, quando esses coxopoditos são justapostos. Tufo distinto de cerdas presente entre os pereópodes 3 e 4 (Fig. 14G), formado por cerdas oriundas das coxas de cada pereópode e do epiesternito 6, com participação equivalente das cerdas oriundas das duas coxas. As cerdas presentes no tufo são dos tipos paposa, papo-serradas ou constrictas. Coxas dos pereópodes 1 e 2 apresentam cerdas papo-serradas inseridas dorso-ventralmente, mais abundantes na face anterior. A coxa do pereópode 5 só apresenta cerdas na porção dorsal da face anterior, junto ao rebordo pleural, também do tipo papo-serrada.

III.a.vii.4. Pleuritos torácicos (Fig .14H-I)

Pleurito 6 retangular, pouco mais largo que o pleurito 5. Forâmen branquial reduzido a uma cicatriz, levemente menos esclerotizada que o restante do pleurito. Porção posterior da margem distal sofre uma depressão formando o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, é possível perceber que o formato abaolado do rebordo pleural forma uma calha pleural, capaz de direcionar o fluxo de água na carapaça, sob as brânquias. Em vista lateral, o rebordo é adjacente ao rebordo do pleurito 7 e tem tamanho semelhante a todos os posteriores.

Pleurito 7 retangular, aproximadamente tão largo quanto os pleuritos 5 e 6. Metade posterior é voltada para baixo, especialmente na porção proximal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural se projeta sobre o pleurito 6, encobrendo a abertura canal pleural. Em vista lateral, é adjacente ao rebordo do pleurito 8, tem formato trapezoidal e tamanho semelhante aos rebordos dos pleuritos 6 e 8.

Pleurito 8 trapezoidal, mais estreito que o pleurito 4 mas mais largo que os demais. Fortemente inclinado, especialmente na porção proximal. Em vista dorsal, rebordo pleural é ligeiramente deslocado, ultrapassando muito pouco o limite entre pleuritos 7/8. Em vista lateral, é arqueado e adjacente ao rebordo do pleurito 7.

Figura 14: A-C, *Uca burgersi* MZUSP 32543. D-F, *Uca mordax* MZUSP 32562, 32559. G-I, *Uca rapax* MZUSP 32518, 32520. (A,D,G), posição do tufo de cerdas entre os pereópodos 3 e 4 (CxP3, cxP4). (B,E,H), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. A seta indica a abertura do canal pleural entre os pleuritos torácicos 6 e 7 (plt6, plt7). (C,F,I), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral.

III.a.viii. *Uca (Minuca) thayeri*

III.a.viii.1. Habitat e hábitos

A espécie se distribui na costa do Atlântico ocidental tropical e subtropical, na costa dos Estados Unidos (Flórida), México e Caribe até o sul do Brasil (estado de Santa Catarina) (Crane, 1975; Thurman *et al.*, 2013).

É tipicamente encontrado em margens de manguezais, em terrenos de substrato lodoso, com altas porcentagens de silte e argila e rico em matéria orgânica (Masunari, 2006). Constrói suas galerias no entre marés, em regiões alagadas e sombreadas, frequentemente associadas às raízes de manguezais (Crane, 1975; Thurman *et al.*, 2013).

III.a.viii.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com franja de cerdas que se prolonga por todo o bordo da região branquiostegal. No bordo branquiostegal, as cerdas se concentram sobre as coxas de P3 e P4 formando um pequeno tufo composto por cerdas paposas e papo-serradas. A partir daí, vão progressivamente diminuindo de tamanho até o bordo posterior, que não apresenta cerdas.

III.a.viii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 cilíndricas, semelhantes em tamanho. Margem posterior das coxas de P2 e P3 ligeiramente côncavas; margem anterior das coxas de P3 e P4 planas. Assim, quando esses coxopoditos são justapostos, formam-se dois canais apendiculares semicilíndricos entre P2/P3 e P3/P4. Tufo de cerdas discreto presente entre os pereópodes 3 e 4 (Fig. 15A), formado por cerdas oriundas das coxas desses pereópodes e do epiesternito 6. Excepcionalmente, *U. thayeri* não apresentou cerdas constritas no tufo de cerdas, que é composto apenas por cerdas paposas e papo-serradas. As coxas dos pereópodes 1 e 2 apresentam cerdas distribuídas dorso-ventralmente, também dos tipos paposa e papo-serrada.

III.a.viii.4. Pleuritos torácicos (Fig. 15B-C)

Pleurito 6 trapezoidal, tão largo quanto o pleurito 5, sem forâmen branquial. Porção posterior distal sofre uma depressão que forma o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, rebordo pleural é deslocado anteriormente, ultrapassa um pouco o limite entre os pleuritos 5 e 6. Porção basal do rebordo pleural forma uma calha pleural que se conecta com o canal

pleural. Em vista lateral, tem formato aproximadamente quadrado, quase tão largo quanto comprido. É um pouco mais alto e adjacente ao rebordo do pleurito 7.

Pleurito 7 retangular, tão largo quanto o pleurito 4. Ligeiramente inclinado, especialmente na porção proximal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, o rebordo pleural ultrapassa muito o limite entre os pleuritos 6 e 7, projetado sobre o pleurito 6. Em vista lateral, tem formato retangular, mesmo tamanho e adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 trapezoidal, pouco mais largo que os pleuritos 4 e 7. Fortemente inclinado, especialmente na porção proximal. Em vista dorsal, o rebordo não é deslocado anteriormente, como os anteriores. Em vista lateral, rebordo de formato arqueado, contribuindo para a canalização da água.

III.a.ix. *Uca (Minuca) victoriana*

III.a.ix.1. Habitat e hábitos

U. victoriana é a única espécie do gênero endêmica da costa brasileira, ocorrendo desde o Ceará até São Paulo (Thurman *et al.*, 2013).

Ocorre em manguezais de solo lodoso ou arenoso, em salinidades medianas ou baixas. Constrói tocas em áreas abertas, expostas à incidência direta de luz solar, na região parcialmente alagada do entre marés (Castiglioni *et al.*, 2010; Thurman *et al.*, 2013).

III.a.ix.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com franja de cerdas conspicuas. Bordo da região branquiostegal com duas franjas: a mais interna é contínua com a franjado bordo pterogostomial e se concentra sobre as coxas de P3/P4, formando um pequeno tufo de cerdas papo-serradas. A partir daí, as cerdas vão gradualmente diminuindo de tamanho até o bordo posterior. A franja mais externa é formada por cerdas de mesmo tipo mas mais esparsas, se interrompe sobre a coxa de P3/P4. Bordo posterior com cerdas bem curtas.

III.a.ix.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, sendo a coxa de P3 ligeiramente maior que a coxa de P4. Margem posterior das coxas de P2 e P3 côncava; margem anterior das coxas de P3 e P4 planas. Assim, quando esses coxopoditos são justapostos, formam-se dois canais apendiculares semicilíndricos entre P2/P3 e P3/P4. Tufo distinto de cerdas presente entre os pereópodes 3 e 4 (Fig. 15D), formado por cerdas oriundas das coxas de cada pereópode e do epiesternito 6. As cerdas inseridas na face anterior da coxa de P4 são mais abundantes. O tufo pode apresentar cerdas dos tipos constricta, paposa ou papo-serrada. As coxas 1, 2, e 5 apresentam cerdas inseridas dorso-ventralmente, sempre mais abundantes na face anterior, dos tipos paposa ou papo-serrada.

III.a.ix.4. Pleuritos torácicos (Fig. 15E-F)

Pleurito 6 retangular, mais estreito que todos os demais. Não apresenta forâmen branquial. Na margem distal, a porção posterior sofre uma depressão que forma o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, rebordo pleural tem formato abaolado na porção basal, formando uma calha pleural que se conecta com o canal pleural. Em vista lateral, rebordo apresenta formato retangular e é pouco mais alto que os demais. Adjacente aos rebordos dos pleuritos 4 e 6.

Pleurito 7 retangular, mais largo que os pleuritos 5 e 6, pouco menos largo que os pleuritos 4 e 8. Metade posterior inclinada, especialmente na porção proximal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, o rebordo pleural se projeta sobre o pleurito 6, cobrindo a entrada do canal pleural. Em vista lateral, rebordo apresenta formato retangular e é adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 trapezoidal de largura semelhante ao pleurito 4. Pleurito fortemente inclinado, especialmente na porção proximal. Em vista dorsal, rebordo pleural ultrapassa um pouco o limite entre os pleuritos 7/8. Em vista lateral, é arqueado, com margem dorsal levemente voltado para fora.

III.a.x. *Uca (Minuca) vocator*

III.a.x.1. Habitat e hábitos

A espécie ocorre na costa ocidental do oceano Atlântico, entre os Estados Unidos (Texas) até o sudeste do Brasil (São Paulo) (Thurman *et al.*, 2013).

Constrói galerias em substrato úmido, geralmente, entre a vegetação do mangue. É comumente encontrado em substratos lodosos e ricos em matéria orgânica, em ambientes de baixa salinidade (Crane, 1975; Thurman *et al.*, 2013).

III.a.x.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com franja conspícua de cerdas. Bordo da região branquiostegal com duas franjas paralelas de cerdas paposas. A mais interna é contínua a franja do bordo pterogostomial e prossegue até o bordo posterior, se concentrando entre as coxas de P3/P4, de maneira a formar um pequeno tufo. A mais externa, é formada por cerdas mais espaçadas, é interrompida sobre as coxas de P3/P4. Bordo posterior com cerdas bem curtas.

III.a.x.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-quadradas, semelhantes em tamanho. Margem posterior das coxas de P2 e P3 côncavas; margem anterior das coxas de P3 e P4 planas. Assim, quando esses coxopoditos são justapostos, formam-se dois canais apendiculares semicilíndricos entre P2/P3 e P3/P4. Tufo distinto de cerdas presente entre os pereópodes 3 e 4 (Fig. 12G), formado por cerdas oriundas predominantemente das coxas de cada pereópode, com pouca participação do epiesternito 6. As cerdas inseridas na face posterior da coxa de P3 são mais abundantes na porção ventral, enquanto as inseridas na face anterior da coxa de P4 são mais abundantes na sua porção distal. O tufo é constituído por cerdas paposas. Assim como *U. thayeri*, *U. vocator* não apresenta cerdas constrictas no tufo mas conta com cerdas semelhantes: de lúmen largo mas sem constrições. As coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 apresentam cerdas distribuídas dorso-ventralmente, concentradas nas faces anteriores., dos tipos paposa ou papo-serradas.

III.a.x.4. Pleuritos torácicos (Fig. 15H-I)

Pleurito 6 trapezoidal. Não apresenta forâmen branquial. Porção posterior da margem distal sofre uma depressão, formando o fundo do canal pleural. Em vista dorsal, o rebordo pleural forma uma calha pleural devido ao formato abaolado de sua porção basal. Em vista

lateral, tem formato quadrangular, é adjacente ao rebordo do pleurito 7 mas sua porção posterior toca a coxa 4.

Pleurito 7 retangular, mais largo que os pleuritos 5 e 6. Pleurito levemente inclinado, especialmente na porção proximal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural é deslocado anteriormente, ultrapassando bastante o limite entre os pleuritos 6 e 7 e se projetando sobre o pleurito 6. Em vista lateral, tem formato retangular e é adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 trapezoidal, tão largo quanto o pleurito 8. Pleurito bastante inclinado, especialmente na porção proximal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural é ligeiramente deslocado anteriormente, ultrapassando um pouco o limite entre os pleuritos 7 e 8. Em vista lateral, rebordo é arqueado e tem o ápice ligeiramente curvado para fora.

Figura 15: A-C, *Uca thayeri* MZUSP 32540, 32542. D-F, *Uca victoriana* MZUSP 20893, 32554. G-I, *Uca vocator* MZUSP 32510. (A,D,G), posição do tufo de cerdas entre os pereópodes 3 e 4 (CxP3, cxP4). (B,E,H), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. A seta indica a abertura do canal pleural entre os pleuritos torácicos 6 e 7 (plt6, plt7). (C,F,I), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral.

III.b. Ucididae

III.b.i. *Ucides cordatus*

III.b.i.1. Habitat e hábitos

A espécie se distribui pela costa do Atlântico ocidental desde a Flórida (EUA) até o sul do Brasil, incluindo as ilhas do Caribe (Willians, 1978; Melo, 1998).

É a maior espécie de Ocypodoidea, caracterizado pela carapaça globulosa e lisa, quelípodos desiguais em ambos os sexos. Não possuem tufo distinto de cerdas nos pereópodes mas todas as coxas são extremamente cerdas (Melo, 1996).

Constrói tocas entre o infra e o supralitoral, em áreas pantanosas, geralmente associadas às raízes de árvores de manguezal, em especial *Rhizophora mangle*. As galerias são largas mas relativamente rasas, descem em direção ao lençol freático e podem ter entradas múltiplas. Pode também ocupar galeria de outras espécies como *Cardisoma* spp., *Uca* spp. ou *Goniopsis cruentata*. (Hartnoll, 1988). Durante a maré alta, permanecem no interior das galerias, saindo para forragear assim que a maré baixa, durante o dia, predominantemente (Nordhaus *et al.*, 2009).

III.b.i.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com franja bastante espessa de cerdas. Bordo da região branquiostegal com fileira composta de cerdas paposas ou papo-serradas, muito curtas sobre as coxas e muito longas nos pontos em que a carapaça se insere entre as coxas de P1/P2, P2/P3, P3/P4 e P4/P5. Bordo posterior com fileira de cerdas curtas.

III.b.i.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 2, 3, 4 e 5 subquadradas. Coxas dos pereópodes 1 – 5 com cerdas na região meso-dorsal da face anterior. Na face posterior, cerdas estão organizadas em franja na porção dorsal. Em qualquer posição, as cerdas podem ser dos tipos paposa ou papo-serrada.

III.b.i.4. Pleuritos torácicos (Fig. 16)

Pleurito 5 trapezoidal, pouco mais largo que o pleurito 6. Forâmen branquial distal, toca a porção posterior do rebordo pleural. Formato oval, com maior eixo praticamente da mesma largura que o pleurito e bordas muito projetadas em toda a circunferência. Em vista dorsal, rebordo pleural tem base abaloada formando uma calha pleural; a porção basal é

voltada para o interior da câmara branquial e toca a margem projetada do forâmen, cobrindo a calha pleural na porção posterior. Em vista lateral, rebordo bilobado, sendo o lobo posterior maior que anterior e o espaço entre os dois em formato de ‘U’. É separado do rebordo do pleurito 6 e o espaço entre os dois é fechado por um dente na borda da carapaça.

Pleurito 6 trapezoidal, mais estreito que os demais. Forâmen branquial não funcional (não há inserção de brânquias, o forâmen é coberto por uma membrana), posicionado na porção distal mas distanciado do rebordo pleural. Tem formato oval, com eixo maior de praticamente a mesma largura que o pleurito. Em vista dorsal, rebordo pleural tem porção basal abalada formando uma calha pleural muito profunda entre o rebordo e o forâmen branquial. Em vista lateral, rebordo é bilobado, sendo o lobo posterior muito maior que anterior. A porção posterior é arqueada e toca a porção dorsal do rebordo do pleurito 7, apesar de estarem separados na porção basal.

Pleurito 7 retangular, pouco mais largo que o pleurito 5. Porção proximal do pleurito fortemente inclinada. Sem forâmen branquial. Apresenta uma calha pleural mas ela não é formada pelo rebordo como as demais mas por uma depressão do próprio pleurito. Na porção posterior, essa calha pleural se intensifica e sofre uma ligeira depressão. Em vista dorsal, rebordo pleural tem a porção anterior bem mais alargada que a posterior e se projeta sobre pleurito 6. Porção posterior delgada e arqueada, se dobra sobre a calha pleural e toca o a porção posterior do próprio pleurito. Em vista lateral, tem formato aproximadamente trapezoidal com porção posterior côncava. Rebordo separado do rebordo de pleurito 8.

Pleurito 8 trapezoidal, tão largo quanto o pleurito 4 mas muito menor (em comprimento) que os demais. Pleurito muito inclinado, em toda a sua extensão. Sem forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo muito reduzido, limitado a uma ponta anterior que acompanha o limite entre os pleuritos 7/8. Em vista lateral, reduzido a uma ponta anterior de formato aproximadamente quadrangular.

Figura 16: *Ucides cordatus*. A, lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. As setas indicam os canais pleurais formados entre os rebordos dos pleuritos torácicos 5-6, 6-7 e 7-8 (plt5, plt6, plt7, plt8). B, lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral.

III.c. Grapsidae

III.c.i. *Grapsus grapsus*

III.c.i.1. Habitat e hábitos

Grapsus grapsus ocorre no Atlântico ocidental, desde a costa leste dos EUA até o sudeste do Brasil (Espírito Santo), incluindo Fernando de Noronha, Atol das Rocas e Trindade (Melo, 1996).

É comum em costões rochosos, especialmente os expostos a ação das ondas regularmente e, frequentemente, encontrados em ilhas. São ativos tanto de dia como de noite mas alcançam maiores distâncias do mar apenas durante o dia (Hartnoll, 1965).

III.c.i.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com fileira conspícua de cerdas curtas que se estende pelo bordo da região branquiostegal até o ponto sobre o quarto pereópode. Bordo branquiostegal também conta com cerdas simples nos pontos entre as coxas de P1/P2, P2/P3 e P3/P4. A partir de P4, o bordo lateral e o posterior são completamente nus.

III.c.i.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 quadradas, semelhantes em tamanho. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas, sem formação de canal apendicular. Sem formação de tufo. Cerdas presentes entre todas as coxas, distribuídas dorso-ventralmente. As cerdas de *Grapsus grapsus* podem ser tanto papo-serradas como cerdas simples com dentículos no ápice como aquelas encontradas no tufo de *Johngarthia lagostoma*.

III.c.i.4. Pleuritos torácicos (Fig. 17A-B)

Pleurito 5 com formato triangular, é o mais estreito de todos. Forâmen branquial distal, de formato circular, com diâmetro de mais da metade do pleurito. Deslocado anteriormente, toca o limite entre os pleuritos 4 e 5. Bordas projetadas na metade proximal. Em vista dorsal, rebordo pleural reduzido, deslocado anteriormente, ultrapassando o limite entre os pleuritos 4/5. Em vista lateral, rebordo aproximadamente retangular, com porção anterior mais alta que a porção posterior, pontiaguda. Adjacente ao rebordo do pleurito 6.

Pleurito 6 trapezoidal, pouco mais largo que os pleuritos 4 e 7, menos largo que o pleurito 8. Forâmen branquial posicionado na porção distal, deslocado anteriormente, tocando o limite dos pleuritos 5 e 6. Tem formato circular, com diâmetro correspondente a 1/3 da

largura do pleurito. Bordas não se projetam em nenhum ponto. Em vista dorsal, o rebordo é reduzido e deslocado anteriormente, chegando ao limite dos pleuritos 5 e 6 mas não ultrapassando o mesmo. Em vista lateral, tem formato semelhante ao rebordo anterior mas é menor em tamanho. Sua margem posterior toca a coxa de P4.

Pleurito 7 trapezoidal, de largura semelhante ao pleurito 4. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo reduzido, deslocado anteriormente, tocando o limite entre os pleuritos 6 e 7. Em vista lateral, rebordo muito reduzido.

II.c.ii. *Geograpsus lividus*

III.c.ii.1. Habitat e hábitos

G. lividus ocorre no Atlântico ocidental, desde a costa da Flórida (EUA) até o Brasil (do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul) (Rathbun, 1918; Melo, 1998).

Entre as quatro espécies do gênero, *G. lividus* é uma das menos adaptadas ao ambiente terrestre. Habita a zona entre marés, com preferência pela região próxima à arrebentação das ondas. Tem hábito noturno, quando forrageiam próximo à linha da maré. Durante o dia, permanecem abrigados entre rochas, cascalho grosso ou mesmo entre detritos úmidos (Hartnoll, 1965).

III.c.ii.2. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 quadradas, sendo a coxa de P3 consideravelmente maior que P4. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas, sem formação de canal apendicular. Tufo distinto formado entre P3 e P4, com cerdas oriundas das coxas dos pereópodes, com participação equivalente das cerdas oriundas das duas coxas mas sem participação do epiesternito 6 (Fig. 17C). Coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 com cerdas dispostas dorso-ventralmente, mais abundantes da face posterior. Todas as cerdas (incluindo as do tufo) são dos tipos paposa ou papo-serrada.

III.c.ii.3. Pleuritos torácicos (Fig. 17D-E)

Pleurito 5 triangular, tão largo quanto o pleurito 6, ambos menos largos que o pleurito 7. Na porção distal, apresenta forâmen branquial oval com o eixo-maior ocupando metade da largura do pleurito. Suas bordas são projetadas na margem proximal, enquanto a margem distal toca o rebordo pleural. Porção distal do pleurito é superdesenvolvida e se projeta sobre o pleurito 6 e seu rebordo sem formar canal pleural. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente, ultrapassa o limite entre os pleuritos 4 e 5. Em vista lateral, é adjacente ao rebordo do pleurito 6 e tem formato aproximadamente retangular sendo a metade anterior levemente mais alta.

Pleurito 6 retangular, de largura semelhante ao pleurito 5. Na porção distal, apresenta forâmen branquial circular, deslocado anteriormente tocando o limite entre os pleuritos 5 e 6. Seu diâmetro é um pouco menor que $\frac{1}{2}$ da largura do pleurito. As bordas são bem projetadas, especialmente nas porções proximal e posterior. A porção distal do pleurito sofre uma depressão junto ao limite com o pleurito 7, formando a porção basal do canal pleural. Em vista dorsal, rebordo pleural reduzido, com a porção anterior deslocada, ultrapassando o limite

anterior do pleurito. Em vista lateral, tem formato semelhante ao rebordo do pleurito 5, com a porção posterior adjacente ao rebordo do pleurito 7.

Pleurito 7 trapezoidal, ligeiramente maior que os pleuritos 5 e 6, menor que os pleuritos 4 e 8. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo plural pouco desenvolvido mas se projeta sobre o pleurito 6, encobrindo a abertura do canal pleural. Em vista lateral, rebordo é muito reduzido, limitado à porção anterior.

Figura 17: A-B, *Grapsus grapsus* MZUSP 32567. C-E, *Geograpsus lividus* MZUSP 18902, 32574. (A,D), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. A seta indica a abertura do canal de Müller entre os rebordos dos pleuritos torácicos 6 e 7 (rpl6, rpl7). (B,E), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral. (C), localização do tufo de cerdas entre os pereópodos 3 e 4 (cxP3, cxP4) em *G. lividus*.

III.c.iii. *Goniopsis cruentata*

III.c.iii.1. Habitat e hábitos

A espécie se distribui nas duas costas do oceano Atlântico, desde o sul da Flórida (EUA) até o sul do Brasil (Santa Catarina), na costa ocidental, e entre Senegal e Angola, na costa oriental (Melo, 1998).

Ocupa diversos microhabitats em manguezais, normalmente a região do supra e mesolitoral. Pode ser encontrado em solo lamoso ou arenoso ou até nas raízes e troncos das árvores de mangue, sendo considerado semi-arborícola. Entretanto, não constrói suas próprias tocas; geralmente, ocupa galerias construídas por outras espécies. São mais ativos durante o dia quando são frequentemente avistados se alimentando de propágulos e folhas de mangue, além de caranguejos menores (Hartnoll, 1965).

III.c.iii.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com fileira conspícua de cerdas que se estende pelo bordo da região branquiostegal até o encaixe com P2. O bordo branquiostegal apresenta duas fileiras de cerdas. A fileira interna se torna mais concentrada no ponto da carapaça que se insere sobre as coxas de P3/P4, formando um pequeno tufo de cerdas paposas. A partir desse ponto, o bordo lateral e o posterior são nus.

III.c.iii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, semelhantes em tamanho. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas, sem formação de canal apendicular. Tufo discreto formado entre os pereópodes 3 e 4 (Fig. 18A), com participação equivalente das cerdas oriundas das coxas de P3 e P4. As cerdas encontradas no tufo podem ser dos tipos ser paposas ou simples (como *Johngarthia*). As coxas dos pereópodes 1 e 2 apresentam cerdas concentradas na região basal da face posterior enquanto na coxa do pereópode 5, elas estão localizadas na porção dorsal da face anterior. Essas cerdas podem ser dos tipos paposa ou papo-serrada.

III.c.iii.4. Pleuritos torácicos (Fig. 18B-C)

Pleurito 5 trapezoidal, mais estreito que todos os demais. Forâmen branquial circular, com diâmetro de aproximadamente metade da largura do pleurito. Sem projeção das bordas em nenhum ponto. Em vista dorsal, o rebordo pleural é deslocado anteriormente, tocando o

pleurito 4. Em vista lateral, rebordo bem reduzido, se limitando a uma ponta triangular anterior, adjacente ao rebordo do pleurito 6.

Pleurito 6 trapezoidal, de largura semelhante ao pleurito 7. Forâmen branquial distal, circular, com diâmetro de cerca de $\frac{1}{4}$ da largura do pleurito. Forâmen deslocado anteriormente, toca o limite entre os pleuritos 5 e 6 e apresenta bordas projetadas na metade proximal. Em vista dorsal, o rebordo pleural deslocado anteriormente, ultrapassando ligeiramente o limite entre os pleuritos 5 e 6. Em vista lateral, tem formato semelhante ao rebordo anterior mas é menor. Na porção posterior, não é adjacente ao rebordo seguinte mas toca a margem da coxa de P4.

Pleurito 7 trapezoidal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo deslocado anteriormente, ultrapassando consideravelmente o limite entre os pleuritos 6 e 7. Em vista lateral, tem formato semelhante aos rebordos 5 e 6 mas é ainda mais reduzido.

III.c.iv. *Pachygrapsus transversus*

III.c.iv.1. Habitat e hábitos

Pachygrapsus transversus ocorre no Pacífico Oriental (da Califórnia até o Peru), no Atlântico Oriental (desde as Ilhas do Cabo Verde até Angola), no Mar Mediterrâneo e no Atlântico Ocidental – costa leste dos EUA, Antilhas, costa norte da América do Sul, Brasil (desde o Ceará até o Rio Grande do Sul e na Ilha de Trindade) e Uruguai (Melo, 1998).

Habita toda a região do entre marés (especialmente o mesolitoral) de costões rochosos, bancos de ostras e manguezais. Não constrói tocas, sendo encontrado sobre rochas ou entre suas fendas e sobre troncos ou madeira podre. Tem hábito diurno e sua alimentação é onívora, constituída principalmente de algas e restos de animais (Hartnoll, 1965; Ogawa, 1977).

III.c.iv.2. Carapaça

Bordos da região pterogostomial e da região branquiostegal com franja contínua de cerdas paposas. No bordo branquiostegal, as cerdas vão se tornando cada vez mais densas até o ponto entre as coxas de P4/P5, formando um tufo. A partir desse ponto, os bordos lateral e posterior são nus.

III.c.iv.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-quadradas, sendo a coxa de P3 ligeiramente maior que a coxa de P4. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas, sem formação de canal apendicular. Tufo distinto formado entre os pereópodes 3 e 4 (Fig. 18D), formado por cerdas oriundas apenas das coxas desses apêndices, sendo as cerdas provenientes da coxa de P4 mais abundantes. As cerdas do tufo podem ser paposas ou papo-serradas. Coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 com cerdas paposas distribuídas dorso-ventralmente.

III.c.iv.4. Pleuritos torácicos (Fig. 18E-F)

Pleurito 5 trapezoidal, tão largo quanto o pleurito 6 e mais largo que o pleurito 7. Forâmen branquial distal, aproximadamente circular cujo diâmetro é cerca da metade da largura do pleurito. Suas bordas são rígidas e projetadas, principalmente a porção proximal. Está deslocado anteriormente, tocando o limite entre os pleuritos 5 e 6. Em vista dorsal, rebordo pleural reduzido, limitado à porção anterior do pleurito. Em vista lateral, rebordo reduzido, aproximadamente triangular. Adjacente ao rebordo do pleurito 6.

Pleurito 6 trapezoidal, de largura semelhante ao pleurito 5. Forâmen branquial circular, distal, deslocado anteriormente, com pelo menos metade do tamanho do anterior.

Bordas pronunciadas mas não propriamente rígidas. Em vista dorsal, rebordo pleural se limita a uma ponta anterior que se encontra no limite entre os pleuritos 5 e 6. Em vista lateral, rebordo reduzido, de formato semelhante ao rebordo do pleurito 5.

Pleurito 7 retangular, mais estreito que os demais. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, o rebordo pleural é reduzido e deslocado anteriormente, ultrapassando muito o limite entre os pleuritos 6 e 7. Em vista lateral, a porção anterior é recurvada, formando um arco.

Figura 18: A-C, *Goniopsis cruentata* MZUSP 31226, 32533. D-F, *Pachygrapsus transversus* MZUSP 25915, 32503. Tufo de cerdas e esqueleto axial de Grapsidae. (A,D), localização do tufo de cerdas entre os pereópodes 3 e 4 (cxP3, cxP4) (B,E), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. (C,F), lado direito do cefalotórax, vista lateral. A-C, *Goniopsis cruentata* MZUSP 31226, 32533. D-F, *Pachygrapsus transversus* MZUSP 25915, 32503.

III.d. Gecarcinidae

III.d.i. *Cardisoma guanhumi*

III.d.i.1. Habitat e hábitos

A espécie ocorre nas zonas tropical e subtropical do Atlântico ocidental, desde a Flórida (EUA) até o sul do Brasil (São Paulo), incluindo as ilhas do Caribe e Bermudas (Hartnoll, 1988; Melo, 1998).

Habita o supralitoral, geralmente a zona do apicum, podendo chegar a quilômetros da linha do mar. Constrói galerias em substrato consolidado, onde se mantêm durante a maior parte do dia, saindo para forragear preferencialmente ao amanhecer e ao entardecer. As galerias são profundas, podendo chegar até 2 metros, com entradas largas. De início, são oblíquas ou horizontais mas se tornam verticais nas porções mais profundas até alcançarem o lençol freático, onde terminarem em um grande bolsão que pode acumular água doce ou salobra (Herreid & Gifford, 1963).

Onívoros, sua alimentação é constituída principalmente por folhas de árvores do mangue mas também coletam frutas e pequenos animais que estejam próximos à abertura da toca. Muitas vezes, a construção da toca é feita propositalmente próximas às árvores de que se alimentam (Herreid, 1963).

É uma espécie muito bem adaptada à vida em ambiente terrestre, podendo sobreviver por um tempo prolongado sem acesso ao ambiente aquático, contanto que o ambiente seja úmido (Gifford, 1962). Apesar disso, a fase larvar é planctônica, de vida livre, passando por 5 estágios zoé antes de retornar ao estuário, já como megalopa (Silva & Oshiro, 2002).

III.d.i.2. Carapaça:

Cerdas abundantes presentes na região pterogostomial. Os bordos frontal, lateral e posterior da carapaça contam com cerdas muito pequenas em toda a sua extensão.

III.d.i.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, sendo a coxa de P4 ligeiramente maior que a coxa de P3. Margem posterior da coxa de P3 côncava e margem anterior da coxa de P4 plana, formando um canal apendicular semicilíndrico quando esses coxopoditos são justapostos. Não apresenta tudo distinto de cerdas entre os pereópodes. Coxas dos pereópodes 1-5 pouco cerdosas mas com cerdas simples escassas concentradas na porção central das faces anteriores.

III.d.i.4. Pleuritos torácicos (Fig.1 9A-B)

Pleurito 5 triangular, praticamente da mesma largura que o pleurito 6. Forâmen branquial distal, oval com eixo-maior ocupando mais que a metade da largura do pleurito. Deslocado anteriormente, encosta o limite entre os pleuritos 4 e 5. Bordas projetadas em toda a circunferência. Em vista dorsal, rebordo pleural forma uma calha pleural devido à forma abaloada na porção basal. É deslocado anteriormente, ultrapassando o limite entre os pleuritos 4 e 5. Em vista lateral, rebordo é muito desenvolvido, de formato irregular, com entalhe formado sobre a articulação coxo-pleural. Margem posterior adjacente ao rebordo do pleurito 6.

Pleurito 6 retangular, com a mesma largura que o pleurito 5 mas menos largo que os demais. Forâmen branquial distal, circular, com diâmetro pouco menor que a metade da largura do pleurito. Anteriormente, a borda do forâmen é fusionada com o limite entre os pleuritos 5 e 6 mas não é projetada em nenhum ponto. Em vista dorsal, o rebordo pleural forma uma calha pleural pelo formato abaolado da sua porção basal. A porção dorsal é voltada para dentro, contribuindo para a formação da calha pleural. Em vista lateral, rebordo de formato aproximadamente retangular, bastante desenvolvido. Porção posterior é adjacente ao rebordo do pleurito 7.

Pleurito 7 aproximadamente retangular, mais largo que os pleuritos 5 e 6 e menos largo que o pleurito 8. Porção proximal inclinada. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural forma uma calha pleural, da mesma maneira que nos dois pleuritos anteriores. Em vista lateral, apresenta formato retangular, ainda mais desenvolvido que os rebordos de pleuritos 5 e 6, adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 trapezoidal, menos largo que todos. Pleurito inclinado em toda a sua extensão. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo forma calha pleural muito bem marcada devido ao seu formato abaolado na porção basal. Em vista lateral, rebordo apresenta formato de arco, é o mais desenvolvido de todos.

III.d.ii. *Johngarthia lagostoma*

III.d.ii.1. Habitat e hábitos

Johngarthia lagostoma ocorre exclusivamente em ilhas oceânicas de Fernando de Noronha (PE), Atol das Rocas (RN) e Trindade (ES), no Atlântico ocidental, e na Ilha de Ascensão, no Atlântico central (Manning & Chace, 1990; Hartnoll *et al.*, 2006).

Ocupa o supralitoral, geralmente locais protegidos por vegetação, onde constrói galerias profundas (1-3 metros). É ativo, principalmente, à noite mas também pode ser visto fora da galeria durante o dia, após períodos de chuva. Sua alimentação é constituída, majoritariamente, por componentes vegetais mas também pode conter elementos animais como ovos de aves e filhotes de tartarugas marinhas (Manning & Chace, 1990; Hartnoll *et al.*, 2006).

III.d.ii.2. Carapaça:

Bordo da região pterogostomial sem franja conspícua de cerdas mas com cerdas simples curtas e esclerotizadas que se estendem pelo bordo lateral com ligeira concentração entre P4/5.

III.d.ii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, sendo a coxa de P3 maior que a coxa de P4. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas, sem formação de canal apendicular. Tufo ventral formado no abdômen, com participação do epiesternito 8 e dos primeiros segmentos abdominais. As coxas dos pereópodes 1-5 apresentam cerdas esparsas nas faces anterior e posterior. Independente do local, as cerdas são simples, mas extraordinariamente grandes.

III.d.ii.4. Pleuritos torácicos (Fig. 19C-D)

Pleurito 5 triangular, aproximadamente tão largo quanto o pleurito 6. Forâmen branquial distal, oval com diâmetro de cerca de $\frac{3}{4}$ da largura do pleurito. Forâmen é deslocado anteriormente, a borda quase toca o limite entre os pleuritos 4 e 5. Bordas não são pronunciadas. Em vista dorsal, o rebordo pleural é abaolado na porção basal formando uma calha pleural transversal. O rebordo é deslocado anteriormente, tocando a margem do pleurito 4. Em vista lateral, rebordo adjacente ao rebordo do pleurito 6 e tem formato trapezoidal, com a porção posterior mais alta que a anterior.

Pleurito 6 retangular, de largura semelhante ao pleurito 5, pouco menos largo que o pleurito 7. Pleurito levemente inclinado em toda a sua extensão. Forâmen branquial distal, circular de diâmetro pouco menor que $\frac{1}{2}$ da largura do pleurito, localizado na porção anterior (toca o limite entre os pleuritos 5 e 6). Bordas proximais do forâmen ligeiramente projetadas. Em vista dorsal, rebordo pleural apresenta a porção dorsal voltada pra dentro e a porção basal abaloada, formando calha pleural. É deslocado anteriormente, ultrapassa o limite entre os pleuritos 5 e 6. Em vista lateral, tem formato aproximadamente retangular, mais desenvolvido que o rebordo do pleurito 5 e menos desenvolvido que o rebordo do pleurito 7, mas adjacente a ambos.

Pleurito 7 retangular, pouco mais largo que todos os outros, exceto o pleurito 4. Pleurito levemente inclinado. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural muito desenvolvido e deslocado anteriormente (ultrapassa bastante o limite entre os pleuritos 6 e 7). Em vista lateral, é adjacente ao rebordo do pleurito 8 e tem formato retangular.

Pleurito 8 trapezoidal, pouco mais largo que os pleuritos 5 e 6. Pleurito fortemente inclinado em toda a sua extensão. Rebordo pleural muito desenvolvido. Em vista dorsal, forma calha pleural bem marcada e está deslocado anteriormente, ultrapassando o limite entre os pleuritos 7 e 8. Porção dorsal do rebordo é bastante curvada para dentro, reforçando a passagem formada pela calha pleural. Em vista lateral, rebordo é recurvado (formando um arco), consideravelmente maior que os demais.

Figura 19: A-B, *Cardisoma guanhumi* MZUSP 32589. C-D, *Johngarthia lagostoma* MZUSP 32563. (A,C), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. (B,D), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral.

III.e.i. *Sesarma rectum*

III.e.i.1. Habitat e hábitos

Sesarma rectum ocorre na costa atlântica da América do Sul, desde a Venezuela até o sul do Brasil (estado de Santa Catarina) (Abele, 1992; Melo 1996).

Habita áreas estuarinas e manguezais, geralmente em seu limite superior. Indivíduos adultos costumam ocupar terrenos secos e arenosos, construindo galerias em áreas cobertas por vegetação, enquanto indivíduos jovens tendem a ocupar áreas próximas ao corpo d'água e, portanto, mais alagadas. As galerias são formadas por um intrincado sistema de túneis interconectados, com vários corredores horizontais e verticais (Abele, 1992).

III.e.i.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com fileira conspícua de cerdas pouco espaçadas que se estende pelo bordo da região branquiostegal até o encaixe sobre o segundo pereópode. A partir daí cerdas são mais curtas e se concentram sobre P2/3, P3/4 e P4/5, formando pequenos tufo de cerdas paposas. Bordo posterior coberto por microcerdas.

III.e.i.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, semelhantes em tamanho. Margem posterior dos pereópodes 2 e 3 côncavas; margens anteriores dos pereópodes 3 e 4 planas. Assim, quando esses coxopoditos são justapostos, formam-se dois canais apendiculares entre os P2/P3 e P3/P4. Dois tufo são formados entre os pereópodes 2 - 3 e 3 - 4 (Fig. 20A), com cerdas oriundas das coxas dos três apêndices e com intensa participação de cerdas oriundas dos epiesternitos 5 e 6. As coxas dos pereópodes 1, 2 e 3 apresentam cerdas abundantes, distribuídas uniformemente em toda a face. Todas as cerdas (pertencentes ao tufo ou não) são paposas.

III.e.i.4. Pleuritos torácicos (Fig. 20B-C)

Pleurito 5 trapezoidal, de largura semelhante ao pleurito 7, mais estreito que os demais. Forâmen branquial distal, circular, de diâmetro pouco menor que a largura do pleurito. Forâmen de bordas projetadas mas membranosas. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente, ultrapassando o limite entre os pleuritos 4 e 5. Em vista lateral, é aproximadamente retangular, ligeiramente maior que os demais rebordos. É separado (não-adjacente) do rebordo do pleurito 6, formando um canal plerural.

Pleurito 6 trapezoidal, pouco mais largo que o pleurito 5. Forâmen branquial distal situado anteriormente, de formato circular e diâmetro com metade da largura do pleurito. Forâmen de bordas projetadas mas membranosas. Em vista dorsal, rebordo pleural é levemente projetado anteriormente, ultrapassando o limite entre os pleuritos 5 e 6. Em vista lateral, rebordo tem formato aproximadamente quadrangular, está afastado tanto do pleurito 5 quanto do 7 e é menor que ambos. O espaço entre os rebordos 6 e 7 forma um canal pleural da mesma maneira que o pleurito 5, apesar de menos profundo.

Pleurito 7 trapezoidal, tão largo quando o pleurito 5 e mais estreito que os demais. No eixo medial, não é completamente plano, sua parte posterior é voltada para baixo especialmente na porção proximal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente, ultrapassando o limite entre os pleuritos 6 e 7. Em vista lateral, tem formato retangular e está afastado do rebordo do pleurito 8, sem formação de canal pleural.

III.e.ii.1. Habitat e hábitos

A espécie ocorre em ambas as costas da América: no Atlântico ocidental, desde a Flórida até o sudeste do Brasil (São Paulo) e no Pacífico, da Nicarágua até o Peru (Rathbun, 1918; Hartnoll, 1965).

Aratus pisonii é uma espécie conspícua por seu hábito arborícola, sendo a única espécie encontrada regularmente ativa no alto das árvores de manguezal. Ainda assim, a imersão em água é comum, atribuída normalmente à renovação do estoque de água e a liberação dos ovos pelas fêmeas (Warner, 1967). O hábito escalador está associado com a adaptação dos dácilos dos pereópodes ambulatoriais, curtos e extremamente curvados, que facilitam a movimentação no tronco das árvores (Warner, 1967; Hartnoll, 1965).

Eventualmente, pode apresentar hábito predador ou canibalista mas sua dieta primordial é baseada na herbivoria de folhas do mangue, especialmente do mangue-vermelho, *Rhizophora mangle* (Hartnoll, 1965; Beever *et al.*, 1979).

A corte e a cópula ocorrem na copa das árvores e a reprodução ocorre durante todo o ano (exceto em locais com temperaturas muito amenas) com periodicidade lunar. As larvas são planctônicas de vida livre, liberadas nas luas cheia e nova (Warner, 1967). Após um ciclo larvar reduzido, os juvenis assentam na borda do manguezal, onde podem construir sua própria toca ou se refugiarem em tocas de espécies de *Uca* ou *Ucides* e, com o decorrer de seu desenvolvimento, começam a ocupar estratos mais altos das árvores (Nicolau & Oshiro, 2007).

III.e.ii.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com fileira conspícua de cerdas. Bordo da região branquiostegal com fileira de cerdas paposas, mais esparsas, que diminuem progressivamente de tamanho a partir do ponto sobre a coxa de P2 até o bordo posterior, que apresenta microcerdas. O bordo lateral interno da carapaça apresenta três dentes que se encaixam entre os espaços deixados pelo afastamento dos pleuritos 5 - 6, 6 - 7 e 7 - 8.

III.e.ii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-quadradas, semelhantes em tamanho. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas; sem formação de canal apendicular. Não há formação de tufo entre os pereópodes ou no abdômen. As coxas dos pereópodes 1 e 2 apresentam cerdas com distribuição uniforme nas faces anterior e posterior. Nas coxas dos pereópodes 3 e 4, as cerdas estão concentradas na porção basal, mas não são abundantes o suficiente para formar um tufo como nas demais espécies. Nas coxas dos pereópodes 4 e 5, as

cerdas são mais escassas e estão organizadas em fileiras. As cerdas de todas as coxas são do tipo paposa ou simples.

III.e.ii.4. Pleuritos torácicos (Fig. 20D-E)

Pleurito 5 trapezoidal. Forâmen branquial distal, circular de diâmetro menor que a metade da largura do pleurito. Bordas rígidas, especialmente na porção proximal. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente, ultrapassa um pouco o limite entre os pleuritos 4/5 e é menor que o próprio pleurito. Em vista lateral, rebordo de formato retangular, apresenta uma região menos esclerotizada na metade posterior (como em *Armases angustipes* e *A. rubripes*, porém menos distinto). Rebordo não - adjacente ao rebordo do pleurito seguinte (pleurito 6), formando um canal pleural que é preenchido por um dente na carapaça.

Pleurito 6 trapezoidal. Forâmen branquial circular distal, com diâmetro de cerca de $\frac{1}{4}$ da largura do pleurito. Bordas bem rígidas, tocam o rebordo. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente e menos largo que o próprio pleurito. Em vista lateral, rebordo retangular, apresenta duas áreas de menor esclerotização: uma na metade anterior, de formato circular, e outra na metade posterior, oval. O rebordo é separado do rebordo posterior (pleurito 7), formando um canal pleural.

Pleurito 7 trapezoidal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural ligeiramente deslocado anteriormente, ultrapassando o limite entre os pleuritos 6 e 7. Em vista lateral, tem formato trapezoidal e é ligeiramente maior que os anteriores. Não é adjacente ao rebordo do pleurito 8 e o espaço é completamente preenchido pelo sétimo pleurito que forma uma linha quase contínua com os mesmos. Dessa maneira, o canal formado aí é bem mais estreito.

Pleurito 8 trapezoidal. Pleurito inclinado em toda a sua extensão. Porção proximal fortemente inclinada. Em vista dorsal, rebordo pleural quase não se projeta anteriormente. O rebordo é bem mais desenvolvido que todos os anteriores, voltado para o interior da carapaça de forma a vedar a passagem de água. Em vista lateral, é bastante arqueado, mais alto que os anteriores mas bem menos esclerotizado.

Figura 20: A-C, *Sesarma rectum* MZUSP 29906, 32576. D-E, *Aratus pisonii* MZUSP 32548. Tufo de cerdas e esqueleto axial em Sesarmidae. A, localização do tufo de cerdas entre os pereópodos 2-3 e 3-4 (cxP2, cxP3 e cxP4). (B,D), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. As setas indicam os canais pleurais formados entre os pleuritos torácicos 5-6 e 6-7 (plt5, plt6, plt7). (C,E) lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral. As setas indicam os canais pleurais formados entre os pleuritos torácicos 5-6 e 6-7 (plt5, plt6, plt7).

III.e.iii. *Armases angustipes*

III.e.iii.1. Habitat e hábitos

A espécie se distribui na costa ocidental do Atlântico, desde a costa do México até o sul do Brasil (Santa Catarina) (Abele, 1992).

Habita manguezais e áreas marginais a rios e estuários mas, pelo menos no Brasil, é mais comum ser encontrado vivendo na água acumulada em tanques de bromélias, motivo pelo qual é conhecido como “caranguejo-de-bromélia” (Abele, 1972). Não constroem tocas, preferindo fendas de rochas e troncos, de tocas construídas por outros caranguejos e o tanque de algumas bromélias. As bromélias geralmente se encontram em locais sombreados ao longo de rios de água salobra e manguezais. Pode se alimentar de folhas das árvores de mangue ou da flor das bromélias que ocupa, assim como de pequenos insetos (Abele, 1992).

III.e.iii.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial com fileira conspícua de cerdas finas e longas próximo ao quadro bucal que diminuem de tamanho em direção ao bordo da região branquiostegal. Bordo branquiostegal com fileira de cerdas grossas e esparsas. Entre as coxas de P2/P3 e P3/P4, há uma grande concentração de cerdas paposas formando tufos.

O bordo lateral interno da carapaça apresenta três dentes que se encaixam entre os espaços deixados pelo afastamento dos pleuritos 5 - 6, 6 - 7 e 7 - 8.

III.e.iii.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, semelhantes em tamanho. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas; sem formação de canal apendicular. Dois tufos são formados entre os pereópodes 2 - 3 e 3 - 4 (Fig. 21A), com cerdas oriundas das coxas desses apêndices, sendo as coxas posteriores (3 e 4, respectivamente) sempre mais cerdasas que as anteriores. As cerdas encontradas nos tufos podem ser paposas ou simples. As coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 apresentam cerdas distribuídas em uma faixa dorso-ventral, mais concentradas na região basal. As cerdas dessas coxas podem ser paposas, simples ou papo-serradas.

III.e.iii.4. Pleuritos torácicos (Fig. 21B-C)

Pleurito 5 trapezoidal, mais estreito que todos os demais. Forâmen branquial distal, circular, com diâmetro maior que a metade da largura do pleurito. Bordas projetadas na porção anterior (aproximadamente $\frac{1}{4}$ da circunferência). Em vista dorsal, rebordo pleural tem

porção basal levemente abaloada, formando uma calha pleural sutil. Em vista dorsal, tem de formato irregular e zona de menor esclerotização (como *A. rubripes*). Não é adjacente ao rebordo do pleurito 6, formando um canal pleural que é acompanhado por um dente sutil no bordo interno da carapaça.

Pleurito 6 trapezoidal, de largura semelhante aos pleuritos 7 e 8. Forâmen branquial circular, de diâmetro com $\frac{1}{4}$ da largura do pleurito. Bordas projetadas em toda a circunferência. É deslocado anteriormente, tocando o limite entre os pleuritos 5 e 6. Em vista dorsal, rebordo pleural ligeiramente deslocado anteriormente e de largura menor que o pleurito. Em vista lateral, rebordo trapezoidal, com sinuosidade no meio e duas zonas menos esclerotizadas (como *A. rubripes*). O rebordo do pleurito 6 é separado do rebordo do pleurito 7, formando um canal pleural que é acompanhada por um dente no bordo interno da carapaça.

Pleurito 7 trapezoidal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, o rebordo pleural é deslocado anteriormente, ultrapassando um pouco o limite entre os pleuritos 6 e 7. Em vista lateral, tem formato retangular e é separado do rebordo do pleurito 8. Nesse caso, o pleurito 7 está praticamente alinhado com os dois rebordos, sem formar canal pleural.

Pleurito 8 trapezoidal. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural não é deslocado anteriormente, como os anteriores, e tem a margem dorsal levemente voltada para fora da câmara branquial, Em vista lateral, tem formato retangular, levemente arqueado.

III.e.iv. *Armases rubripes*

III.e.iv.1. Habitat e hábitos

A. rubripes ocorre no Atlântico ocidental, desde a Nicarágua até o Rio da Prata (Argentina) (Abele, 1972; Niem, 1993).

No Brasil, é comumente encontrado em pântanos salgados, marismas ou manguezais, habitando raízes e bases dos caules da vegetação halófitas de gramíneas, como *Spartina* sp., fissuras e cavidades do substrato. Na região Sudeste, além dos manguezais, são também encontrados em restingas e entre as axilas de bromeliáceas (Capítoli *et al.*, 1977; Fischer *et al.*, 1997; Teixeira & Sá, 1998).

III.e.iv.2. Carapaça

Bordo da região pterogostomial e da região branquiostegal com franja conspícua de cerdas finas, sem diferenciação de tamanho. Entre as coxas de P2/P3 e P3/P4, há uma grande concentração de cerdas paposas formando tufo.

O bordo lateral interno da carapaça apresenta três dentes que se encaixam entre os espaços deixados pelo afastamento dos pleuritos 5 - 6, 6 - 7 e 7 - 8.

III.e.iv.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, sendo a coxa de P4 pouco maior que a coxa de P3. Margens posterior da coxa de P3 e anterior da coxa de P4 planas; sem formação de canal apendicular. Dois tufo são formados entre os pereópodes 2 - 3 (discreto) e 3 - 4 (distinto) (Fig. 21D), com cerdas oriundas das coxas desses apêndices, sendo as coxas posteriores (3 e 4, respectivamente) sempre mais cerdosas que as anteriores. As coxas dos pereópodes 1, 2 e 5 apresentam cerdas organizadas em uma faixa-dorsoventral, mais abundantes na face anterior. Todas as cerdas encontradas, tanto as dos tufo quanto as presentes nas demais coxas, são papo-serradas.

III.e.iv.4. Pleuritos torácicos (Fig. 21E-F)

Pleurito 5 trapezoidal, com aproximadamente a mesma largura que os pleuritos 6 e 7. Forâmen branquial distal, oval, com o eixo-maior pouco menor que a largura do pleurito. Borda proximal projetada. Borda distal toca a face interna do rebordo. Em vista dorsal, rebordo pleural é reduzido e não apresenta a porção basal abaloada. Em vista lateral, tem formato irregular, sendo a metade anterior mais alta que a posterior. A metade posterior apresenta uma área consideravelmente menos esclerotizada bem marcada (como *Aratus*

pisonii e *Armases angustipes*). Está separado do rebordo do pleurito 6, formando um canal pleural que é completo por um dente presente no bordo interno da carapaça.

Pleurito 6 aproximadamente retangular. Forâmen branquial distal e deslocado anteriormente, de formato circular com diâmetro de cerca de 1/3 da largura do pleurito. Bordas projetadas, especialmente na metade proximal. Em vista dorsal, rebordo pleural tem a porção basal abalada, formando uma calha pleural. Em vista lateral, seu formato é aproximadamente retangular, sinuoso no centro. Apresenta duas áreas de menor esclerotização: uma na metade anterior, de formato circular, e outra na metade posterior, oval. É separado do rebordo do pleurito 7, formando um canal pleural que é acompanhado por um dente presente no bordo interno da carapaça.

Pleurito 7 retangular. Sem forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural deslocado anteriormente, ultrapassando um pouco o limite entre os pleuritos 6 e 7. Em vista lateral, tem formato retangular e é menor que os demais. O espaço entre os rebordos dos pleuritos 7 e 8, é ocupado quase completamente pelo sétimo pleurito que chega quase a alinhar com os rebordos. Assim, a calha formada é bem menor que as duas anteriores.

Pleurito 8 trapezoidal. Não apresenta forâmen branquial. Pleurito fortemente inclinado, especialmente na porção proximal. Rebordo pleural bem reduzido.

Figura 21: A-C, *Armases angustipes* MZUSP 32573, 32571. D-F, *Armases rubripes* MZUSP 24609, 32535. (A, D), localização do tufo de cerdas entre os pereópodes 2-3 e 3-4 (cxP2, cxP3 e cxP4). (B,E), lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. As setas indicam os canais pleurais formados entre os pleuritos torácicos 5-6 e 6-7 (plt5, plt6, plt7). (C,F) lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral. As setas indicam os canais pleurais formados entre os pleuritos torácicos 5-6 e 6-7 (plt5, plt6, plt7).

III.f. Varunidae

III.f.i. *Neohelice granulata*

III.f.i.1. Habitat e hábitos

Neohelice granulata é uma espécie endêmica da América do Sul, ocorrendo do sudeste do Brasil (Araruama, Rio de Janeiro), Uruguai, até o norte da Patagônia na Argentina (Golfo São José) (Sakai *et al.*, 2006; Spivak, 2010).

Habita a zona entre marés de manguezais e marismas, onde escavam galerias semi-permanentes que variam de formato conforme o substrato, profundos em sedimentos secos e mais rasos e largos, em sedimentos alagados. As tocas estão localizadas, geralmente, no limite superior da maré-alta e permanecem abertas mesmo quando nível de água sobe, permitindo a entrada de água e sedimento. Diariamente, os animais descem para locais mais alagados, próximos à borda do manguezal; os adultos maiores (especialmente machos) são frequentemente encontrados em locais abertos, enquanto fêmeas e jovens dão preferência a locais protegidos pela vegetação (Bond-Buckup *et al.*, 1991; Manzoni & D’Incao, 2007).

De maneira geral, são onívoros detritívoros mas sua alimentação é essencialmente herbívora, composta por restos de vegetais superiores em decomposição, talos, raízes e folhas de gramíneas como o capim-marinho (*Spartina* spp.). Eventualmente, podem atuar como canibalistas ou predadores de pequenos insetos ou outros crustáceos. É indicado como espécie-chave de grande importância ecológica pela transferência de energia e na regulação da estrutura de comunidades bentônicas nos ambientes em que ocorre (D’Incao *et al.*, 1990; Luppi *et al.*, 2001).

III.f.i.2. Carapaça

Fileira dupla de cerdas paposas em todo o contorno da carapaça. Na fileira mais externa, as cerdas são mais curtas e mais espaçadas enquanto, na fileira interna, são e pouco espaçadas. Entre as coxas de P2/P3, P3/P4 e P4/P5, a fileira interna é mais concentrada, formando pequenos tufos.

O bordo lateral interno da carapaça apresenta três dentes que se encaixam entre os espaços deixados pelo afastamento dos pleuritos torácicos 5 - 6, 6 - 7 e 7 - 8.

III.f.i.3. Coxas dos pereópodes

Coxas dos pereópodes 3 e 4 sub-cilíndricas, semelhantes em tamanho. Margem posterior da coxa de P3 ligeiramente côncava e margem anterior da coxa de P4 plana,

formando um canal apendicular semicilíndrico, quando esses coxopoditos são justapostos. Sem formação de tufo distinto entre os pereópodes. As coxas 2, 3, 4 e 5 apresentam cerdas dispostas em uma franja dorso-ventral, na face anterior. Cerdas são do tipo papo-serrada.

III.f.i.4. Pleuritos torácicos (Fig. 22)

Pleurito 5 trapezoidal, menos largo que todos os demais. Forâmen branquial distal, deslocado anteriormente. Tem formato circular, com diâmetro maior que a metade da largura do pleurito. Bordas rígidas, especialmente na metade proximal. Em vista dorsal, rebordo pleural é deslocado anteriormente e tem a porção anterior mais desenvolvida que a posterior. A porção basal é levemente abaloada formando uma calha pleural sutil. Em vista lateral, o rebordo é quadrangular, ligeiramente menor que o rebordo do pleurito 6. Os rebordos dos pleuritos 5 e 6 são ligeiramente separados, formando um canal pleural.

Pleurito 6 retangular, pouco mais largo que o pleurito 5. Pleurito extremamente inclinado, especialmente na porção proximal. Forâmen branquial distal, circular, de diâmetro pouco menor que a largura do pleurito. Deslocado anteriormente, toca o limite entre os pleuritos 5 e 6. Bordas são rígidas mas pouco projetadas. Em vista dorsal, rebordo pleural é deslocado anteriormente, ultrapassando bastante o limite entre os pleuritos 5 e 6. Sua porção basal forma calha pleural somente na metade posterior. Em vista lateral, é retangular, separado dos rebordos anterior (pleurito 5) e posterior (pleurito 7). O canal pleural, formando entre os rebordos 6 e 7, é fechado por um dente na carapaça.

Pleurito 7 retangular, pouco mais largo que o pleurito 5 mas menos largo que o pleurito 6. Pleurito fortemente inclinado em toda a sua extensão. Não apresenta forâmen branquial. Em vista dorsal, rebordo pleural não ultrapassa o limite entre os pleuritos e não forma calha pleural, como os anteriores. Em vista lateral, tem formato trapezoidal e é maior que o os demais. Não é adjacente ao rebordo do pleurito 8.

Pleurito 8 trapezoidal, menor que todos os demais. Pleurito fortemente inclinado em toda a sua extensão. Não apresenta forâmen branquial. O rebordo é retangular, comprimido dorso-ventralmente mas mais comprido que os demais.

Figura 22: *Neohelice granulata* MZUSP 32498. A, lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista dorsal. B, lado direito do cefalotórax (carapaça removida), vista lateral. As setas indicam as aberturas dos canais pleurais formados entre os pleuritos 5-6 e 6-7 (plt5,plt6 e plt7).

II.2. Padrões morfológicos de captação e transferência de água para a câmara branquial

II.2.1. Canal de Müller

II.2.1.1. Formação e variações morfológicas do canal de Müller

O canal de Müller é composto por três partes distintas : o tufo de cerdas, a calha apendicular e o canal pleural; dando origem a um canal completo (como ocorre em *Ocypode quadrata*, *Uca* e *Sesarma rectum*). A formação do canal de Müller pode, contudo, ocorrer sem que uma dessas partes esteja presente (Tab.4), originando um canal incompleto. A primeira possibilidade é que o canal de Müller seja formado somente pelo canal pleural e pela calha apendicular, formando uma passagem coxo-pleural, como é o caso de *Neohelice granulata*. A segunda possibilidade, mais comum, é que o canal de Müller seja composto pelo canal pleural e o tufo de cerdas, como é o caso de *Sesarma rectum*, *Armases* e *Geograpsus lividus*. Por fim, temos o caso mais simples, presente em *Aratus pisonii*, em que o canal de Müller se restringe à formação do canal pleural, sem calha apendicular ou tufo de cerdas (Tab. 4).

Os casos que caracterizam a ausência do canal de Müller se dividem nos casos que não apresentam qualquer modificação para formação do canal (como em Gecarcinidae e em *Grapsus grapsus*) e naqueles que apresentam, apenas, o tufo de cerdas (*Goniopsis cruentata* e *Pachygrapsus transversus*).

Tabela 4: Disposição das partes formadoras do Canal de Müller em suas diferentes formas de organização.

Espécie	Canal Pleural	Calha Apendicular	Tufo de cerdas	Tipo de canal
<i>Ocypode quadrata</i>	✓	✓	✓	Completo
<i>Uca spp.</i>	✓	✓	✓	Completo
<i>Neohelice granulata</i>	✓	✓	x	Incompleto
<i>Sesarma rectum</i>	✓	x	✓	Incompleto
<i>Armases spp.</i>	✓	x	✓	Incompleto
<i>Geograpsus lividus</i>	✓	x	✓	Incompleto
<i>Aratus pisonii</i>	✓	x	x	Incompleto

II.2.1.2. Número e localização do canal de Müller

O canal de Müller pode se formar a partir dos pleuritos torácicos 5, 6 e 7, ou seja, entre os pereópodes 2, 3 e 4. A posição mais comum é entre os pleuritos 6 e 7, presente em todas as espécies estudadas (exceto *Grapsus grapsus* e as duas espécies de Gecarcinidae que não apresentam canal de Müller). Em algumas espécies, ocorre a formação de um segundo canal de Müller entre os pleuritos 5 e 6, como é o caso de *Sesarma rectum*, *Armases angustipes*, *A. rubripes*, *Aratus pisonii* e *Neohelice cruentata*.

II.2.1.3. Partes formadoras do canal de Müller e suas variações

A modificação do esqueleto axial para formação do canal pleural é a mais comum das modificações nos caranguejos semiterrestres, ocorrendo em 16 das 22 espécies estudadas (8 gêneros em 13, no total). O canal pleural, geralmente, se forma entre dois pleuritos (5/6 ou 6/7) e, por isso, é denominado canal interpleural. Um caso especial de canal pleural ocorre em *Ucides cordatus*. Nessa espécie, o canal é formado exclusivamente pelo pleurito 7, de modo que, em vez de interpleural (formado por pleuritos de dois segmentos contíguos), o canal é intrapleural – formado exclusivamente pelo pleurito 7.

Os canais interpleurais se dividem ainda em duas principais categorias: canais abertos e canais semitubulares. Os canais abertos são formados pela simples separação entre os rebordos de dois pleuritos adjacentes. Geralmente, uma projeção originária da carapaça auxilia no fechamento do canal. Esse é o caso dos canais pleurais de *Sesarma rectum*, *Armases*, *Aratus pisonii* e *Neohelice granulata*. Em todas essas espécies, o canal é formado tanto entre os pleuritos 5/6 como entre os pleuritos 6/7, sem que haja distinção de forma entre eles.

Canais semitubulares ocorrem em *Ocypode quadrata*, *Uca* e *Geograpsus lividus* e são caracterizados por serem parcialmente fechados. Esses canais se formam a partir da projeção do rebordo do pleurito 7 sobre o pleurito 6 que, por sua vez, apresenta uma depressão na porção posterodistal, formando a base do canal. Em *O. quadrata*, apesar da projeção, os pleuritos 6 e 7 não se tocam e é possível visualizar todo o canal, quando se remove a carapaça. Já em *Uca* e *G. lividus*, o pleurito 7 se projeta e toca o rebordo do pleurito 6 e se torna impossível visualizar o canal em vista lateral.

A modificação dos coxopoditos dos pereópodes na constituição do canal apendicular ocorre com menos frequência do que a modificação dos pleuritos torácicos (está presente em

apenas 5 gêneros, dos 13 estudados no total). O canal apendicular se forma entre os pereópodes 2 e 3 ou 3 e 4, podendo apresentar formato semicilíndrico ou circular. O formato do canal apendicular é definido pela concavidade da face posterior dos coxopoditos 2 e 3 e da face anterior do coxopodito 4. O canal semicircular se origina quando um dos coxopoditos apresenta concavidade e o seu coxopodito adjacente, não. O único caso de canal circular ocorre em *Ucides cordatus*, entre os pereópodes 3 e 4, graças a concavidade presente em ambos os coxopoditos. Assim, cada um desses coxopoditos pode apresentar as seguintes conformações:

Coxopodito de P2: a face anterior é sempre plana; a face posterior pode ser plana ou côncava (como ocorre em: *Neohelice cruentata*, *Ucides cordatus* e *Uca*).

Coxopodito de P3: a face anterior é sempre plana; a face posterior pode ser plana ou côncava (como ocorre em: *U. cordatus*, *Uca*, *Ocypode quadrata* e *Sesarma rectum*).

Coxopodito de P4: a face anterior pode se plana ou côncava (como ocorre em *U. cordatus*) e a face posterior é sempre plana.

Geralmente, as modificações na quetotaxia (tipo e distribuição de cerdas) coincidem com modificações pleurais que permitem a canalização da água captada. As exceções são os grapsídeos *Goniopsis cruentata*, *Pachygrapsus transversus* e *Geograpsus lividus* que apresentam tufos mas não apresentam canal de Müller (no caso de *G. lividus*, isso é válido

para o tufo entre P2/P3 somente, já que o tufo entre P3/P4 acompanha a formação de um canal pleural entre os pleuritos torácicos 6/7). Assim, os tufos de cerdas são sempre localizados entre os pereópodes 2 e 3 ou 3 e 4. Nas espécies estudadas, a presença de tufo entre P2/P3 é exclusiva da superfamília Grapsoidea e co-ocorre com a presença de tufo entre P3/P4 (que pode ocorrer independentemente).

De maneira geral, as cerdas dos coxopoditos se inserem aleatoriamente, sem um padrão específico. Na formação do tufo, contudo, as cerdas estão inseridas sempre nas porções ventral e/ou distal da face posterior de P2 e P3 ou da anterior de P3 e P4 (Fig. 8). A disposição das cerdas dessa maneira, por si só, já forma um espaço oval que funciona de maneira semelhante ao canal apendicular, mesmo que esse não esteja presente (Fig. 9).

A coxa de P2 só porta cerdas para formação de tufo em espécies da superfamília Grapsoidea. Essas cerdas se inserem exclusivamente na porção ventral da face posterior. A coxa de P3 porta cerdas na face anterior (em Grapsoidea) e posterior (Grapsoidea e Ocypodoidea). Na face anterior, as cerdas se distribuem sempre nas porções ventral e distal simultaneamente. Já na face posterior, elas podem estar inseridas exclusivamente na porção ventral (em Grapsoidea) ou em ambas as porções ventral e distal (em Ocypodoidea). A coxa de P4 só porta cerdas na face anterior, nas porções ventral e distal de ambas as superfamílias.

Como já foi dito, a presença de tufo de cerdas pressupõe filtragem de detritos ou captação de água do substrato, quando são, então, denominadas “cerdas hidrofílicas”. Entretanto, nunca foi provado que um determinado tipo de cerda teria maior afinidade por moléculas de água ou que de alguma maneira seria capaz de atrair água livre no substrato.

Na literatura, cerdas paposas e papo-serradas não são associadas diretamente com a absorção de água mas foram tradicionalmente associadas com sistemas mecanorreceptores (Watling, 1989) ou com a prevenção e remoção de detritos (Garm, 2004a; Matsuoka & Suzuki, 2011). As cerdas simples são, funcionalmente, muito diversas mas, devido à ausência de projeções, estão provavelmente envolvidas com funções sensoriais e não mecânicas (Garm, 2004a).

O único tipo de cerda explicitamente associado com o mecanismo de absorção de água foram as cerdas constrictas, retratadas por Hartnoll (1973) como cerdas especializadas na captação de água, muito difundidas em Grapsidae e Ocypodidae.

De fato, a presença de cerdas constrictas nos tufos de caranguejos ocipodídeos já foi extensamente retratado em literatura (Müller, 1869; Hartnoll, 1973; Wolcott, 1984; Matsuoka & Suzuki, 2011). Além do tufo entre o terceiro e quarto pares de pereópodes de *Ocypode* e *Uca*, podem ser encontradas também nos tufos presentes no quarto segmento abdominal de *Dotilla* (Ocypodoidea: Dotillidae) e nos tufos de *Scopimera*, entre o segundo e terceiro pares

de pereópodes (Fielder, 1970; Hartnoll, 1973). É um tipo de cerda associado à formação de tufo na abertura de Müller, fato que reforça a ideia de que estariam diretamente relacionadas com a absorção de água do substrato (Hartnoll, 1973; Wolcott, 1984).

Entretanto, apesar da premissa proposta por Hartnoll (1973), cerdas constritas não foram encontradas em nenhum grapsóideo, nesse trabalho, e também não foram relatadas para esse grupo em literatura (Felgenhauer & Abele, 1983; Wolcott, 1984). Wolcott (1984) sugere que a proximidade das cerdas na formação do tufo já seria capaz de promover a captação de água, na medida que a existência de pequenos espaços tubulares entre uma cerda e outra seria responsável pela produção de força capilar. A ocorrência concomitante de mais de um tipo de cerdas no tufo poderia, inclusive, contribuir para a formação de espaços menores entre as cerdas aumentando, conseqüentemente, a força de capilaridade.

II.2.1.4. Canal de Müller: casos e ocorrência entre táxons

A: Canais de Müller completos

A.1 Canais interpleurais semitubulares

Canal de Müller completo formado por tufo de cerdas entre P3/P4, calha apendicular semicilíndrica entre os coxopoditos dos pereópodes 3 e 4 e canal interpleural semitubular formado pelos pleuritos torácicos 6 e 7. Ocorre em *Ocypode quadrata* e todas as espécies estudadas do gênero *Uca*.

A partir do tufo de cerdas, a água é impulsionada para dentro da câmara branquial inicialmente passando pelo canal apendicular, entre as coxas dos pereópodes 3 e 4. Esse canal permite que a água seja canalizada evitando perdas, ou seja, permitindo a passagem de quantidades maiores de fluido e, conseqüentemente, aumentando o volume de captação de água. Essa pode ser considerada a primeira modificação estrutural do canal de Müller.

A segunda modificação estrutural envolve os pleuritos torácicos 6 e 7 e a formação do canal pleural. Em ambos os casos, o pleurito 7 se projeta sobre o pleurito 6, formando uma passagem semitubular. Entretanto, é visível a diferença do canal pleural nos dois gêneros. Em *O. quadrata*, os rebordos dos pleuritos 6 e 7 são extremamente afastados, formando uma calha profunda localizada sobre o espaço entre as duas coxas, dando continuidade à passagem (Fig.9 D,F). Quando deslocada para frente, a coxa do pereópode 4 toca a porção basal do

rebordo do pleurito 6, diminuindo o calibre do canal. Quando deslocado para trás, o processo é inverso e o canal aumenta. O controle do calibre da abertura de Müller pode estar relacionado com o fluxo de água que ele suporta mas também está diretamente relacionado com o potencial de capilaridade. De acordo com a lei da capilaridade, quanto menor o diâmetro do poro, maior a força capilar (Libardi, 2005; Reinert & Reichert, 2006), logo, a diminuição do calibre da abertura de Müller poderia resultar também em uma maior velocidade na obtenção de água.

Já em *Uca*, os rebordos desses pleuritos são adjacentes, não deixando nenhum espaço entre eles, como pode ser observado em vista lateral (Fig. 9C, F, I; Fig. 10C, F, I; Fig. 11C, F, I). O canal pleural é formado por uma depressão da porção posterodistal do pleurito 6 que se conecta com o canal apendicular. O pleurito 7 se projeta sobre o pleurito 6, encobrindo a depressão do pleurito 6 e formando a porção superior do canal de Müller.

A porção do pleurito 7 que se projeta sobre o pleurito 6 geralmente tem formato abaulado mas varia entre as espécies quanto ao grau de curvatura, sendo *U. maracoani* a espécie que apresenta a maior projeção e *U. leptodacyla* e *U. uruguayensis* as que apresentam as menores projeções (Fig. 12B,C). De acordo com o nível de projeção do pleurito 7, a abertura do canal pleural pode ser parcialmente ocultada (quando em vista dorsal). Um segundo efeito do grau de projeção é a relação entre os rebordos dos pleuritos 6 e 7 que podem se tornar paralelos, como *U. maracoani* e *U. victoriana* (Fig. 20A,H).

Outra modificação estrutural nessas espécies é a formação de uma canaleta no pleurito 6, visível em vista dorsal. A canaleta é formada pelo abaloamento do rebordo do pleurito 6, em sua porção basal, e pode variar em largura e profundidade (Fig. 20 – a canaleta é representada pela linha pontilhada). A água que passa pelo canal de Müller acaba sendo direcionada para essa canaleta, graças à projeção do pleurito 7 que recobre a saída do canal. A canaleta do pleurito 6 permite ainda que haja um fluxo horizontal de água na câmara branquial no eixo antero-posterior, de acordo com o padrão de ventilação da câmara branquial e com as inversões de corrente criadas pela inversão de batimento do escafognatito (Arudpragasam & Naylor, 1966).

Figura 23: Representação esquemática dos pleuritos torácicos 6 e 7 (plt6, plt7) e dos seus respectivos rebordos (rpl6, rpl7) em vista dorsal. A seta indica a posição da abertura do canal de Müller situado na junção entre os rebordos dos pleuritos 6 e 7. A linha pontilhada indica a formação de calha pleural. A, *Uca maracoani*. B, *U. leptodactyla*. C, *U. uruguayensis*. D, *U. burgersi*. E, *U. mordax*. F, *U. rapax*. G, *U. thayeri*. H, *U. victoriana*. I, *U. vocator*. Escala = 1 mm

A.2 Canais interpleurais abertos

Canal de Müller completo formado por tufo de cerdas entre os P3/P4, calha apendicular semicilíndrica entre os coxopoditos dos pereópodes 3 e 4 e canal apendicular aberto formado entre os pleuritos 6 e 7. Ocorre em *Sesarma rectum*.

Nas quatro espécies de Sesarmidae estudadas, ocorre a formação de dois canais de Müller, um entre os pleuritos 5/6 e um segundo entre os pleuritos 6/7. *Sesarma rectum* se destaca por ter pelo menos um desses canais completos, com presença de calha apendicular entre os coxopoditos 3 e 4. Apesar disso, as demais porções do canal (canal pleural e tufo de cerdas) não diferem do canal formado nas espécies *Armases angustipes*, *A. rubripes* e *A. pisonii*.

B. Canais de Müller incompletos

B.1 Canais interpleurais abertos

- Tipo 1: Apresenta alteração de quetotaxia (formação de tufo de cerdas) mas não apresenta alteração apendicular (formação de calha apendicular). O canal de Müller é formado por tufo de cerdas (entre P2/P3 e P3/P4) e canal pleural aberto formado entre os pleuritos 5/6 e 6/7. Ocorre em *Sesarma rectum* (exclusivamente entre os pleuritos torácicos 5/6) e em *Armases angustipes* e *A. rubripes* (entre os pleuritos torácicos 5/6 e 6/7).

Nessas espécies, a água captada pelo tufo de cerdas chega à câmara branquial passando pelo canal pleural, formado pelo afastamento dos rebordos pleurais. Em Sesarmidae, ocorre a formação de dois canais de Müller: um entre os pleuritos torácicos 6 e 7 (como ocorre em outros caranguejos semiterrestres), e um segundo entre os pleuritos torácicos 5 e 6, de formação idêntica. Esse segundo canal também está associado a um tufo de cerdas nas coxas dos pereópodes 2 e 3 que, geralmente, é um pouco menor que o tufo entre os pereópodes 3 e 4 mas é constituído pelos mesmos tipos de cerdas.

- Tipo 2: Não apresenta alteração de quetotaxia (formação de tufo de cerdas) mas apresenta modificação apendicular (formação de calha apendicular). O canal de Müller é formado pela calha apendicular semicilíndrica entre os coxopoditos dos pereópodes 2/3 e 3/4 e pelos canais pleurais correspondentes, formados entre os pleuritos torácicos 5/6 e 6/7. Ocorre em *Neohelice granulata*.

A estrutura do esqueleto axial de *Neohelice granulata*, especialmente na estrutura dos pleuritos torácicos, é muito semelhante às espécies de Sesarmidae aqui tratadas. Se considerarmos essa semelhança morfológica, é possível supor que *N. granulata* utilize as

calhas formadas entre os rebordos dos pleuritos 5-6 e 6-7 como entradas de água, de maneira semelhante às espécies de Sesarmidae estudadas. Entretanto, a inexistência de força capilar, resultado da ausência de tufo de cerdas entre os pereópodes, tornaria a captação de água do solo por essa via pouco eficiente. Sem o tufo de cerdas, não há força vertical necessária para retirar água do substrato e levá-la até as passagens do esqueleto axial. Isso não significa que, enquanto o caranguejo permanecer imerso, não possa ocorrer entrada de água por essas calhas. Se houver água livre em quantidade suficiente no meio, é possível que o vácuo criado pelo batimento do escafognatito na câmara branquial seja suficiente para a sucção de água. As passagens do esqueleto axial funcionariam então como uma entrada adicional de água na câmara branquial, além da abertura de Milne-Edwards.

- Tipo 3: Não apresenta alteração de quetotaxia (formação de tufo de cerdas) ou alteração apendicular (formação de calha apendicular). O canal de Müller é composto exclusivamente pelo canal apendicular aberto formado entre os pleuritos torácicos 5/6 e 6/7. Ocorre em *Aratus pisonii*.

Aratus pisonii foi a espécie de Sesarmidae estudada com a formação mais simples do canal de Müller. É possível que, devido ao hábito arborícola e ao pouco contato com o substrato, a absorção de água do solo nessa espécie não seja abundante. Assim, sem a necessidade da força de capilaridade, pode ter havido uma perda secundária dos tufos nessa espécie. Apesar disso, a estrutura do esqueleto axial é bastante semelhante a *Sesarma* e *Armases*. A presença de canais incompletos, mesmo sem o tufo de cerdas ou o canal apendicular, permite a captação de água por imersão nos raros momentos em que essa espécie adentra um corpo d'água.

B.2. Canais interpleurais semitubulares

Canal de Müller incompleto formado por tufo de cerdas entre P3/P4, sem formação de calha apendicular mas com formação de canal pleural semitubular entre os pleuritos torácicos 6 e 7. Ocorre em *Geograpsus lividus*.

Geograpsus lividus foi a única espécie da família Grapsidae que apresentou canal de Müller. Ainda, foi o único caso de Grapsoidea com canal pleural formado pela projeção do pleurito 7 sobre o pleurito 6 (como *Uca*) e não pela separação dos rebordos pleurais (como Sesarmidae e Varunidae). Apesar da semelhança com o canal de *Uca*, a formação dessas estrutura é claramente diferente nas duas superfamílias. Em *G. lividus*, os rebordos pleurais são bastante reduzidos mas apresentam a metade anterior sempre mais desenvolvida que a

metade posterior. Quando o pleurito 7 se projeta sobre o pleurito 6, sua metade anterior cobre dorsalmente a metade posterior reduzida do rebordo do pleurito 6 (em *Uca*, os rebordos dos pleuritos 6 e 7 permanecem paralelos). Parece inquestionável que a semelhança entre os canais dessas espécies é devido à convergência e não a uma real proximidade filogenética entre elas.

C: Canal de Müller ausente

As espécies que não apresentaram canal de Müller estão distribuídas em duas famílias: Grapsidae e Gecarcinidae. Os dois casos são, contudo, bastante diferentes e serão tratados separadamente.

Dentre os grupos estudados, a família Gecarcinidae é tida como a mais independente do ambiente terrestre (Bliss, 1979; Powers & Bliss, 1983; Hartnoll, 1988) e foi a única, no entanto, que não apresentou tufo de cerdas entre as coxas de P3/P4 ou mesmo canal de Müller. Wolcott (1984), comparando a capacidade de captação de água de *Cardisoma guanhumi* e *Ocypode quadrata*, provou que *C. guanhumi* apresenta velocidade de absorção de água consideravelmente menor que *O. quadrata*. Esse autor considera que as espécies mais terrestres seriam melhor adaptadas para a manutenção da água no sistema mas não necessariamente para a captação de água no meio e que, até certo ponto, as membranas artrodiais poderiam funcionar como pontos de admissão de água por difusão (Wolcott, 1984). Essa premissa explicaria, pelo menos em parte, a aparente ausência de adaptações para obtenção de água do substrato nessas espécies.

De fato, a morfologia do esqueleto axial de *Cardisoma guanhumi* e *Johngarthia lagostoma* parece contribuir mais para a vedação da câmara branquial do que para a obtenção de água para a câmara branquial. Além da ausência de canal de Müller, os rebordos pleurais são extremamente desenvolvidos contribuindo para a vedação da câmara branquial e, consequentemente, diminuindo a perda de água por evaporação. Ou seja, o fluxo de água na câmara branquial é unicamente horizontal; não ocorre fluxo vertical de água entre os pereópodes e a câmara branquial.

Cardisoma guanhumi é um exemplo clássico de espécie com respiração bimodal, ou seja, a absorção de oxigênio ocorre pelo revestimento interno da câmara branquial, diretamente do ar atmosférico, enquanto o gás carbônico é excretado pelas brânquias, obrigatoriamente em meio aquoso (Henry, 1994). Isso significa que, obrigatoriamente, esses caranguejos precisam de um meio de obtenção de água para a câmara branquial. Várias

espécies de Gecarcinidae (inclusive as duas estudadas aqui) apresentam um tufo de cerdas formado entre o quinto par de pereópode e a base do abdômen que, associado com um canal formado entre o tórax e o abdômen permite a captação de água (Bliss, 1963; Wolcott, 1984). Nesse caso, a água obtida é direcionada não para a câmara branquial mas para a região posterior do corpo do animal, junto aos sacos pericárdicos (Bliss, 1963; Wolcott, 1984). Os sacos pericárdicos são órgãos de condução e estoque de água (Mason, 1970; Copeland, 1968); não absorvem água obtida mas, provavelmente, a conduzem para a câmara branquial onde poderia ser absorvida pelas brânquias (Bliss, 1979).

A família Grapsidae, por outro lado, apresenta considerável distribuição ecológica, incluindo desde formas aquáticas até formas altamente adaptadas ao ambiente terrestre. Atrelado a isso, é possível observar grande variação morfológica também (Felgenhauer & Abele, 1983; Schubart *et al.*, 2000).

Essa diversidade morfológica fica evidente já que, em Grapsidae, a única espécie que apresenta tufo de cerdas nos pereópodes associada ao canal de Müller foi *Geograpsus lividus*; *Goniopsis cruentata* e *Pachygrapsus transversus* apresentam tufos de cerdas mas não apresentam canal de Müller e *Grapsus grapsus* não apresenta nem o tufo, nem o canal.

É possível que, devido ao ambiente rochoso que habita, o tufo de cerdas seja desnecessário para *G. grapsus*. Em costões rochosos, a água geralmente se acumula em fendas ou poças temporárias mas não está associada ao sedimento. Logo, água pode ser captada por imersão com entrada direta pela abertura de Milne-Edwards, não seria necessária a força de capilaridade dos tufos para captação de água.

Já *G. cruentata* e *P. transversus* apresentam tufos de cerdas distintos entre o terceiro e quarto pares de pereópodes mas não apresentam formação de canal de Müller. A presença de tufo de cerdas por si só já indica fluxo de água: além do mecanismo de capilaridade, o tufo de cerdas funciona como uma barreira física capaz de filtrar partículas de sedimento, evitando seu acúmulo na câmara branquial. Quando observamos o tufo e as coxas desses pereópodes é possível distinguir um “rastro” de sedimento. Logo, é razoável assumir que essas espécies utilizem o tufo de cerdas para captação de água do substrato, embora a passagem dessa água para a câmara branquial não seja clara. Talvez, devidos aos rebordos pleurais extremamente reduzidos, não se faça necessário um canal propriamente dito e apenas o bombeamento pelo escafognatito seja suficiente para a sucção da água captada pelo tufo de cerdas.

II.2.2 *Ucides cordatus*: um caso especial

Ucides cordatus (Ocypodoidea: Ucidae) é um caso especial na medida em que, apesar de apresentar diversas modificações, não pode ser encaixado em nenhum dos padrões observados. Será, portanto, tratado separadamente.

Apesar de não apresentar nenhum tufo de cerda, os pereópodes 2-5 são extremamente cerdosos (Rathbun, 1918) o que, poderia indicar a passagem de água e funcionar como mecanismo de filtragem. Outro indício que exista passagem de água por entre os pereópodes é a presença de calhas apendiculares entre os pereópodes 2 e 3, de formato semicircular, e entre os pereópodes 3 e 4, a única formação de uma calha apendicular verdadeiramente circular.

Acompanhando as calhas apendiculares, canais pleurais se formam nos pleuritos torácicos 5 a 8. *Ucides* é o único caso que apresenta não só canais interpleurais mas também um canal intrapleural. Entre os pleuritos 5 e 6, forma-se um canal aberto, graças ao afastamento de seus rebordos, que é acompanhado por um dente no bordo interno da carapaça. Um outro canal aberto é formado entre os pleuritos 7 e 8 mas sem o acompanhamento da carapaça.

O canal formado entre os pleuritos 6 e 7 é um caso particular. Os rebordos desses pleuritos são afastados em sua porção basal mas contíguos na porção apical. Como resultado, é formado um canal aberto em sua porção basal (como é possível visualizar em vista lateral) mas fechado na porção apical (logo, não é possível vê-lo em vista dorsal).

No pleurito 7, é formado o único canal intrapleural observado nas espécies estudadas. O rebordo desse pleurito é consideravelmente separado do rebordo do pleurito 8. Entretanto, a porção posterior do rebordo do pleurito 7 é delgada e consideravelmente arqueada. Ela se dobra sobre o próprio pleurito 7, formando um canal circular composto unicamente por esse pleurito.

Apesar da ausência de um tufo de cerdas propriamente dito, as coxas de todos os pereópodes de *U. cordatus* apresentam inúmeras cerdas que se distribuem por toda a sua extensão até as passagens nos rebordos pleurais. Dependendo do estado de limpeza do esqueleto, é possível identificar um rastro de partículas de sedimentos por essas cerdas. Assim, parece plausível que essa espécie capte água através de todas essas passagens, entre os pereópodes 2-5, além da própria abertura de Milne-Edwards, na base dos quelípodos.

A profundidade das calhas pleurais presentes nos pleuritos 6 e 7 também pode sugerir um intenso fluxo horizontal de água na câmara branquial que pode ocorrer no sentido antero-posterior ou o inverso, a depender do batimento do escafognatito. O fluxo horizontal de água contribuiu para a melhor oxigenação das brânquias posteriores mas também pode atuar na reoxigenação da própria água da câmara branquial (Arudpragasam & Naylor, 1966).

II.2.3. Canal de Müller: significado taxonômico

A posição filogenética de *Ucides cordatus* permaneceu incerta por muitas décadas. Latreille (1817) foi o primeiro autor a reconhecer a semelhança entre *Ucides cordatus* (na ocasião, *Cancer uca* Linnaeus, 1763) e *Gecarcinus ruricola* (Linnaeus, 1758) (Gecarcinidae) sob "Les Gecarciniens. Mais tarde, o gênero *Cardisoma* Latreille, 1828 foi incluso neste mesmo grupo. Quando H. Milne Edwards (1837) propôs formalmente Gecarcinidae (atualmente atribuído a MacLeay, 1838), ele manteve *Ucides* entre os gecarcinídeos típicos (*Cardisoma*, *Gecarcoidea* Milne Edwards, 1837 e *Gecarcinus*). Desde então, *Ucides* foi tradicionalmente atribuído à Gecarcinidae até que Chace & Hobbs (1969) propuseram a transferência de *Ucides* para Ocypodidae (veja Tavares, 1990 para maiores detalhes). A posição de *Ucides* em Ocypodidae, contudo, nunca foi satisfatória (Tavares, 1990) e mais recentemente (Števíć, 2005) o gênero foi colocado em uma família à parte, Ucididae Števíć 2005 (veja também Ng *et al.*, 2008).

No que se refere às modificações esqueléticas e apendiculares para captação de água do solo, as diferenças entre *Ucides* e as espécies de Gecarcinidae não deixam dúvidas quanto à separação desses táxons. O esqueleto axial dos gecarcinídeos é adaptado para vedação da carapaça (apresenta rebordos pleurais muito desenvolvidos, mas não apresenta canal de Müller ou qualquer outra entrada de água, além da abertura de Milne Edwards), propício a viver em ambientes secos onde a água é encontrada, majoritariamente, no fundo das galerias. *Ucides*, como foi mostrado, apresenta inúmeras adaptações para captação de água do substrato (canais apendiculares e pleurais) e condução (calhas pleurais) de água dentro da câmara branquial. Assim, as modificações esqueléticas de *Ucides* indicam um fluxo intenso de água na câmara branquial mas não, necessariamente, a vedação da câmara.

Considerando a grande semelhança nas modificações esqueléticas de *Ocypode* e *Uca* (canal pleural semitubular entre os pleuritos torácicos 6/7; canal apendicular semicilíndrico entre os pereópodes 3/4; tufo de cerdas com cerdas constrictas exclusivas) é natural assumir que esses gêneros sejam próximos filogeneticamente como diversos autores já sugeriram (Crane, 1975; Rosenberg, 2001; Ng *et al.*, 2008). *Ucides cordatus*, por outro lado, apresenta modificações bastante distintas, como canais pleurais abertos, canal apendicular cilíndrico e a ausência de tufo de cerdas. Assim, considerando as características do esqueleto axial e apendicular, pode-se supor o caráter apomórfico das modificações esqueléticas e apendiculares em *Ucides* que justificam, possivelmente, atribuição em uma família distinta (Ucididae).

CONCLUSÕES

1. Através do estudo do esqueleto axial, demonstrou-se que a estrutura conhecida como “abertura de Müller” (descrita por Fritz Müller, em 1869) é muito mais complexa consiste, na realidade, em um canal formado por elementos do esqueleto axial (canal pleural), elementos do esqueleto apendicular (canal apendicular) e por tufo de cerdas hidrofílicas presentes nas coxas dos pereópodes. A presença das três porções concomitantemente determina a presença de um Canal de Müller completo. Entretanto, diferentes formas de organização com pelo uma dessas porções podem ser encontradas em diferentes táxons de caranguejos semiterrestres.

2. O canal apendicular (que, anteriormente, foi descrito apenas entre os coxopoditos 3/4), nas espécies estudadas, pode ser formado tanto entre os coxopoditos 2/3 como entre 3/4 e tem formato semicilíndrico. O único caso que difere desse padrão, ocorre entre os coxopoditos 3/4 de *Ucides cordatus*, com a formação de um canal verdadeiramente cilíndrico. O canal pleural, de maneira geral, pode ser aberto (formado pela separação de dois pleuritos) ou semitubular (formado pela sobreposição de dois pleuritos) e ocorre nos pleuritos torácicos 5 a 7.

3. *Ucides cordatus* (Ucididae) foi a espécie que apresentou o maior número de modificações, tanto no esqueleto axial como no apendicular, mas não foi possível, contudo, encaixá-la em um dos padrões estabelecidos para o canal de Müller. As especificidades encontradas em *Ucides cordatus* sustentam a sua posição em uma família à parte (Ucididae).

4. A presença do Canal de Müller que antes era indicada para poucas espécies foi, no presente trabalho, relatada para dezesseis espécies de caranguejos semiterrestres pertencentes a quatro famílias: Ocypodidae, Sesarmidae, Varunidae e Grapsidae.

5. Em caranguejos semiterrestres, o canal pleural participa da captação de água do solo na medida que conecta tufo de cerdas dos pereópodes com a câmara branquial. Entretanto, a estrutura também está presente em espécies que não apresentam tufo de cerdas,

como *Uca maracoani* (Ocypodoidea) e *Aratus pisonii* (Grapsoidea), assim como algumas espécies apresentam tufo de cerdas mas não apresentam o canal (como *Goniopsis cruentata* - Grapsoidea). Percebe-se, então, que a participação dessas estruturas na captação de água do solo, apesar de complementares, é independente.

6. A propriedade hidrofílica do tufo de cerdas não está relacionada com um tipo específico de cerdas (como foi cogitado por alguns autores) mas com a proximidade entre elas na constituição do tufo. A formação de minúsculos espaços entre uma cerda e outra é responsável pela criação de força de capilaridade que capta partículas de água associada ao sedimento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abele, L.G. 1972. The status of *Sesarma angustipes* Dana, 1852, *S. trapezium* Dana, 1852 and *S. miersii* Rathbun, 1897 (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) in the western Atlantic. **Caribbean Journal Science**, 12: 3-4.
- Abele, L.G. 1992. A review of the grapsid crab genus *Sesarma* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) in America, with the description of a new genus. **Smithsonian Contributions to Zoology**, 527: 1-68
- Alberto, R.M.F. & Fontoura, N.F. 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do litoral sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, 59(1): 95-108.
- Amouroux, J.M. & Tavares, M. 2005. Natural recovery of amazonian mangrove forest as revealed by brachyuran crab fauna: preliminary description. **Vie et Milieu**, 55(2): 71-79.
- 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.
- Antheunis, L.J.; Van der Hoven, N.P. & Jefferies, D.J. 1968. The breeding characters of *Palaemonetes varians* (Decapoda: Palaemonidae). **Crustaceana**, 14: 2459-270
- Arudpragasam, K. D., & Naylor, E. 1966. Patterns of gill ventilation in some decapod Crustacea. **Journal of Zoology**, 150(4): 401-411.
- Asakura, A. & Watanabe, S. 2005. *Hemigrapsus takanoi*, new species, a sibling species of the common Japanese intertidal crab *H. penicillatus* (Decapoda: Brachyura: Grapsoidea). **Journal of Crustacean Biology**, 25(2): 279-292.
- Bauer, R.T. 1981. Grooming behavior and morphology in the decapod Crustacea. **Journal of Crustacean Biology**, 1(2): 53-173.
- Bauer, R.T. & Caskey, J.L. 2006. Flagellar setae of the second antennae in decapod shrimps: sexual dimorphism and possible role in detection of contact sex pheromones. **Invertebrate Reproduction & Development**, 49 (1-2): 51-60.
- Beever III, J.W.; Simberloff, D.; King L.L. 1979. Herbivory and predation by the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. **Oecologia**, 43: 317-328.
- Bezerra, L.E.A. 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. **Nauplius**, 20(2): 203-246.
- Bliss, D.E. 1963. The pericardial sacs of terrestrial Brachyura. In: Whittington, H.B. & Rolfe, W.D.I. (Eds.). **Phylogeny and evolution of Crustacea**. Cambridge Mass., Museum of Comparative Zoology, Harvard University. p. 59-78.
- Bliss, D.E. 1968. Transition from water to land in decapod crustaceans. **American Zoologist**, 8: 355-392.
- Bliss, D.E. 1979. From sea to tree: saga of a land crab. **American Zoologist**, 19(2): 385-410.
- Bliss, D.E. & Mantel, L.H. 1968. Adaptations of crustaceans to land: a summary and analysis of new findings. **American Zoologist**, 8(3): 673-685.
- Bond-Buckup, G.; Fontoura, N.F.; Marroni, N.P. & Kucharski, L.C. 1991. **O Caranguejo: manual para o ensino prático em zoologia**. Porto Alegre, Editora da Universidade/UFRGS. 71p.

- Cameron, J.N. 1981. Brief introductions on the land crabs of the Palau Islands: stages in the transition to air breathing. **Journal of Experimental Zoology**, 218: 1-5.
- Capitoli, R.R.; Benvenuti, C.E. & Gianuca, N.M. 1977. Ocorrência e observações bioecológicas do caranguejo *Metasesarma rubripes* (Rathbun) na região estuarina da Lagoa dos Patos. **Atlântica**, 2(1): 50-62.
- Castiglioni, D.S.; Almeida, A.O. & Bezerra, L.E.A. 2010. More common than reported: range extension, size–frequency and sex-ratio of *Uca* (*Minuca*) *victoriana* (Crustacea: Ocypodidae) in tropical mangroves, Brazil. **Marine Biodiversity Records**, 3(e94): 1-8.
- Chace, F. A.; Jr. & H. H. Hobbs, Jr. 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with particular reference to Dominica. **Bulletin of the U. S. National Museum**, 292(1-5): 1–258.
- Coelho, V.R. & Rodrigues, S.D.A. 2001. Setal diversity, trophic modes and functional morphology of feeding appendages of two callinassid shrimps, *Callichirus major* and *Sergio mirim* (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae). **Journal of Natural History**, 35(10): 1447-1483.
- Combs, C.A.; Alford, N.; Boynton, A.; Dvornak, M. & Henry, R.P. 1992. Behavioral regulation of hemolymph osmolarity through selective drinking in land crabs, *Birgus latro* and *Gecarcoidea lalandii*. **Biological Bulletin**, 182: 416-423.
- Copeland, D.E. 1968. Fine Structure of Salt and Water Uptake in the Land-Grab, *Gecarcinus lateralis*. **American Zoologist**, 8(3): 417-432.
- Crane, J. 1975. **Fiddler crabs of the world: Ocypodidae: genus Uca**. Princeton: Princeton University Press. 736p.
- de Grave, S. 1999. Variation in rostral dentition and telson setation in a saltmarsh population of *Palaemonetes varians* (Leach) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). **Hydrobiologia**, 397: 101-108.
- de Wilde, P.A.W.J. 1973. **On the ecology of *Coenobita clypeatus* in Curacao: with reference to reproduction, water economy and osmoregulation in terrestrial hermit crabs**. Caribbean Marine Biological Institute. 140p.
- Dela-Cruz, J. & Morris, S. 1997. Water and ion balance and nitrogenous excretion as limitations to terrestrial excursion in the Christmas Island blue crab, *Cardisoma hirtipes* (Dana). **The Journal of Experimental Zoology**, 297: 537-548.
- Díaz, H. & Rodríguez, G. 1977. The branchial chamber in terrestrial crabs: a comparative study. **The Biological Bulletin**, 153(3): 485-504.
- D’Incao, F.; Silva, K.G.; Ruffino, M.L. & Braga, A.C. 1990. Hábito alimentar do caranguejo *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 na Barra do Rio Grande, RS (Decapoda, Grapsidae). **Atlântica**, 12(2): 85-93.
- Drach, P. 1950. Lês étapes évolutives de l’endosquelette chez lês Crustacés Décápodes. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l’Academie des Sciences**, 231(25): 1563-1565.
- Dresel, E.I. & Moyle, V. 1950. Nitrogenous excretion of amphipods and isopods. **Journal of Experimental Biology**, 27(2): 210-225.
- Dunlop, J.A.; Scholtz, G. & Selden, P.A. 2013. Water-to-land transitions. In: Minelli, A.; Boxshall, G & Fusco G. (Eds.). **Arthropod Biology and Evolution**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. p: 417- 439.

- Edney, E.B. 1960. Terrestrial adaptations. *In*: Waterman, T.H. (Ed). **The physiology of Crustacea**. Academic Press, New York. p: 367-393.
- Edney, E.B. 1968. Transition from water to land in Isopod Crustaceans. **American Zoologist**, 8: 309-326.
- Factor, J.R. 1978. Morphology of the mouthparts of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae), with special emphasis on their setae. **The Biological Bulletin**, 154(3), 383-408.
- Farmer, A.S. 1974. The functional morphology of the mouthparts and pereopods of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). **Journal of Natural History**, 8(2): 121-142.
- Felgenhauer, B.E. & Abele, L.G. 1983. Branquial water movement in the grapsid crab *Sesarma reticulatum* Say. **Journal of Crustacean Biology**, 3(2): 187-195.
- Fielder, D.R. 1970. The feeding behaviour of the sand crab *Scopimera inflata* (Decapoda, Ocypodidae). **Journal of Zoology**, 160(1): 35-49.
- Fish, S. 1972. The setae of *Eurydice pulchra* (Crustacea: Isopoda). **Journal of Zoology**, 166: 163-177.
- Fischer, E.A.; Duarte, L.F. & Araujo, A.C. 1997. Consumption of bromeliad flowers by the crab *Metasesarma rubripes* in a Brazilian coastal forest. **Crustaceana**, 70(1): 118-123.
- Fransozo, A.; Cuesta, J.A. & Negreiros-Fransozo, M.L. 1998. The first zoeal stage of two species of Grapsidae (Decapoda, Brachyura) and a key to such larvae from the Brazilian coast. **Crustaceana**, 71(3): 331-343.
- Frey, D.G. 1980. The non- swimming chydorid cladocera of wet forests, with descriptions of a new genus and two new species. **Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie**, 65(5): 613-641.
- Friend, J.A. & Richardson, A.M.M. 1986. Biology of terrestrial amphipods. **Annual Review of Entomology**, 31(1): 25-48.
- Garm, A. 2004(a). Mechanical functions of setae from the mouth apparatus of seven species of decapod crustaceans. **Journal of Morphology**, 260(1): 85-100.
- Garm, A. 2004(b). Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. **Zoological Journal of Linnean Society**, 142: 233-252.
- Garm, A.; Hallberg, E. & Høeg, J.T. 2003. Role of maxilla 2 and its setae during feeding in the shrimp *Palaemon adspersus* (Crustacea: Decapoda). **The Biological Bulletin**, 204(2): 126-137.
- Gifford, C.A. 1962. Some observations on the general biology of the land crab, *Cardisoma guanhumi* (Latreille), in south Florida. **Biological Bulletin**, 123(1): 207-223.
- Gray, I.E. 1957. A comparative study of the gill area of crabs. **Biological Bulletin**, 112(1): 34-42.
- Greenaway, P. 1988. Ion and water balance. *In*: Burggren, W.W. & McMahon, B.R. (Eds.). 1988. **Biology of the Land Crabs**. Cambridge, UK, Cambridge University Press. p. 211-248.
- Greenaway, P. 1999. Physiological diversity and the colonization of land. *In*: International Crustacean Congress, 4^o. **Proceedings**. Amsterdam. v.1., p. 823-842.

- Greenaway, P. 2003. Terrestrial adaptations in the Anomura (Crustacea: Decapoda). **Memoirs of Museum Victoria**, 60(1): 13-26.
- Gross, W.J. 1964. Trends in water and salt regulation among aquatic and amphibious crabs. **Biological Bulletin**, 127: 447-466.
- Guinot, D. 1979. Données nouvelles sur la morphologie, La phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapdes Brachyures. **Memories du Muséum National D'Histoire Naturelle, Serie A, Zoologie**, Paris, 112: 1-354.
- Guinot, D. & Quenette, G. 2005. The spermateca in podotreme crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Podotremata) and its phylogenetics implications. **Zoozystema**, 27(2): 267-342.
- Guinot, D.; Tavares, M. & Castro, P. 2013. Significance of the sexual openings and supplementary structures on the phylogeny of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura), with new nomina for higher-ranked podotreme taxa. **Zootaxa**, 3665(1): 001-414.
- Hamilton, K.A. 1983. A topographical and typological comparison of the rodlike setae of ambulatory dactylopodites in decapod crustaceans. **Journal of Morphology**, 176: 351-364.
- Harding, J.P. 1953. The first known example of a terrestrial ostracod, *Mesocypris terrestris* sp. nov. **Annals of the Natal Museum**, 12(3): 359-365.
- Hartenstein, R. 1968. Nitrogen metabolism in the terrestrial isopod, *Oniscus asellus*. **American Zoologist**, 8(3): 507-519.
- Hartnoll, R.G. 1964. The freshwater crabs of Jamaica. **Proceedings of the Linnean Society of London**, 175 (2): 145-169.
- Hartnoll, R.G. 1965. Notes on the marine grapsid crabs of Jamaica. *In: Proceedings of the Linnean Society of London*, 176(2): 113-147. Blackwell Publishing Ltd.
- Hartnoll, R.G. 1969. Mating in the Brachyura. **Crustaceana**, 16(2): 161-181.
- Hartnoll, R.G. 1973. Factors affecting the distribution and behavior of the crab *Dotilla fenestrata* on East African shores. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 1(2): 137-152.
- Hartnoll, R.G. 1988. Evolution, systematics, and geographical distribution. *In: Burggren, W.W. & McMahon, B.R. (Eds.). 1988. Biology of the Land Crabs*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 6-54.
- Hartnoll, R.G.; Mackintosh, T. & Pelembe, T.J. 2006. *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) on Ascension Island: a very isolated land crab population. **Crustaceana**, 79(2): 197-215.
- Harvey, A.W. 1992. Abbreviated larval development in the Australian terrestrial hermit crab *Coenobita variabilis* McCulloch (Anomura: Coenobitidae). **Journal of Crustacean Biology**, 12: 196-209.
- Henry, R.P. 1994. Morphological, behavioral and physiological characterization of bimodal breathing crustaceans. **American Zoologist**, 34(2): 205-215.
- Herreid II, C.F. 1963. Observations on the feeding behavior of *Cardisoma guanhumi* (Latreille) in Southern Florida. **Crustaceana**, 5(3): 176-180.
- Herreid II, C.F. 1969. Integument permeability of crabs and adaptation to land. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 29(1): 423-429.

- Herreid II, C.F. & Gifford, C.A. 1963. The burrow habitat of the land crab, *Cardisoma guanhumi* (Latreille). **Ecology**, 4: 773-775.
- Hindley, J.P.R. & Alexander, C.G. 1978. Structure of the chelate pereopods of the banana prawn *Penaeus merguensis*. **Marine Biology**, 48: 153-160.
- Hines, A.H. 1982. Allometric constraints and variable of reproductive effort in Brachyuran crabs. **Marine Biology**, 69:309-320.
- Hoese, B. 1984. The marsupium in terrestrial isopods. **Symposium of the Zoological Society of London**, 53: 65-76.
- Hoese, B. & Janssen, H.H. 1989. Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. **Monitore Zoologico Italiano**, 4: 153-157.
- Holmquist, J.G. 1982. The functional morphology of gnathopods: importance in grooming, and variation with regard to habitat, in talitroidean amphipods. **Journal of Crustacean Biology**, 2(2): 159-179.
- Holmquist, J.G. 1989. Grooming structure and function in some terrestrial Crustacea. *In*: Felgenhauer, B.; Watling, L. & Thistle, A.B, (Eds). **Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea**. Rotterdam, Netherlands, A.A. Balkema. pp. 95-114.
- Hurley, D.E. 1968. Transition from water to land in amphipod crustaceans. **American Zoologist**, 8(3): 327-353.
- Jacques, F. 1989. The seta systems of crustaceans: types of setae, groupings, and functional morphology. *In*: Felgenhauer, B.; Watling, L. & Thistle, A.B, (Eds). **Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea**. Rotterdam, Netherlands, A.A. Balkema. p. 1-13.
- Jones, D.A. 1972. Aspects of the ecology and behaviour of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) and *O. kuhlli* de Hann (Crustacea: Ocypodidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 8:31-43.
- Karlbrink, F. 1969. Distribution and dispersal of Talitridae in souththern Sweden. **Oikos**, 20: 327-334.
- Koepcke, H.W & Koepcke, M. 1953. Contribucion al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards & Lucas (Decapoda, Crustacea). **Publicaciones del Museo de Historia Natural de Lima, Ser. A., Zool.**, 13:1-46.
- Libardi, P.L. 2005. **Dinâmica da Água no Solo**. São Paulo, Edusp. 335p.
- Luppi, T.A.; Spivak, E.D. & Anger, K. 2001. Experimental studies on predation and cannibalism of the settlers of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 265(1): 29-48.
- Maitland, D.P. 1990. Carapace and branquial water circulation, and water-retalted behaviours in the semafore crab *Heloecius cordiformis* (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). **Marine Biology**, 105: 275-286.
- Manning, R.B. & Chace, F.A. 1990. **Decapod and stomatopod crustacea from ascension Island, South Atlantic Ocean**. Washington, Smithsonian Institution Press. 104p.
- Manzoni, J. & D’Incao, F. 2007. O modelo do caranguejo *Neohelice granulata* Dana, 1851 como alternativa no ensino da bioecologia dos crustáceos decápodos. **Cadernos de Ecologia Aquática**, 2(1): 19-23.

- Martin, J.W. & Davis, G.E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. **Science Series. Natural History Museum of Los Angeles**, 39: 1- 124.
- Mason, C.A. 1970. Function of the pericardial sacs during the molt cycle in the land crab *Gecarcinus lateralis*. **Journal of Experimental Zoology**, 174(4): 381-390.
- Masunari, S. 2006. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 23(4): 901-914.
- Matsuoka, T. & Suzuki, H. 2011. Setae for gill-cleaning and respiratory-water circulation of ten species of Japanese ocypodid crabs. **Journal of Crustacean Biology**, 31(1): 9-25.
- McLaughlin, P.A. 1983. Internal anatomy. In: Mantel, L.H. (Ed.). **The Biology of Crustacea**. New York, Academic Press. v. 5, p. 1-52.
- McMahon, B.R. & Burggren, W.W. 1979. Respiration and adaptation to the terrestrial habitat in the land hermit crab *Coenobita clypeatus*. **Journal of Experimental Biology**, 79(1): 265-281.
- McMahon, B.R. & Burggren, W.W. 1988. Respiration. In: Burggren, W.W. & McMahon, B.R. (Eds.). 1988. **Biology of the Land Crabs**. Cambridge, UK., Cambridge University Press. p. 249-297.
- Miller, D.C. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. **Zoologica**, 46: 89-99.
- Milne, L.J. & Milne, M.J. 1946. Notes on the behavior of the ghost crab. **American Naturalist**, 80: 362-380.
- Milne-Edwards, H. 1851. Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la morphologie de ces animaux. **Annales de Sciences Naturelles, Zoologie**, 16 (3): 221-291 (1-71).
- Melo, G.A.S. 1996. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro**. São Paulo, Plêiade. 604p.
- Melo, G.A.S. 1998. Malacostraca – Eucarida - Brachyura - Oxyrhyncha and Brachyrhyncha. In: Young, P.S. (Ed.). **Catalogue of Crustacea of Brazil**. Rio de Janeiro, Museu Nacional. p. 415-451. (Série Livros n.6).
- Mocquard, F. 1883. Recherches anatomiques sur l'estomac des crustacés Podophthalmes. **Annales des Sciences Naturelles. Zoologie et Paleontologie**, 16: 1-311.
- Müller, F. 1869. **Facts and arguments for Darwin**. London, John Murray. 152p.
- Ng, P.; Guinot, D. & Davir, P. 2008. *Systema Brachyurorum*: Part I. An Annotated Checklist of Extant Brachyuram Crabs of the World. **The Raffles Bulletin of Zoology**, 17: 1-286.
- Nicolau, C.F. & Oshiro, L.M.Y. 2007. Distribuição espacial, sazonal e estrutura populacional do caranguejo *Aratus pisonii* (H. Milne-Edwards) (Crustacea, Decapoda, Sesarmidae) do manguezal de Itacuruçá, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 24(2): 463-469.
- Niem, V.H. 1993. Phylogenetic and systematic position of *Sesarma rubripes* Rathbun, 1897 (Brachyura: Grapsidae). **Zoologische Mededelingen**, 67: 185-195.
- Nordhaus, I.; Diele, K. & Wolff, M. 2009. Activity patterns, feeding and burrowing behaviour of the crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in a high intertidal mangrove forest in North Brazil. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 374(2): 104-112.

- Ogawa, E.F. 1977. Notas bioecológicas sobre *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) no Estado do Ceará (Crustacea: Brachyura). **Arquivos de Ciências do Mar**, 17(2): 107-113.
- O'Mahoney, P.M. & Full, R.J. 1984. Respiration of crabs in air and water. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 79(2): 275-282.
- Pearse, A.S. 1914. On the Habits of *Uca Pugnax* (Smith) and *U. Pugilator* (Bosc). **Transactions of the Wisconsin academy of Sciences, Arts and Letters.**, 17(2): 791-802.
- Pohle, G. & Telford, M. 1981. Morphology and classification of decapod crustacean larval setae: a scanning electron microscope study of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura: Pinnotheridae). **Bulletin of Marine Science**, 31(3): 736-752.
- Powers, L.W. & Bliss, D.E. 1983. Terrestrial adaptations. In: Vernberg, F.J. & Vernberg, W.B. (Eds.). **Environmental Adaptations, The biology of Crustacea**. Rotterdam, A.A. Balkema. v.8, p. 271-333.
- Quinn, R.H. 1980. Mechanisms for obtaining water for flotation feeding in the soldier crab *Mictyris longicarpus* Latreille, 1806 (Decapoda: Mictyridae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 43:49-60.
- Rathbun, M.J. 1918. The grapsoid crabs of America. **Bulletin of the United States National Museum**, 97: 1-461.
- Reinert, D.J. & Reichert, J.M. 2006. **Propriedades física do solo**. Santa Maria: Universidade Federal de Santa Maria/Centro de Ciências Rurais. 18p.
- Rosenberg, M.S. 2001. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the genus *Uca*. **Journal of Crustacean Biology**, 21(3): 839-869.
- Sankarankutty, H.J. 1968. The first male pleopod in Norwegian decapod Brachyura. **Sarsia**, 31: 43-55.
- Sakai, K.; Türkay, M. & Yang, S.L. 2006. Revision of the *Helice/Chasmagnathus* complex (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft**, 565: 1-84.
- Schembri, P.J. 1981. The functional morphology of the branchial chambers and associated structures of *Ebalia tuberosa* (Crustacea: Decapoda: Leucosiidae), with special reference to ventilation of the egg-mass. **Journal of Zoology**, 195: 423-436.
- Schmidt, C. & Wägele, J.W. 2001. Morphology and evolution of respiratory structures in the pleopod exopodites of terrestrial Isopoda (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Acta Zoologica**, 82(4): 315-330.
- Schubart, C.D.; Cuesta, J.A.; Diesel, R. & Felder, D. L. 2000. Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of nonmarine lineages within the American grapsoid crabs (Crustacea: Brachyura). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 15(2): 179-190.
- Secretan, S. 1980. Le plan de base du "squelette axial" d'un Crustacé décapode macroure et sa terminologie. **Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences** (Paris), sér.D, 291: 877-880.
- Secretan, S. 1998. The sella turcica of crabs and the endophragmal system of decapods. **Journal of Natural History**, 32: 1753-1767.
- Secretan, S. 2002. La lame de jonction, base de l'organisation phragmal edes décapodes brachyours. **Crustaceana**, 75 (3-4): 637-641.

- Secretan-Rey, S. 2002. Monographie de squelette axial de *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758). **Zoosystema**, 24(1): 81-176.
- Silva, R. & Oshiro, L.M.Y. 2002. Aspectos da reprodução do caranguejo guaiamum, *Cardisoma guanhumi* Latreille (Crustácea, Decapoda, Gecarcinidae) da Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 19(2): 71-78.
- Spicer, J.I.; Moore, P.G. & Taylor, A.C. 1987. The physiological ecology of land invasion by the Talitridae (Crustacea: Amphipoda). **Proceedings of the Royal Society of London, Series B. Biological sciences**, 232(1266): 95-124.
- Spivak, E.D. 2010. The crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*: an emergent animal model from emergent countries. **Helgoland Marine Research**, 64(3): 149-154.
- Stachowitsch, M. 1992. **The Invertebrates: An Illustrated Glossary**. New York, Wiley-Liss. 676p.
- Stamhuis, E.J.; Dauwe, B. & Videler, J.J. 1998. How to bite the dust: morphology, motion pattern and function of the feeding appendages of the deposit-feeding thalassinid shrimp *Callinassa subterranea*. **Marine Biology**, 132(1): 43-58.
- Števdčić, Z. 1971. The main features of brachyuran evolution. **Systematic Zoology**, 20 (3): 331-340.
- Števdčić, Z. 2005. The reclassification of Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Fauna Croatica**, 14(1): 1-159.
- Strickler, J.R. & Bal, A.K. 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 70(9): 2656-2659.
- Tavares, M. 1990. Considerations sur la position systématique du genre *Ucides* Rathbun, 1897 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). **Boletim do Museu Nacional**, 342: 1-8.
- Tavares, M. & Secretan, S. 1993. La notion de thelycum et de spermatheque chez les Crustacés Decapodes. **Comptes Rendus de L'Académie des Sciences**. 316: 133-138.
- Teixeira, R.L. & Sá, H.S. 1998. The use of bromeliads as an alternative shelter by the grapsid crab, *Metasesarma rubripes* (Rathbun, 1897) of southeast Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello-Leitão**, 8: 13-20.
- Thomas, W.J. 1970. The setae of *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). **Journal of Zoology**, 160: 91-142.
- Thurman, C.L.; Faria, S.C. & McNamara, J.C. 2013. The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. **Marine Biodiversity Records**, 6(e1): 1-21.
- Watling, L. 1969. A classification system for crustacean setae based on the homology concept. In: Felgenhauer, B.; Watling, L. & Thistle, A.B, (Eds). **Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea**. Rotterdam, Netherlands, A.A. Balkema. p.15-26.
- Warner, G.F. 1967. The life history of the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. **Journal of Zoology**, 153: 321-335.
- Warner, G. F. 1977. **The biology of crabs**. Londres, Elek science. 202p.
- Willians, A.B. 1978. True Crabs. In: Fischer, W. (Ed.). **FAO Species identification sheets for Fishery Purposes Western Central Atlantic Fishing Área 31**. Rome, FAO. V.6.
- Wolcott, T.G. 1976. Uptake of soil capillary water by ghost crabs. **Nature**, 264: 756-757.

Wolcott, T.G. 1984. Uptake of interstitial water from soil: mechanisms and ecological significance in the ghost crab *Ocypode quadrata* and two gecarcinid land crabs. **Physiological Zoology**, 57(1): 161-184.

Relação do material estudado em cada uma das áreas de trabalho (estudo do esqueleto axial e quetotaxia) e a relação dos respectivos números de tombo. Todos os lotes pertencem à coleção do Laboratório de Carcinologia do Museu de Zoologia da USP (MZUSP).

Superfamília Ocypodoidea

Família Ocypodidae

Ocypode quadrata

Esqueleto axial: 32528 (1♂); 32529 (1♂); 32530 (1♀); 32531 (1♀)

Cerdas: 32528 (1♂); 32529 (1♂); 32531 (1♀)

Uca burgersi

Esqueleto axial: 32543 (1♀); 32545 (1♂); 32546 (2♂)

Cerdas: 32544 (2♂); 32545 (1♂)

Uca leptodactyla

Esqueleto axial: 32511 (2♂); 32513 (1♂); 32514 (1♀); 32515 (2♂)

Cerdas: 32512 (1♂); 32513 (1♂); 32514 (1♀); 32516 (1♂)

Uca maracoani

Esqueleto axial: 32551 (2♂); 32553 (1♀)

Cerdas: 32552 (2♂); 32553 (1♀)

Uca mordax

Esqueleto axial: 32559 (2♂); 32561 (1♀); 32562 (1♀)

Cerdas: 32559 (2♂); 32560 (1♂); 32562 (1♀)

Uca rapax

Esqueleto axial: 32517 (2♂); 32519 (1♂); 32520 (1♀); 32521 (1♂)

Cerdas: 32518 (2♂); 32520 (1♀)

Uca thayeri

Esqueleto axial: 32538 (1♀); 32539 (1♂ e 1♀); 32542 (2♂)

Cerdas: 32539 (1♂ e 1♀); 32540 (1♂)

Uca uruguayensis

Esqueleto axial: 32525 (1♀); 32526 (3♂);

Cerdas: 32525 (1♀); 32527 (1♂)

Uca victoriana

Esqueleto axial: 32554 (1♂); 32556 (1♀); 32557 (1♂); 32558 (1♀)

Cerdas: 32555 (1♂); 32556 (1♀);

Uca vocator

Esqueleto axial: 32507 (2♂); 32509 (1♀); 32510 (1♀)

Cerdas: 32508 (1♂ e 1♀); 32510 (1♀)

Família Ucididae

Ucides cordatus

Esqueleto axial: 32577 (1♂); 32578 (1♂); 32579 (1♀)

Cerdas: 32579 (1♀)

Superfamília Grapsoidea

Família Gecarcinidae

Cardisoma guanhumi

Esqueleto axial: 32522 (1♂); 32589 (1♂); 32524 (1♀)

Cerdas: 32523 (1♂); 32524 (1♀)

Johngarthia lagostoma

Esqueleto axial: 32563 (1♀); 32564 (1♂); 32566 (1♀)

Cerdas: 32563 (1♀); 32564 (1♂); 32565 (1♀)

Família Grapsidae

Geograpsus lividus

Esqueleto axial: 32574 (1♀)

Cerdas: 32574 (1♀)

Goniopsis cruentata

Esqueleto axial: 32533 (1♂); 32534 (1♀)

Cerdas: 32532 (1♀); 32533 (1♂); 32534 (1♀)

Grapsus grapsus

Esqueleto axial: 32567 (1♂); 32568 (1♀); 32570 (1♂)

Cerdas: 32568 (1♀); 32569 (1♂)

Pachygrapsus transversus

Esqueleto axial: 32503 (2♂); 32506 (1♀)

Cerdas: 32504 (1♀); 32505 (1♂); 32506 (1♀)

Família Sesarmidae

Aratus pisonii

Esqueleto axial: 32547 (1♀); 32548 (2♂)

Cerdas: 32547 (1♀); 32549 (1♂)

Armases angustipes

Esqueleto axial: 32571 (1♀); 32572 (1♂)

Cerdas: 32571 (1♀); 32572 (1♂); 32573 (1♂)

Armases rubripes

Esqueleto axial: 32535 (2♂); 32537 (1♂)

Cerdas: 32536 (1♂ e 1♀); 32537 (1♂)

Sesarma rectum

Esqueleto axial: 32575 (1♀); 32576 (1♀)

Cerdas: 32575 (1♀); 32576 (1♀)

Família Varunidae

Neohelice granulata

Esqueleto axial: 32498 (2♂); 32499 (2♀); 32501 (1♀)

Cerdas: 32500 (1♂); 32501 (1♀)