

Juliana Cristina Bertacini de Moraes

Revisão taxonômica e análise cladística de *Aegla* Leach, 1820
(Crustacea, Anomura, Aeglidae) com ocorrência nas bacias
hidrográficas do Alto Paraná e do Alto Uruguai

Taxonomic revision and cladistic analysis of *Aegla* Leach, 1820
(Crustacea, Anomura, Aeglidae) with occurrence at High Paraná
and High Uruguay hydrographic basins

São Paulo

2016

Juliana Cristina Bertacini de Moraes

Revisão taxonômica e análise cladística de *Aegla* Leach, 1820
(Crustacea, Anomura, Aeglidae) com ocorrência nas bacias
hidrográficas do Alto Paraná e do Alto Uruguai

Taxonomic revision and cladistic analysis of *Aegla* Leach, 1820
(Crustacea, Anomura, Aeglidae) with occurrence at High Paraná
and High Uruguay hydrographic basins

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientador: **Prof. Dr. Sérgio Luiz de
Siqueira Bueno**

São Paulo

2016

Moraes, Juliana Cristina Bertacini de.

Revisão taxonômica e análise cladística de *Aegla* Leach, 1820 (Crustacea, Anomura, Aeglidae) com ocorrência nas bacias hidrográficas do Alto Paraná e do Alto Uruguai / Juliana Cristina Bertacini de Moraes; orientador Sérgio Luiz de Siqueira Bueno -- São Paulo, 2016.

296 f.

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Decapoda. 2. Filogenia. 3. Microscopia Eletrônica. 4. Taxonomia. I. Bueno, Sérgio Luiz de Siqueira. II. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia. III. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Sérgio Luiz de Siqueira Bueno
(Orientador)

Agradecimentos

Ao meu orientador, Professor Doutor Sérgio Luiz de Siqueira Bueno, pelos ensinamentos, por estar sempre disponível, pela paciência, por não medir esforços para conseguirmos fazer viagens de campo e sempre com sua presença, por ter aceitado as minhas ideias e, enfim, ter aceitado entrar numa linha um tanto diferente daquela com a qual ele já trabalhava. Muito obrigada!

Ao Professor Doutor Marcos Domingos de Siqueira Tavares pela disponibilidade em auxiliar em toda a parte de revisão taxonômica deste trabalho e, também, por disponibilizar todo o material da coleção carcinológica do MZUSP necessário para o desenvolvimento deste doutoramento.

Agradeço, também, à professora doutora Mônica de Toledo-Piza por disponibilizar seu laboratório e seus equipamentos ópticos para que este estudo pudesse ser enriquecido com fotos coloridas de ótima qualidade.

Ao Professor Doutor Fernando Luís Medina Mantelatto e às suas alunas, Mariana Terossi e Raquel Corrêa Buranelli, obrigada por terem realizado todos os procedimentos ligados à Biologia Molecular e, ainda, por terem contribuído para que um dos capítulos desta tese pudesse trazer resultados e discussões significativos para os estudos de eglídeos.

Agradeço aos técnicos, Ênio Mattos e Phillip Lenktaits, do Departamento de Zoologia-USP, por auxiliarem nas sessões de Microscopia Eletrônica de Varredura sempre com muito profissionalismo, dedicação e paciência para que as imagens fossem as melhores possíveis.

Agradeço às técnicas Joana d'Arc de Jesus Pinto e Maria José de Souza Coelho, da Coleção de Carcinologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, por todo o auxílio prestado durante minhas visitas à coleção.

Aos doutores André Trevisan e José Roberto Debastiani Júnior, agradeço por terem auxiliado a mim e ao Sérgio em algumas das viagens de campo. À mestra Amanda Coronato Ribeiro, que após alguns encontros para estudo se tornou uma amiga querida, obrigada por ter “quebrado a cabeça” comigo e por ter compartilhado tantas ideias durante esse último ano.

Meus agradecimentos a esta Instituição de Ensino, ao Instituto de Biociências (IB), ao Departamento de Zoologia, ao Laboratório de Microscopia Eletrônica do IB (Prof. Dr. Alberto Augusto Gonçalves de Freitas Castro Ribeiro), ao Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Prof. Dra. Paula Beatriz Araújo), ao Museu Nacional (Profa. Dra. Cristiana Serejo), ao Museu de História Natural Capão da Imbuia (Curadora Odete Lopez Lopes), ao Smithsonian Institution National Museum of Natural History (Prof. Dr. Rafael Lemaitre e especialista em museu Karen Reed), à COTEC (Comissão Técnico Científica do Instituto Floresta), ao PETAR (Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira), à Estação Biológica de Boraceia, à Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, à prefeitura de Piquete – SP e à agência Parque Aventuras (Jurandir e Benedito) por tornarem possível a realização deste estudo, autorizando viagens, coletas e análise de exemplares.

Agradeço, também, a todos da minha família, por sempre me apoiarem, entenderem minhas ausências e acreditarem no meu esforço para fazer sempre o meu melhor.

Por fim, agradeço à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), pela bolsa regular de doutorado concedida (processo 2012/16083-0), tornando esta pesquisa viável por meio de seu auxílio financeiro.

Sumário

Introdução Geral	1
A família Aeglidae Dana, 1852	2
Referências bibliográficas	10
Objetivos	16
Capítulo 1. Morphological and molecular data reveal the cryptic diversity among populations of <i>Aegla paulensis</i> (Decapoda, Anomura, Aeglidae), with descriptions of four new species and comments on dispersal routes and conservation status	17
Abstract	18
Key words	18
Introduction	19
Material & Methods	21
Sampling area.....	21
Morphological data	22
Molecular data	29
Results	37
Taxonomic review of the <i>Aegla paulensis</i> species complex	37
<i>Aegla paulensis</i> Schmitt, 1942, s. str.	37
<i>Aegla rosanae</i> Campos Jr., 1998, new status	44
<i>Aegla lancinhas</i> Bond-Buckup & Buckup, 2015 (in Santos <i>et al.</i> 2015)	51
<i>Aegla vanini</i> Moraes, Tavares & Bueno new species	52
<i>Aegla japi</i> Moraes, Tavares & Bueno new species	59
<i>Aegla jaragua</i> Moraes, Tavares & Bueno new species	65
<i>Aegla jundiai</i> Moraes, Tavares & Bueno new species	71
Molecular data	91

Discussion	93
Biogeography and Dispersal Route	93
Diversity and Conservation status	96
Key to the species in the <i>Aegla paulensis</i> complex	106
Acknowledgements	107
References	108
Capítulo 2. Taxonomic review of <i>Aegla marginata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. lat. (Decapoda, Anomura, Aeglidae) with description of a new species	120
Abstract	121
Key words	121
Introduction	121
Material & Methods	124
Results & Discussion	126
Taxonomy	126
Família Aeglidae Dana, 1852	126
<i>Aegla</i> Leach, 1820	126
<i>Aegla marginata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994, s. str.	126
<i>Aegla quilombola</i> n. sp.	131
Acknowledgements	146
References	147
Capítulo 3. Morfologia externa dos tubos sexuais em espécies do gênero <i>Aegla</i> , Leach 1820 (Decapoda, Anomura, Aeglidae)	152
Introdução	152
Objetivo	154
Material & Métodos	155
Resultados	156

Descrições por espécie analisada.....	157
<i>Aegla brevipalma</i> Bond-Buckup & Santos, 2012	157
<i>Aegla camargoi</i> Buckup & Rossi, 1977	157
<i>Aegla castro</i> Schmitt, 1942	158
<i>Aegla cavernicola</i> Türkay, 1972	158
<i>Aegla franca</i> Schmitt, 1942	159
<i>Aegla japi</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	159
<i>Aegla jaragua</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	160
<i>Aegla jarai</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	161
<i>Aegla jundiai</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	161
<i>Aegla laevis</i> Latreille, 1818	162
<i>Aegla lancinhas</i> Bond-Buckup & Buckup, 2015	162
<i>Aegla lata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	163
<i>Aegla leptochela</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	163
<i>Aegla leptodactyla</i> Buckup & Rossi, 1977	164
<i>Aegla marginata</i> s. str. Bond-Buckup & Buckup, 1994	164
<i>Aegla microphthalma</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	165
<i>Aegla muelleri</i> Bond-Buckup & Buckup, 2010	165
<i>Aegla neuquensis</i> Schmitt, 1942	166
<i>Aegla oblata</i> Bond-Buckup & Santos, 2012	166
<i>Aegla odebrechtii</i> Müller, 1876	167
<i>Aegla papudo</i> Schmitt, 1942	167
<i>Aegla parana</i> Schmitt, 1942	168
<i>Aegla parva</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	168
<i>Aegla paulensis</i> s. str. Schmitt, 1942	169
<i>Aegla perobae</i> Hebling & Rodrigues, 1977	169
<i>Aegla pomerana</i> Bond-Buckup & Buckup, 2010	170
<i>Aegla quilombola</i> Moraes, Tavares & Bueno, em preparação	170

<i>Aegla rosanae</i> Campos Júnior, 1998 revalidada, submetido	171
<i>Aegla schmitti</i> Hobbs III, 1979	171
<i>Aegla singularis</i> Ringuelet, 1948	172
<i>Aegla spinipalma</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	172
<i>Aegla spinosa</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	173
<i>Aegla strinatii</i> Türkay, 1972	173
<i>Aegla vanini</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	174
<i>Aegla</i> sp. 1	174
<i>Aegla</i> sp. 2	175
<i>Aegla</i> sp. 3	175
<i>Aegla</i> sp. 4	176
Discussão	216
Referências bibliográficas	218
Capítulo 4. Análise cladística de um grupo de espécies do gênero <i>Aegla</i> Leach, 1820 com base em caracteres morfológicos	221
Introdução	221
Objetivos	224
Material & Métodos	225
Espécies estudadas.....	225
Detalhamento das localidades dos materiais analisados.....	230
Obtenção dos dados morfológicos de <i>Aegla</i> Leach, 1820	236
Metodologia da análise filogenética	237
Resultados	238
Lista de caracteres.....	238
Figuras esquemáticas representativas de alguns estados de caráter	252
Matriz de dados	266
Cladogramas	267
Discussão	269

A topologia com otimização ACCTTRAN	269
O consenso estrito	273
A problemática da obtenção dos caracteres morfológicos	274
Referências bibliográficas	278
Discussão Geral e Conclusões	282
Resumo	284
Abstract	285
Apêndice 1	286
Referências bibliográficas	289
Apêndice 2	293
Legendas das pranchas	296

Introdução Geral

Esta tese está dividida em quatro capítulos nos quais são abordados estudos relacionados à Taxonomia, à Morfologia Externa e à Filogenia de crustáceos eglídeos com ocorrência nas bacias hidrográficas do Alto Paraná e do Alto Uruguai.

Os dois primeiros capítulos tratam de revisões taxonômicas de dois complexos de espécies, respectivamente de *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 e de *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994.

O terceiro capítulo compila todas as espécies estudadas durante o curso do Doutorado em relação à morfologia externa dos tubos sexuais presentes nas coxas dos quintos pereópodes dos indivíduos machos.

Por último, o quarto capítulo aborda os caracteres levantados e estudados a fim de se obter uma análise cladística com base na morfologia externa das espécies propostas, bem como traz uma discussão sobre os hábitos de vida e suas possíveis interferências nos resultados obtidos e nos estudos filogenéticos em geral.

Ao final desta tese são apresentados, ainda, um portfólio com fotos da vista dorsal das espécies aqui estudadas e uma lista de todas as espécies de *Aegla* Leach, 1820 descritas até o momento.

Nesta introdução pretende-se fazer uma abordagem objetiva sobre o conhecimento disponível na literatura científica sobre Taxonomia e Filogenia envolvendo os crustáceos eglídeos, grupo que vem sendo foco dos estudos do Laboratório de Carcinologia do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP) desde 2003, a fim de atualizar o leitor sobre as pesquisas já realizadas nos campos citados acima, bem como apresentar as justificativas

para realização do presente estudo e as novidades que foram produzidas durante o período do Doutorado.

A família Aeglidae Dana, 1852

A família Aeglidae Dana, 1852 compreende três gêneros, sendo dois deles monotípicos e fósseis, *Haumuriaegla glaessneri* Feldmann, 1984 e *Protaegla miniscula* Feldmann *et al.*, 1998, e *Aegla* Leach, 1820, único com representantes na fauna atual. Os dois gêneros fósseis mencionados, datados do período Cretáceo e provenientes de sedimento marinho da Nova Zelândia e do México, respectivamente, evidenciam a origem marinha da família.

O gênero *Aegla*, porém, constitui-se no único táxon de Decapoda Anomura totalmente adaptado ao ambiente de água doce e encontrado exclusivamente em águas continentais da América do Sul, tendo como limites setentrional e meridional de ocorrência registrados, respectivamente, o município de Claraval, Estado de Minas Gerais, Brasil (20°18'47''S, 047°16'37''W) e as ilhas Duque de York (50°37'S, 075°19'W), no Chile (Bueno *et al.*, 2007; Oyanedel *et al.*, 2011).

Atualmente, 78 espécies e subespécies de *Aegla* encontram-se descritas, das quais 47 espécies são encontradas no Brasil, 22 no Chile, 14 na Argentina, quatro no Uruguai, uma na Bolívia e uma no Paraguai (McLaughlin *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2014; Santos *et al.*, 2015) (Apêndice 1).

Várias são as propostas a respeito da colonização das águas continentais pelos representantes do gênero *Aegla*. Ortmann (1902), Feldmann (1984) e Feldmann *et al.*

(1998), com estudos baseados em similaridades gerais, sugeriram que as espécies atuais de eglídeos no território chileno são as mais primitivas e que a dispersão se deu de oeste para leste no continente sul-americano. Já Schmitt (1942b) e Morrone & Lopretto (1994) sugeriram que as espécies se deslocaram em direção oeste a partir do lado Atlântico e que, dessa maneira, as espécies chilenas seriam as mais derivadas.

Mais recentemente, o trabalho de Pérez-Losada *et al.* (2004) ofereceu suporte à hipótese de Ortmann (1902), Feldmann (1984) e Feldmann *et al.* (1998) de que o surgimento do táxon *Aegla* em águas continentais ocorreu no lado oeste da América do Sul com posterior dispersão para o leste. Para explicar esse padrão de irradiação dos eglídeos no continente sul-americano, Pérez-Losada *et al.* (2004) argumentam que transgressões marinhas eram frequentes num período em que a formação da Cordilheira dos Andes ainda estava em seu início (em torno de 90-60 milhões de anos atrás) e que, de tempos em tempos, as águas do oceano Pacífico cobriam vastas áreas de planície do lado oeste da América do Sul. Durante esse período foi possível, então, que os ancestrais dos eglídeos atuais colonizassem ambientes de água doce, tendo o gênero *Aegla* se estabelecido há aproximadamente 60 milhões de anos. Com o continuado soerguimento dos Andes, muitas paleobacias que antes drenavam em direção ao Pacífico, começaram a fluir em direção leste. Mediante comunicações destas massas de água com as das paleobacias dos rios Paraná e Uruguai, há cerca de 43 milhões de anos, criaram-se condições para a irradiação de *Aegla* em direção leste, incluindo as regiões brasileiras atualmente banhadas por essas duas bacias hidrográficas.

No que concerne questões taxonômicas, semelhanças morfológicas entre os espécimes de *Aegla* e os exemplares da família Galatheidae Samouelle, 1819, fizeram com que Aeglidae fosse originalmente colocada dentro da superfamília Galatheoidea Samouelle, 1819, juntamente com as famílias Galatheidae, Porcellanidae Haworth,

1825 e Chirostylidae Ortmann, 1892 (Schmitt, 1942b; Bowman & Abele, 1982; Martin & Abele, 1986, 1988), proposta que foi mantida até recentemente por Martin & Davis (2001).

Entretanto, Martin & Abele (1986) já listavam características de Aeglidae que demonstravam sua equivocada posição na classificação taxonômica. No seu trabalho, os autores mostram que os eglídeos atuais diferem dos outros anomuros em três frentes, a ecológica, sendo a única família de Anomura restrita à água doce; a biogeográfica, por serem endêmicos à América do Sul temperada e subtropical; e a morfológica, tendo como exclusividade a presença de brânquias do tipo tricobrânquia e superfície dorsal da região correspondente à metade posterior da carapaça subdividida por uma série de suturas não compartilhadas pelos outros Galatheoidea.

Em uma recente publicação sobre uma classificação geral para os Crustacea Anomura, McLaughlin *et al.* (2007) propõem a retirada dos Aeglidae dos Galatheoidea, criando uma superfamília exclusiva para o táxon chamada Aegloidea Dana, 1852. Nesse trabalho, apoiado em análise cladística baseada em 79 caracteres morfológicos externos, os autores listam quatro apomorfias dos eglídeos para justificar a inclusão dos Aeglidae em uma superfamília exclusiva, Aegloidea Dana, 1852:

1) Redução do número de segmentos do palpo mandibular de três para dois (compartilhado com Hippidae Latreille, 1825 e Kiwaidae Macpherson, Jones & Segonzac, 2005);

2) Projeção mediana desenvolvida no terceiro esternito torácico (compartilhado com Kiwaidae e Pylojacquesidae McLaughlin & Lemaitre, 2001);

3) Modificação morfológica nas coxas do quinto par de pereópodes dos machos formando um tubo sexual (característica homóloga entre eglídeos, cenobítídeos e pagurídeos, entretanto, ocorrem modificações únicas para cada família); e

4) Presença de uma sutura longitudinal na superfície dorsal do télson, característica atribuída exclusivamente aos eglídeos.

Adicionalmente, McLaughlin *et al.* (2007) mencionam as evidências moleculares encontradas por Pérez-Losada *et al.* (2002, 2004), as quais também sugerem o status de superfamília própria para inclusão de Aeglidae.

Dessa maneira, a composição de Anomura, a partir do referido trabalho, compreendia sete superfamílias: Hippoidea (Hippidae, Albuneidae e Blepharipodidae), Lithodoidea (Lithodidae e Hapalogastridae), Aegloidea (Aeglidae), Lomisoidea (Lomisidae), Kiwaoidea (Kiwaidae), Galatheoidea s. str. (Galatheidae, Chirostylidae e Porcellanidae) e Paguroidea s. str. (Coenobitidae, Paguridae, Parapaguridae, Diogenidae, Pylochelidae, Pylojacquesidae).

No mais recente estudo publicado relacionado à filogenia de Anomura, Schnabel *et al.* (2011), procurando estabelecer o status de Galatheoidea por meio de dados genéticos, de morfologia corpórea de larvas e adultos e de ultraestrutura do espermatozoide, propuseram uma nova mudança, na qual retiram também os Chirostylidae dos Galatheoidea, criando a superfamília Chirostyloidea.

Em relação ao proposto por McLaughlin *et al.* (2007), de modo geral, houve mudança apenas no que diz respeito ao status de Chirostylidae, cujos representantes compartilham Chirostyloidea com Kiwaidae e Eumunididae A. Milne-Edwards & Bouvier, 1900, enquanto que os Galatheoidea são compostos por Galatheidae, Munididae Ahyong, Baba, Macpherson & Poore, 2010, Munidopsidae Ortmann, 1898 e Porcellanidae (Ahyong *et al.*, 2010; Schnabel & Ahyong, 2010; Schnabel *et al.*, 2011). Portanto, Aegloidea mantém-se válida e contendo somente Aeglidae.

O gênero *Aegla* Leach, 1820 foi designado com base em material do Chile originalmente determinado por Latreille (1818) como sendo *Galathea laevis*, espécie

que passou a ser designada, então, por *Aegla laevis*. Segundo Schmitt (1942b), tal identificação teria se dado porque Latreille julgou que o material analisado era proveniente de ambiente marinho e não de água doce. No que diz respeito ao Brasil, a primeira espécie descrita foi *Aegla odebrechtii* Müller, 1876, com ocorrência em riachos tributários do rio Itajaí, estado de Santa Catarina.

Waldo L. Schmitt foi um dos pesquisadores que contribuiu significativamente para o aumento do conhecimento da riqueza de espécies de *Aegla*. Schmitt (1942a), descrevendo inicialmente duas espécies, *Aegla conceptionensis* e *A. abtao*, ambas com ocorrência no Chile. Em seguida, publicou uma monografia na qual descreveu mais 13 espécies e duas subespécies, apresentando ainda uma discussão sobre biogeografia e uma chave de identificação, além de ter abordado a caracterização morfológica do grupo (Schmitt, 1942b).

No que diz respeito a espécies com ocorrência no território brasileiro, após os trabalhos de Schmitt (1942a,b), autores diversos publicaram descrições de mais dez espécies: *Aegla singularis* Ringuelet, 1948; *Aegla cavernicola* Türkay, 1972; *Aegla strinatii* Türkay, 1972; *Aegla camargoi* Buckup & Rossi, 1977; *Aegla franciscana* Buckup & Rossi, 1977; *Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi, 1977; *Aegla serrana* Buckup & Rossi, 1977; *Aegla plana* Buckup & Rossi, 1977; *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977; *Aegla schmitti* Hobbs III, 1978.

Anos após esses estudos, um novo trabalho de revisão com a descrição de 20 espécies foi publicado por Bond-Buckup & Buckup (1994). Nesse estudo, além das descrições originais, também são apresentadas revisões taxonômicas e duas chaves de identificação, uma para as espécies da região meridional chileno-argentina e outra para as espécies sul-brasileiras e peri-platinas. Entretanto, apesar de alguns anos antes ter sido publicado um trabalho bastante completo sobre a morfologia externa do gênero

Aegla por Martin & Abele (1988), no qual os autores descrevem e apresentam ilustrações de todas as estruturas que compõem esses animais e, ainda, propõem uma nova nomenclatura ao considerarem as rotações direcionadas para o lado interno que os quelípodos sofreram em sua evolução, as descrições de Bond-Buckup & Buckup (1994) se assemelham fortemente com as apresentadas por Schmitt (1942b), nas quais essa condição não foi considerada.

Após as descrições de 1994, foram publicadas descrições de mais 16 espécies do gênero (Campos Jr., 1998; Jara & Palacios, 1999; Bond-Buckup *et al.*, 2010a; Bond-Buckup *et al.*, 2010b; Santos *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2014; Santos *et al.*, 2015). No entanto, *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998 não foi considerada válida, tendo sido sinonimizada para *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 por Bond-Buckup & Buckup (2000).

Além disso, estudos morfológicos dos indivíduos imaturos também têm sido realizados, porém, descrições completas do jovem recém-eclodido estão disponíveis somente para sete espécies: *Aegla prado* Schmitt, 1942, *A. violacea* Bond-Buckup & Buckup, 1994, *A. platensis* Schmitt, 1942, *A. franca* Schmitt, 1942, *A. schmitti* Hobbs III, 1979, *A. paulensis* Schmitt, 1942 e *A. perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Bond-Buckup *et al.*, 1996; Bueno & Bond-Buckup, 1996; Bond-Buckup *et al.*, 1999; Francisco *et al.*, 2007; Teodósio & Masunari, 2007; Moraes & Bueno, 2013; Moraes & Bueno, 2015). Além desses trabalhos, também existem descrições dos jovens de *A. ligulata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e *A. longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994, mas essas podem ser consideradas incompletas por não conterem ilustrações das descrições apresentadas (Bond-Buckup *et al.*, 1999).

Sobre informações filogenéticas em que foram utilizados dados morfológicos, podem-se citar os trabalhos de Martin & Abele (1986), Pérez-Losada *et al.* (2002a),

McLaughlin *et al.* (2007) e Schnabel *et al.* (2011), os quais abordam, entre outros assuntos, a posição da família Aeglidae dentro da infraordem Anomura. Além disso, Schuldt *et al.* (1988) foram os pioneiros na utilização da análise cladística para resolver problemas internos da família Aeglidae, uma vez que, em seu trabalho, os autores propuseram as relações de parentesco em um cladograma para sete espécies de *Aegla* com ocorrência no Chile.

Estudos filogenéticos com base exclusivamente em caracteres moleculares, como o de Pérez-Losada *et al.* (2002b), investigaram as relações de parentesco entre 16 das 19 espécies e subespécies do Chile, enquanto que Pérez-Losada *et al.* (2004) publicaram a filogenia do gênero *Aegla*, utilizando 58 das 63 espécies e subespécies conhecidas até aquele momento, incluindo, ainda, seis espécies não descritas na ocasião.

Pérez-Losada *et al.* (2004) reconheceram cinco grupos monofiléticos, denominados pelos autores de clados A, B, C, D e E. Os clados A e B, mais primitivos, são compostos por espécies com ocorrência no Chile e Argentina. Os clados C, D e E incluem todas as espécies brasileiras, sendo que o clado D contém, também, espécies argentinas e uruguaias. Trabalhos subsequentes de Pérez-Losada *et al.* (2009), Santos *et al.* (2010) e Bond-Buckup *et al.* (2010a) mantêm, por exemplo, o monofiletismo do chamado clado C, no qual estão incluídas todas as espécies com ocorrência no estado de São Paulo (bacias hidrográficas dos rios Paraná e Uruguai). Entretanto, após a publicação do recente trabalho de Santos *et al.* (2013) com a descrição de duas espécies com ocorrência no estado do Rio Grande do Sul, mudanças de posição das espécies no cladograma são bastante evidentes, sendo que o referido clado C é apresentado como sendo não mais monofilético, mas parafilético.

No mais recente estudo com descrições de espécies, Santos *et al.* (2015) apresentam um cladograma de máxima verossimilhança baseado em caracteres moleculares com 18 espécies, correspondentes ao clado C sensu Pérez-Losada *et al.* (2004), mostrando esse clado como monofilético novamente. No entanto, problemas filogenéticos e taxonômicos, que podem ser detectados desde o estudo de Pérez-Losada *et al.* (2004) até Santos *et. al.* (2015) permanecem sem solução adequada e serão abordados com maior detalhamento no quarto capítulo desta tese.

Com a inconsistência dentre os trabalhos publicados baseados em filogenia molecular, trabalhos que abordem também a morfologia externa desse táxon se tornam relevantes. Para o grupo em questão, além da busca de caracteres para uma matriz de dados com fins filogenéticos, é clara a necessidade de, primeiramente, rever as descrições, a validade de espécies e a adequação dos caracteres que estão sendo utilizados na proposição de novas espécies.

Até o momento, mesmo com o passar dos anos e com os ganhos que as tecnologias relacionadas à obtenção de imagens nos trouxeram, muitos dos desenhos disponibilizados e das características mencionadas seguem os mesmos padrões do que foi apresentado no trabalho de Schmitt (1942b). Após as descrições de Bond-Buckup & Buckup (1994), em que uma chave de identificação para as espécies presentes naquele estudo foi disponibilizada, nenhuma outra chave foi publicada até o momento.

Por meio dessa breve passagem pela história taxonômica e filogenética dos anomuros, mais especificamente dos eglídeos, nota-se que este é um grupo que vem sendo estudado recentemente, dado o número de publicações atuais, mas que, ainda assim, muitas informações merecem ser levantadas e discutidas para que, de fato, esses organismos venham a ser compreendidos de maneira satisfatória.

Referências bibliográficas

- Ahyong, S.T; K. Baba; E. Macpherson & G.C.B. Poore. 2010. A new classification of the Galatheoidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Zootaxa* 2676: 57–68 (2010).
- Bond-Buckup, G. & L. Buckup. 1994. A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia* 32 (4): 159–346.
- Bond-Buckup, G. & L. Buckup. 2000. *Aegla rosanae* Campos Jr., um novo sinônimo de *Aegla paulensis* Schmitt (Crustacea, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17 (2): 385–386.
- Bond-Buckup, G.; A.P. Bueno & K.A. Keunecke. 1996. Primeiro estágio juvenil de *Aegla prado* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 1049–1061.
- Bond-Buckup, G.; A.P. Bueno & K.A. Keunecke. 1999. Morphological characteristics of juvenile specimens of *Aegla* (Decapoda, Anomura, Aeglidae). In: Schram FR, von Vaupel Klein JC (eds) *Crustacean and the biodiversity crisis: proceedings of the fourth international crustacean congress. vol 1*. Koninklijke Brill NV, Amsterdam, pp 371–381.
- Bond-Buckup, G.; C.G. Jara; L. Buckup; M. Pérez-Losada; A.A.P. Bueno; K.A. Crandall & S. Santos. 2010a. New species and new records of endemic freshwater crabs from the Atlantic Forest in southern Brazil (Anomura: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology* 30 (3): 495–502.
- Bond-Buckup, G.; C.G. Jara; L. Buckup; A.A.P. Bueno; M. Pérez-Losada & K.A. Crandall. 2010b. Description of a new species of Aeglidae, and new records of

- related species from river basins in Argentina (Crustacea, Anomura). *Zootaxa* 2343: 18–30.
- Bowman, T.E. & L.G. Abele. 1982. Classification of the recent Crustacea. In: Abele, L G (ed.), *The Biology of Crustacea*. Vol. 1. Systematics, Fossil Record and Biogeography. Academic Press, USA. p: 1-27.
- Brasil. Ministério do Meio Ambiente. Portaria nº 445, de 17 dezembro de 2014. Reconhece como espécies de peixes e invertebrados aquáticos da fauna brasileira ameaçadas de extinção aquelas constantes da "Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção - Peixes e Invertebrados Aquáticos". Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil, Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, 18 dez. 2014. Nº 245, Seção 1, p. 126.
- Bueno, A.A.P. & G. Bond-Buckup. 1996. Os estágios juvenis iniciais de *Aegla violacea* Bond-Buckup and Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Nauplius* 4: 39–47.
- Bueno, S.L.S.; R.M. Shimizu & S.S. Rocha. 2007. Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 27(4): 553–559.
- Campos Junior, O. 1998. Nova espécie do gênero *Aegla* da bacia do Rio Paraíba, Brasil (Anomura, Aeglidae). *Iheringia, Série Zoologia* 85: 137–140.
- Feldmann, R.M. 1984. *Haumuriaegla glaessneri* n. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglidae) from Haumurian (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 27: 379–385.

- Feldmann, R.M.; F.J. Vega; S.P. Applegate & G.A. Bishop. 1998. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology* 72: 79–90.
- Francisco, D.A.; S.L.S. Bueno & T.C. Kihara. 2007. Description of the first juvenile of *Aegla franca* Schmitt, 1942 (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). *Zootaxa* 1509: 17–30.
- Jara, C.G. & V.L. Palacios. 1999. Two new species of *Aegla* Leach (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae) from southern Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 112 (1): 106–119.
- Martin, J.W. & L.G. Abele. 1986. Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae), with comments on anomuran phylogeny. *Journal of Crustacean Biology* 6 (3): 576–616.
- Martin, J.W. & L.G. Abele. 1988. External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 453: 1–46.
- Martin, J.W. & G.E. Davis. 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series No. 39. 124 p.
- McLaughlin, P.A.; R. Lemaitre & U. Sorhannus. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its “fall-out”. *Journal of Crustacean Biology* 27 (1): 97–115.
- McLaughlin, P.A.; R. Lemaitre & K.A. Crandall. 2010. Annotated checklist of anomuran decapods crustaceans of the world (Exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea). Part III — Aegloidea. *Raffles Bulletin of Zoology* 23: 131–137.
- Moraes, J.C.B. & S.L.S. Bueno. 2013. Description of the newly-hatched juvenile of *Aegla paulensis* (Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Zootaxa* 3635: 501–519.

- Moraes, J.C.B. & S.L.S. Bueno. 2015. Description of the newly-hatched juvenile of *Aegla perobae* (Crustacea: Decapoda: Aeglidae). *Zootaxa* 3973: 491–510.
- Morrone, J.J. & E.C. Lopretto. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography* 21: 97–109.
- Ortmann, A.E. 1902. The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. *Proceedings of the American Philosophical Society* 41 (171): 267–400.
- Oyanedel, A.; C. Valdovinos; N. Sandoval; C. Moya; G. Kiessling; J. Salvo & V. Olmos. 2011. The southernmost freshwater anomurans of the world: Geographic distribution and new records of Patagonian aeglids (Decapoda: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology* 31 (3): 396–400.
- Pérez-Losada, M.; C.G. Jara; G. Bond-Buckup & K.A. Crandall. 2002a. Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs from Chile. *Journal of Crustacean Biology* 22: 304–313.
- Pérez-Losada, M.; C.G. Jara; G. Bond-Buckup; M.L. Porter & K.A. Crandall. 2002b. Phylogenetic position of the freshwater anomuran family Aeglidae. *Journal of Crustacean Biology* 22: 670–676.
- Pérez-Losada, M.; C.G. Jara; G. Bond-Buckup & K.A. Crandall. 2004. Molecular systematics and biogeography of the southern South American freshwater “crabs” *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) using multiple heuristic tree search approaches. *Systematic Biology* 53: 767–780.
- Pérez-Losada, M.; G., Bond-Buckup; C.G. Jara & K.A. Crandall. 2009. Conservation assessment of Southern South American freshwater ecoregions on the basis of

- the distribution and genetic diversity of crabs from the genus *Aegla*.
Conservation Biology 23 (3): 692–702.
- Santos, S.; G. Bond-Buckup; M. Pérez-Losada; C.G. Jara; K.A. Crandall & L. Buckup.
2010. New records and description of a new species of Aeglididae (Crustacea:
Anomura) from river basins in Southern Brazil. *Nauplius* 18 (1): 79–86.
- Santos, S.; G. Bond-Buckup; L. Buckup; M. Pérez-Losada; M. Finley & K.A. Crandall.
2012. Three new species of *Aegla* (Anomura) freshwater crab from the Upper
Uruguay River hydrographic basin in Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 32
(4): 529–540.
- Santos, S.; C.G. Jara; M.L. Bartholomei-Santos; M. Pérez-Losada & K.A. Crandall.
2013. New species and records of the genus *Aegla* Leach, 1820 (Crustacea,
Anomura, Aeglididae) from the West-Central region of Rio Grande do Sul, Brazil.
Nauplius 21 (2): 211–223.
- Santos, S.; G. Bond-Buckup; L. Buckup; A.S. Gonçalves; A. Verdi & T.G. Loureiro.
2014. The Aeglididae of Uruguay (Decapoda, Anomura) with the description of a
new species of *Aegla* in *Advances in freshwater decapod systematics and
biology*, Darren C. J. Yeo, Neil Cumberlidge & Sebastian Klaus (Eds.).
Crustaceana Monographs 19: 195–205.
- Santos, S.; G. Bond-Buckup; L. Buckup; M.L. Bartholomei-Santos; M. Pérez-Losada;
C.G. Jara & K.A. Crandall. 2015. Three new species of Aeglididae (*Aegla* Leach,
1820) from Paraná state, Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 35: 839–849.
- Schmitt, W.L. 1942a. Two new species of *Aeglea* from Chile. *Revista Chilena de
Historia Natural* 44 (1940): 25–31.

- Schmitt, W.L. 1942b. The species of *Aegla*, endemic South-American fresh-water crustaceans. Proceedings of the United States National Museum 91 (3132): 431–520.
- Schnabel, K.E. & S.T. Ahyong. 2010. A new classification of the Chirostyloidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). Zootaxa 2687: 56–64.
- Schnabel, K.E.; S.T. Ahyong & E.W. Maas. 2011. Galatheoidea are not monophyletic – Molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. Molecular Phylogenetics and Evolution 58: 157–168.
- Schuldt, M.; P. Núñez; W. Mersing; A. del Valle & M.O. Manceñido. 1988. *Aegla* (Crustacea, Anomura) en el lago Huechulafquén (Neuquén, Argentina) y algunas implicancias filogenéticas para Aeglidae del centro-oeste de Argentina. Anales de la Sociedad Científica Argentina 217: 27–37.
- Teodósio E.A.F.M.O. & S. Masunari. 2007. Description of first two juvenile stages of *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Anomura: Aeglidae). Nauplius 15: 73–80.

Objetivos

Este trabalho visou testar algumas hipóteses taxonômicas e filogenéticas dentro de um grupo de espécies do gênero *Aegla* por meio das seguintes ações:

1. Efetuar uma revisão taxonômica do complexo *Aegla paulensis*, esclarecendo a validade ou não de *Aegla rosanae* e determinando quantas e quais espécies têm sido confundidas com *A. paulensis*;
2. Efetuar uma revisão taxonômica de *Aegla marginata* e verificar a existência de um complexo de espécies;
3. Analisar, em detalhes, a morfologia e as ornamentações dos tubos sexuais de machos eglídeos a fim de reconhecer novos caracteres para identificação das espécies e para a construção de matrizes filogenéticas;
4. A partir de uma análise cladística, com base em caracteres morfológicos, das espécies de *Aegla* Leach, 1820 que ocorrem nas bacias hidrográficas do Alto Paraná e Alto Uruguai (i) testar o monofiletismo do clado Alto Paraná-Alto Uruguai (clado C de Pérez-Losada *et al.*, 2004), (ii) investigar a posição filogenética de *Aegla leptochela* e *A. marginata* (espécies do Alto Paraná, porém supostamente não pertencentes ao clado Alto Paraná-Alto Uruguai, cf. Pérez-Losada *et al.*, 2004), (iii) investigar a posição filogenética de *A. franca*, *A. lata* e *A. microphthalma*, (iv) investigar as relações internas entre as espécies do clado Alto Paraná-Alto Uruguai, (v) investigar as potenciais relações de grupo-irmão entre as espécies estigobiontes de *Aegla* (espécies estigobiontes como irmãs recíprocas ou irmãs de espécies de ambiente epígeo) e (vi) formular hipóteses sobre a invasão dos ambientes hipógeos (evento único ou invasões múltiplas).

Capítulo 1

O primeiro capítulo desta tese constitui-se de um artigo enviado para publicação na revista *Zootaxa* no mês de abril de 2016 e que se encontra até o momento em análise por pares.

Este trabalho corrobora a hipótese de que o táxon *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 é parafilético e composto por um complexo de diferentes espécies alopátricas.

Morphological and molecular data reveal the cryptic diversity among populations of *Aegla paulensis* (Decapoda, Anomura, Aeglidae), with descriptions of four new species and comments on dispersal routes and conservation status

JULIANA CRISTINA BERTACINI MORAES^{1*}, MARIANA TEROSSI², RAQUEL CORRÊA BURANELLI², MARCOS TAVARES³, FERNANDO L. MANTELATTO² & SÉRGIO LUIZ DE SIQUEIRA BUENO¹

¹ *Department of Zoology, Institute of Biosciences (IB-USP), University of São Paulo, Brazil. Rua do Matão, n. 101, São Paulo, Brazil, 05508090. E-mail: jcbm@ib.usp.br (corresponding author), sbueno@ib.usp.br*

² *Laboratory of Bioecology and Crustacean Systematics (LBSC), Department of Biology, Faculty of Philosophy, Science and Letters at Ribeirão Preto (FFCLRP), University of São Paulo (USP), Post-graduate Program in Comparative Biology, Av.*

Bandeirantes 3900, 14040-901, Ribeirão Preto (SP), Brazil. E-mail: mterossi@usp.br, raquel.buranelli@gmail.com, flmantel@usp.br

³ Museum of Zoology, University of São Paulo, Ave Nazareth 481, São Paulo, Brazil. E-mail: mdst@usp.br

Abstract

The taxonomy of the Brazilian aeglid species *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 from two disjunctive hydrographic basins is revised using morphological and molecular data. Results show that six disjunctive populations of *Aegla paulensis* form a species complex. *Aegla paulensis* s. str. is redescribed and *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998 is revalidated. The four remaining populations previously assigned to *Aegla paulensis* are now recognized as different species, namely *Aegla vanini* n. sp., *Aegla japi* n. sp., *Aegla jaragua* n. sp. and *Aegla jundiai* n. sp. All new species are described and illustrated and are well supported by both morphological and molecular data. *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup in Santos et al., 2015, which until recently was confounded with *Aegla paulensis* s. str., is supported as a valid species. A key to all members of the *A. paulensis* species complex is provided, and their phylogenetic and biogeographic relationships to other closely related species is discussed.

Key words: Brazil, Distributional pattern, hydrographic drainages, identification key, Paraíba do Sul, Ribeira do Iguape, Taxonomy, Tietê, 16Smt.

Introduction

Over the last two decades, the taxonomic knowledge on the diversity of the freshwater crustaceans of the genus *Aegla* Leach, 1820 has increased surprisingly. Part of this success is due to the efforts of various groups of investigators and the use of new techniques of analysis. Despite this promising scenario, some gaps and taxonomic uncertainties still await explanation, especially in closely related, morphologically similar groups yet to be studied within an integrative framework. This is the case of *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 sensu lato.

While examining aeglid specimens from “Alto da Serra do Cubatão” (Tietê Hydrographic Basin), state of São Paulo, the American naturalist Waldo Schmitt (1942) considered that these specimens were morphologically similar to *Aegla odebrechtii* Müller, 1876 from Itajaí (Itajaí Hydrographic Basin, state of Santa Catarina), but belonged to an undescribed species. Schmitt considered that the collection he had at hand lacked fully developed individuals, which precluded him from ascertaining the specimens at the specific level. So he gave the specimens subspecific status, *Aegla odebrechtii paulensis* Schmitt, 1942. Schmitt (1942) also assigned to *A. odebrechtii paulensis* the material from the Juquery River (Perus, state of São Paulo) previously identified as *A. intermedia* Girard, 1855 by Luederwaldt (1919), thus increasing the known geographic distribution of *A. odebrechtii paulensis* to two distinct locations in the Upper Tietê Hydrographic Basin (São Paulo).

Half a century later, Bond-Buckup & Buckup (1994) reassessed the taxonomic status of *A. odebrechtii paulensis* based on additional specimens that included adult individuals. As a result, they held that the subspecies warrant full specific status, *A. paulensis* Schmitt, 1942. They also recorded additional sites of occurrence of *A. paulensis* in the Tietê Basin (state of São Paulo), and provided the first record of occurrence of the species in the Ribeira de Iguape Hydrographic Basin (state of Paraná).

Based on one single specimen from the Benfica stream headwater, a small tributary of the Paraíba do Sul Hydrographic Basin, Campos Jr. (1998) described a new species, *Aegla rosanae*. Later on, Bond-Buckup & Buckup (2000) argued that *A. rosanae* Campos Jr., 1998, is but a synonym of *A. paulensis* Schmitt, 1942. The known geographical distribution of the species was then extended to three disjunctive hydrographic basins, Tietê, Ribeira de Iguape, and Paraíba do Sul (Fig. 1).

The delimitation of *A. paulensis* Schmitt, 1942 has been, and still is, a matter of uncertainties. The distribution pattern of several aeglids is characterized by high endemism and narrow habitat characteristic preference. *Aegla paulensis* sensu lato is found near headwater areas of first order streams located at well preserved mountainous terrains above 600 meters. Therefore, a reassessment of *A. paulensis* sensu lato is required to determine whether or not these populations differentiated in their present locations and formed a complex of different species (Moraes *et al.* 2014). Recently, one piece of evidence supporting this hypothesis was the recognition of the population from Ribeira de Iguape as a new species, *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015 (in Santos *et al.* 2015). In the present paper, *Aegla paulensis* sensu lato is revised based on morphological and molecular data obtained from the type material and freshly obtained topotypical specimens of all species related to *A. paulensis*. *Aegla paulensis* is herein regarded as a species complex comprised of seven different species, four of which are

new. The taxonomy of those seven species is discussed below with comments on their dispersal routes and conservation status.

Material & Methods

Sampling area

Specimens of *Aegla paulensis* s. lat. were sampled from the type-locality plus six additional locations where populations of the species have been previously reported (Schmitt 1942; López 1965; Bond-Buckup & Buckup 1994, 2000). These locations are grouped below according to each hydrographic basin.

Tietê Basin: State of São Paulo, Brazil. Location 1 (type-locality) – Alto da Serra de Paranapiacaba Biological Reserve (23°46'45.6" S, 046°18'37.7" W; altitude: 884 meters a.s.l.); location 2 – Boraceia Biological Station (23°39'09.0" S, 045°53'27.6" W; altitude: 849 meters a.s.l.); location 3 – Jaraguá State Park (23°27'27.9" S, W 046°45'32.3"; altitude: 790 meters a.s.l.); location 4 – Serra do Japi Biological Reserve (23°13'57.2" S, 046°55'29.8" W; altitude: 881 meters a.s.l.); location 5 – Serra do Japi Biological Reserve (23°17'22.7" S, 046°56'52.0" W; altitude: not available) (Fig. 1).

Paraíba do Sul Basin: State of São Paulo, Brazil. Location 6 – Benfica stream headwater (22°35'43.8" S, 045°13'35.1" W; altitude: 630 meters a.s.l.) (Fig. 1).

Ribeira de Iguape Basin: State of Paraná, Brazil. Location 7 – “Gruta da Lancinha” stream (25°10’14.2” S, 049°17’31.9”; altitude: 810 meters a.s.l.) (Fig. 1).

Morphological data

The morphological descriptions and redescrptions were based on the holotypes and the morphological variations recorded from the type-series and/or topotypical specimens. The redescription and illustrations of *A. rosanae* Campos Jr., 1998 were based on the topotypes, in view of the small size of its holotype. A detailed redescription and illustrations of the male holotype of *Aegla paulensis* are also offered in an attempt to amend minor descriptive shortcomings that Schmitt (1942) might have had when describing the subspecies *A. odebrechtii paulensis* based on young specimens, as expressed by the author himself (Schmitt, 1942: 492). Both aforementioned redescrptions have also been benefited from the inclusion of additional set of specimens, characters and reinterpretation of some traditional characters in the morphological analyses as well as from the use of Scanning Electron Microscopy (SEM) imaging analysis. The SEM photomicrographies were obtained using a DSM 940 Zeiss. All the specimens were prepared for SEM according to Moraes & Bueno (2013).

Names of morphological characters and terminology used to describe structures associated with cephalothorax and pleon regions followed Schmitt (1942), Martin & Abele (1988) and Bond-Buckup & Buckup (1994). Terminology used to describe cheliped morphology followed preferably Martin & Abele (1988; p. 20) to correctly express the inward rotation of this pair of appendages (Fig. 2). Table 1 shows cheliped

terminology (sensu Martin & Abele 1988) used herein along with equivalent terms commonly found in Schmitt (1942) and Bond-Buckup & Buckup (1994), in which the inward rotation of the first pair of chelipeds was not considered.

For simplicity sake, the term margin was adopted throughout the text as synonym of edge and border, except for terms like dorsolateral edge, ventromesial edge, ventrolateral border and ventromesial border of merus and ischium, which express the longitudinal keel-like surface formed by the convergence of two different planes. Though Martin & Abele (1988) provided no specific terminology for edges or borders of ischium of the chelipeds, we used the same terms employed for the merus by these authors to keep the relative spatial correspondence between these two contiguous segments. Because *Aegla* species are typically heterochelous (Schmitt 1942; Bahamonde & López 1961; López 1965; Rodrigues & Hebling 1978; Bueno & Shimizu 2009; Oliveira & Santos 2011), major and minor chelipeds are described separately.

The term sexual tube (Lopretto 1979, Lopretto 1980a, Lopretto 1980b, Lopretto 1981, Viau *et al.* 2006, McLaughlin *et al.* 2007) is preferred over Martin & Abele's (1988) ventromesial lobe term used to describe the spoon-shaped structure on the coxa of the fifth pereopod in males which provides structural support for the distal portion of the vas deferens. Likewise, the term epibranchial area is preferred over Martin & Abele's (1988) "epibranchial tooth".

Meristic data were adapted from Schmitt (1942) and Bond-Buckup & Buckup (1994), along with some new informative dimensions and ratios considered herein. Measurements were taken by means of digital caliper, camera lucida attached to stereoscopic microscope, or computerized imaging system, and these were as follows:

- Carapace Length, rostrum excluded (CLE): from orbital sinus midpoint to the posterior margin midpoint of the carapace. The size or range size, indicated between brackets in the material examined sections, refer to CLE;

- Rostral Base Width (RBW): distance between left and right orbital sinuses midpoints (Fig. 3);

- Lateral Margin of Rostrum (LMR): distance between the rostrum apex and the orbital sinus midpoint (Fig. 3).

Observation of all characters associated with the anterior and the posterior regions of the carapace were made in specimens in dorsal view, except where noted otherwise. The extension of the apex of anterolateral spine in relation to the basal margin of cornea was determined with the eyestalk positioned in parallel alignment with rostrum.

In addition, the shape and size of some body structures traditionally used in the description of aeglid species were determined by means of algebraic calculations, such as:

- Shape of rostrum: calculated as the ratio between RBW and LMR. Shapes recognized are: narrow base triangle (< 1.00) and wide base triangle (≥ 1.00), with the equilateral condition ($= 1.00$) included in the latter shape (Fig. 3);

- Shape of areola: calculated as the ratio of the areolar posterior margin (x) and the areolar anterior demarcation, measured as the distance between the centers of lateral termini pits (y). If ratio is ≥ 1.7 , then shape is “trapezoidal”. If, however, ratio is < 1.70 , the following algebraic calculation is further required: $\{h/[(x+y)/2]\}$, where “h” is the areolar height. The following shapes can now be recognized: “rectangular” (> 2.30), “subrectangular” (>1.60 to 2.30), or “subquadrate” (>1.00 to 1.60) (Fig. 4);

- Shape of cardiac area: calculated as the ratio between length (as straight line) of transverse dorsal linea (TDL) (a) and length (as straight line) of mesial section of posterior margin at level of intersection with dorsal longitudinal lineae (DLL) (b). Shape is “trapezoidal” when ratio is ≥ 1.35 , or “subrectangular” when ratio is < 1.35 (Fig. 4);

- Shape of palmar crest of major and minor chelae (outer surface view) was based on the inflexion (= angle) formed between posterior margin of palmar crest and proximal dorsal margin of propodus (= precrestal sinus; sensu Ringuelet, 1949) near articulation with carpus. Terminology used to characterize shapes of palmar crest followed Bond-Buckup & Buckup (1994). Three distinct shapes are recognized: “rudimentary” when inflexion is smooth (angle markedly obtuse), “rectangular” when inflexion tends to orthogonal (right or slightly obtuse angle), and “disciform” when inflexion is convex (Fig. 5);

- Palm height of both major and minor chelae: calculated as the ratio between “a+b” and “c” according to figure 6, and characterized as “low” (> 4.50) or “high” (≤ 4.50);

- Shape of the sexual tube: Observation and images taken of dissected fifth pereopods from male specimens and prepared for Scanning Electron Microscopic examination required standardized relative position view of the sexual tube to ensure proper morphological comparisons. In this work, all specimens from the *Aegla paulensis* s. lat. show the general morphology called “long and narrow”, however, other species of *Aegla* Leach, 1820 may exhibit the “short and wide” type instead (Fig. 8).

Three distinct shapes of the distal half of the anteromesial region of third thoracic sternite have been recognized: tapered, truncate and abrupt (Fig. 7).

The width of the uropods was based on the ratio between maximum width of the endopod and half the maximum width of telson (taken from anterolateral margin to longitudinal suture). The recognized shapes of uropods are: “wide”, when ratio ≥ 1.00 , and “narrow” when ratio < 1.00 (Fig. 9).

All drawings and images were digitalized and treated in photo computer programs. Drawings of detached appendages, such as the major chela in the holotype of *Aegla paulensis* s. str. and of *Aegla jundiai*, were included in the final illustration of the species, in an attempt to represent their actual relative position in the animal as accurately as possible. Voucher specimens from each studied population were deposited on the crustacean collection of the Museu de Zoologia, University of São Paulo (MZUSP).

Table 1. Terminologies used to describe chelipeds morphology in literature. Martin & Abele (1988) consider the homology of this pair of appendages with other decapods while Schmitt (1942) and Bond-Buckup & Buckup (1994) name the structures based upon their recent condition. *translated from Portuguese

Segments of cheliped	Martin & Abele, 1988	Schmitt, 1942	Bond-Buckup & Buckup, 1994*
Basi-ischium/ basischium/ischium- base	ventromesial border	inner margin of the ventral surface (ischium); ventral margin (ischium)	inner margin of the ventral surface (ischium)

		dorsal margin;	
		dorsal longitudinal	
	dorsolateral edge	margin; upper longitudinal	dorsal margin
		margin; upper margin	
	ventromesial edge		inner ventral margin
Merus	ventrolateral border		outer ventral margin
			anterodorsal margin; anterior margin of dorsal surface
	dorsomesial surface		lateral surfaces
	dorsal border	inner margin	inner margin
	ventral border		
		anterior inner	
Carpus	terminal	angle; anterior	inner
	spine/tooth	angle; internal lobe/angle;	anterolateral angle
		carpal lobe	
	outer surface	dorsal surface	dorsal surface

	distal border of the		anterodorsal
	outer surface		margin
	inner surface		ventral surface
	posterior border of		
	the inner surface		
	(with detached		
	sclerite)		
	ventral border	outer margin	
	dorsal border	inner margin/free	
		edge (palmar crest)	
	cutting edge	phehensible margin	phehensible
		(fixed finger)	margin (fixed
			finger)
Propodus	outer surface	upper surface	dorsal surface
	inner surface		ventral surface
	posterior border of		
	the inner surface		
	(with detached		
	sclerite)		
	dorsal border	outer margin	outer margin
Dactylus	cutting		phehensible
	margin/border	phehensible margin	margin

Molecular data

The molecular analysis and comparisons among the species were based on the partial fragment of the 16S rDNA, which have been shown to be suitable for phylogenetic studies on anomurans, including aeglids (Bond-Buckup *et al.* 2010; Mantelatto *et al.* 2006, 2009; Negri *et al.* 2012; Olguín & Mantelatto 2013; Pérez-Losada *et al.* 2004; Santos *et al.* 2012, 2015).

Total DNA genomic extraction and amplification followed Mantelatto *et al.* (2009) protocols. An ~600bp region of the 16S gene was amplified using previously calculated samples of genomic DNA by means of a polymerase chain reaction (PCR) using a Thermo 96 Well Thermal Cycler Applied Biosystems® with the following thermal cycle: initial denaturing for 5 min at 95°C; 48°C, 1 min at 72°C, final extension 3 min at 72°C. The primers were designated as follows: 16Sbr - CCGGTCTGAACTCAGATCACGT e 16Sar - CGCCTGTTTATCAAAAACAT (Palumbi *et al.* 1991). PCR products were purified using the kit SureClean Plus®, following the manufactures protocol subsequently being again amplified with the ABI Big-Dye Terminator Mix (Applied Biosystem, Carlsba, CA, USA). Cycle sequencing products were purified and processed on an ABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Life Technologies), following Applied Biosystems protocols.

All sequences were confirmed by sequencing both strands. A consensus sequence for the two strands were edited and constructed with the aid of the computational program BIOEDIT 7.0.5 (Hall 2005). Primer regions and non-readable parts at the beginning of the sequences were omitted. The obtained fragments were submitted to the alignment in BLAST system for confirmation of their respective identities, compared with the assembly of the NCBI database

(<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/blast.cgi>). Sequences were aligned with MUSCLE (Edgar 2004), with default settings, using the online version at the Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research (CIPRES) website (Miller *et al.* 2010).

All the new sequences of the species described and redescribed here are indicated in the results section with the respective Genbank access number. Some sequences from the species included in the clade C proposed by Perez-Losada *et al.* (2004), and the species described after that by Bond-Buckup *et al.* (2010) and Santos *et al.* (2012, 2015) were retrieved from Genbank and included in the analyses with the following access number: *Aegla brevipalma* (JQ844889), *Aegla camargoi* (AY595834), *Aegla castro* (AY595815), *Aegla cavernicola* (AY595889), *Aegla jarai* (AY595836), *Aegla leptodactyla* (AY595873), *Aegla loyolai* (KT319221), *Aegla marginata* (AY595813), *Aegla meloi* (KT319218), *Aegla odebrechtii* (AY595826), *Aegla parana* (AY595818), *Aegla parva* (AY595845), “*Aegla paulensis*” (AY595838), *Aegla pomerana* (JQ844888), *Aegla spinipalma* (AY595869), *Aegla spinosa* (AY595831) and *Aegla strinatii* (AY595814). In addition, four new sequences were obtained in this study and added to the analyses: *Aegla franca* (KU948375), *Aegla lancinhas* (KU948372), *Aegla perobae* (KU948374) and *Aegla schmitti* (KU948376). Moreover, Genbank sequences of some species from other clades proposed by Perez-Losada *et al.* (2004) were included: *Aegla abtao* (clade B, AY050067), *Aegla franciscana* (clade E, AY595859), *Aegla grisella* (clade E, AY595870), *Aegla jujuyana* (clade D, AY595907), *Aegla papudo* (outgroup, AY050031), *Aegla platensis* (clade D, AY595804), *Aegla ringueleti* (outgroup, AY595910), and *Aegla scamosa* (outgroup, AY595901).

Prior to conducting the analysis, the model of evolution that best fit the data was determined with the software jModelTest (Darriba *et al.* 2012), using the Bayesian

information criterion (BIC). Bayesian analysis was conducted in MrBayes v3.2.6 (Ronquist *et al.* 2012), implemented in CIPRES, with the parameters obtained from jModelTest (nucleotide frequencies, transition/transversion ratio and shape of the gamma distribution). This analysis was conducted by sampling one tree every 500 generations for 5,000,000 generations, starting with a random tree. The first quarter of parameters and trees was discarded (burn-in of 25%). Confidence values of posterior probabilities >50% were reported.

Divergence times within the Clade C were estimated using a strict clock in MrBayes, as described above, with the same parameters obtained from jModelTest. Two points of calibration were used, both according to Perez-Losada *et al.* (2004): the divergence time of the Clades C, D and E (37 Mya, geological information), and age of the Clade C (33.2 Mya, molecular information).

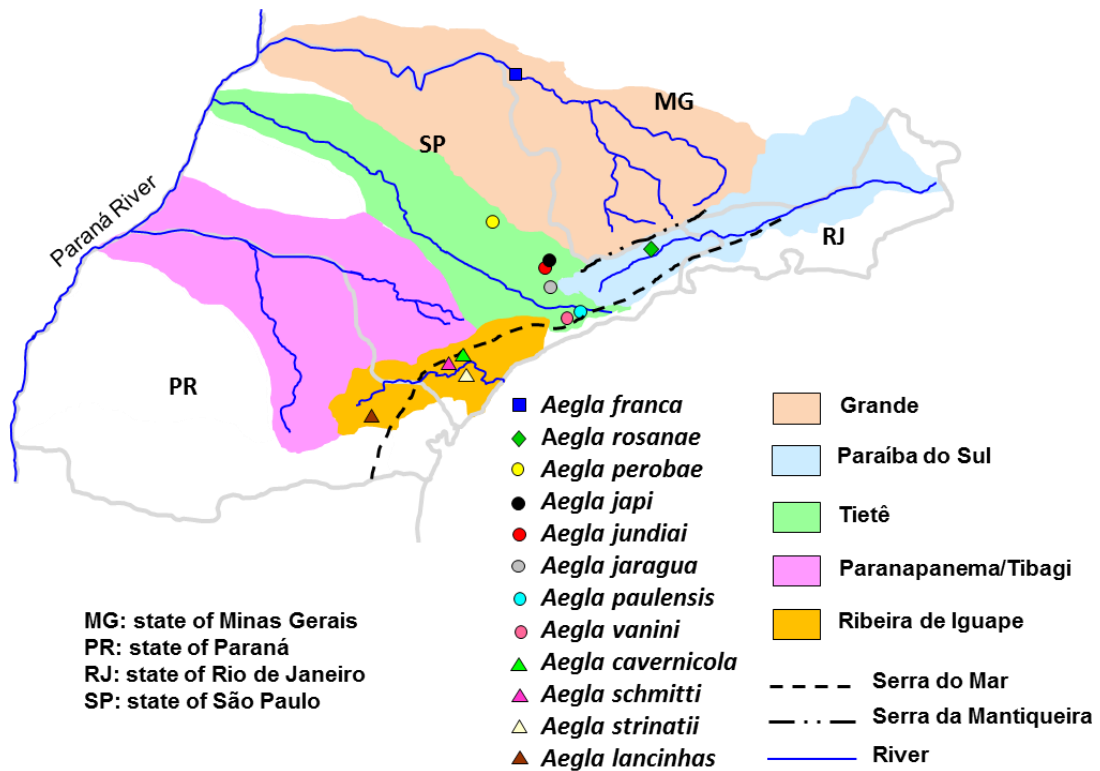


Figure 1. Distribution of the species of *Aegla* in four main hydrographic basins of southern Brazil: Rio Grande, Rio Tietê (Upper Paraná system), Rio Paraíba do Sul and Ribeira do Iguape. Indications L1 through L7 refer to the locations mentioned under “sampling area” in the Material & Methods section.

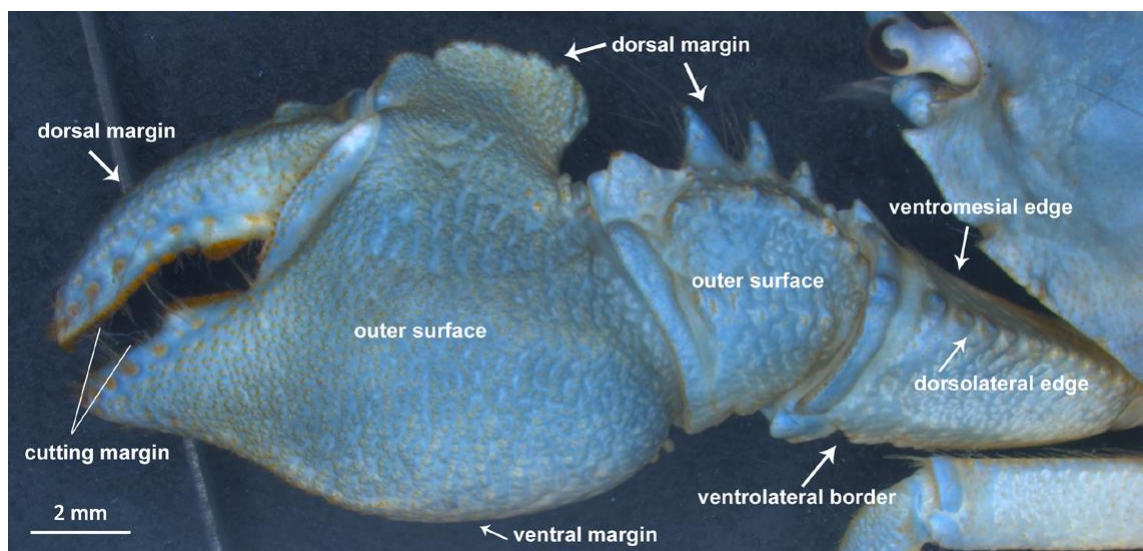


Figure 2. Major cheliped of *Aegla paulensis* s. str. (male topotype MZUSP 34367) showing the terminology used in the descriptions.

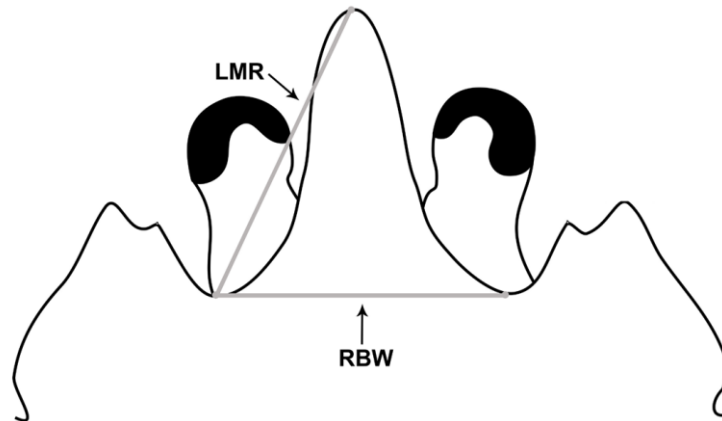


Figure 3. Schematic representation of the aeglid rostrum in dorsal view showing the terminology and measurements used in the descriptions. RBW, rostral base width. LMR, lateral margin of rostrum (rostral side length).

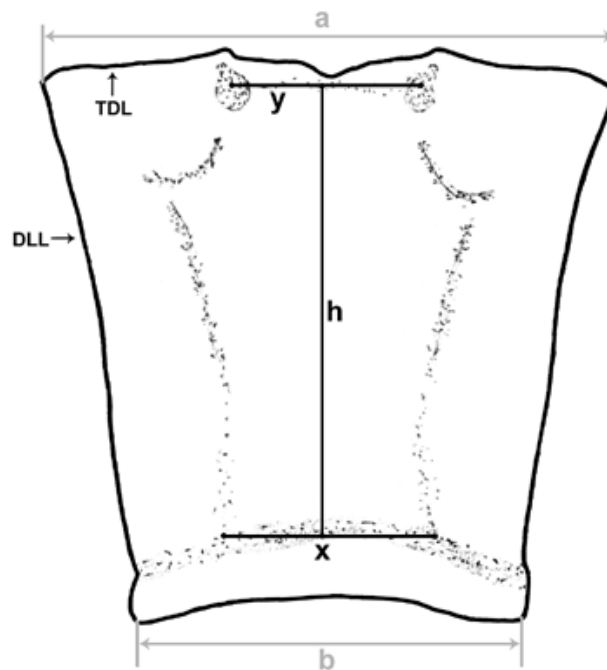


Figure 4. Schematic representation of the aeglid areola (inner, dotted) and cardiac area (outer, solid line) in dorsal view, showing the terminology and measurements used in the descriptions. “y”, “x”, anterior and posterior width of the areola, respectively; “h”, areola length; “a”, “b”, anterior and posterior width of the cardiac area, respectively. DLL, TDL, dorsal longitudinal line and transverse dorsal line, respectively.

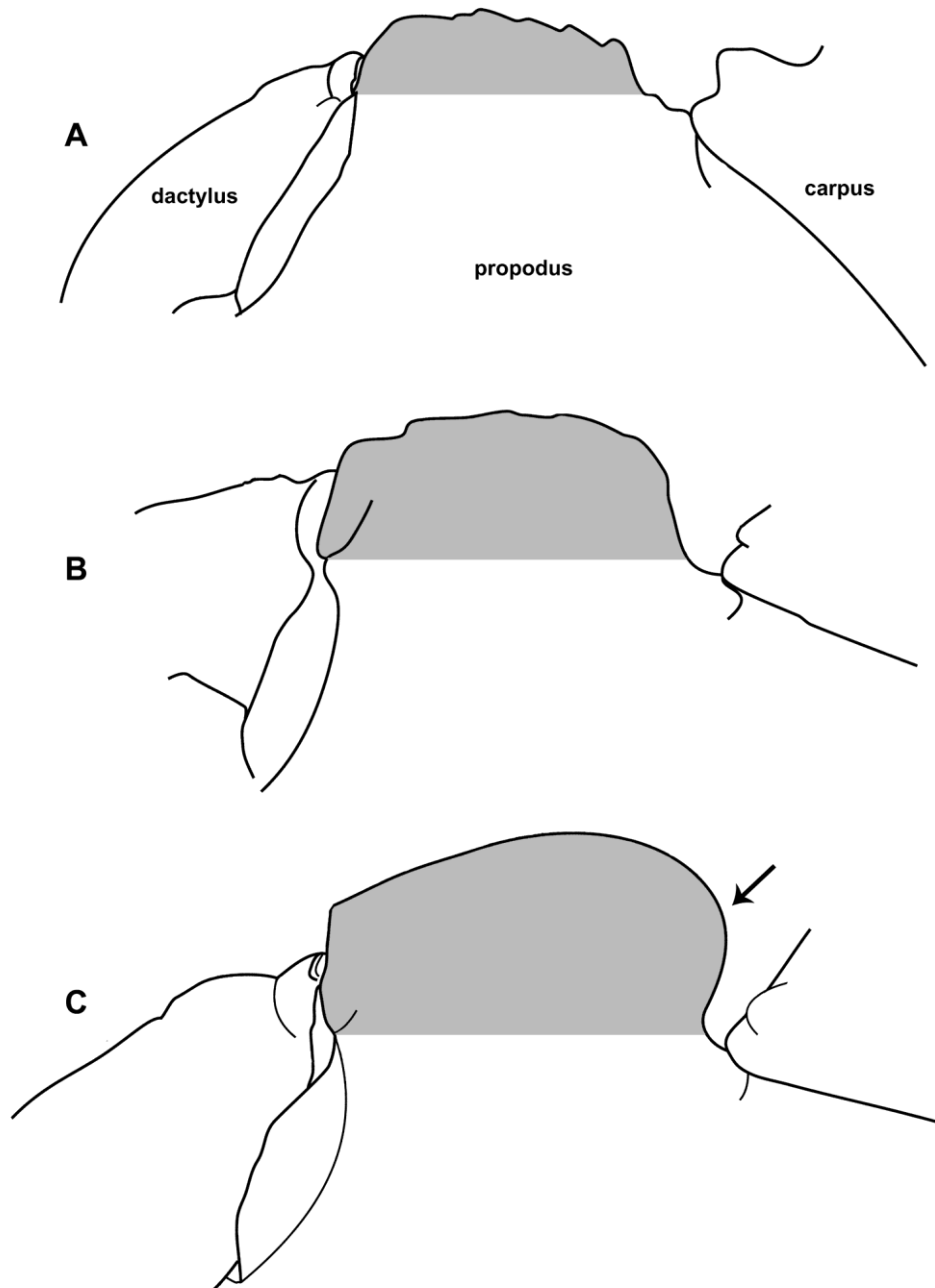


Figure 5. Types of aeglid palmar crests showing the terminology used in the descriptions. A, rudimentary. B, rectangular. C, disciform. Arrow in C shows the convex inflexion condition.

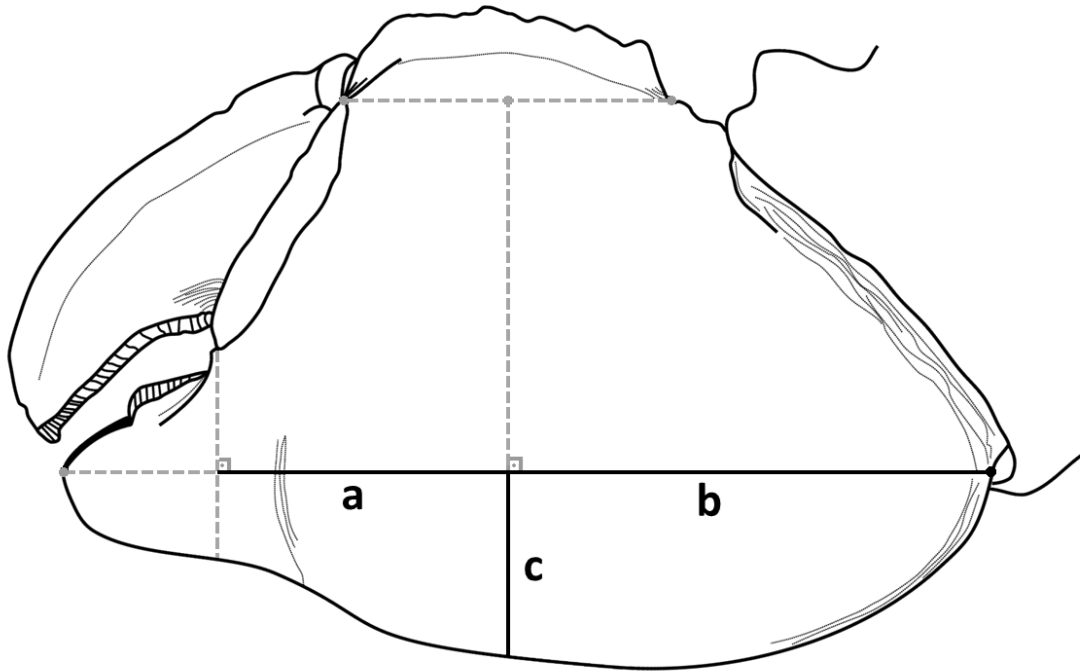


Figure 6. Schematic representation of the chela, showing the measurements “a”, “b” and “c” of the propodus used to determine the palm height.

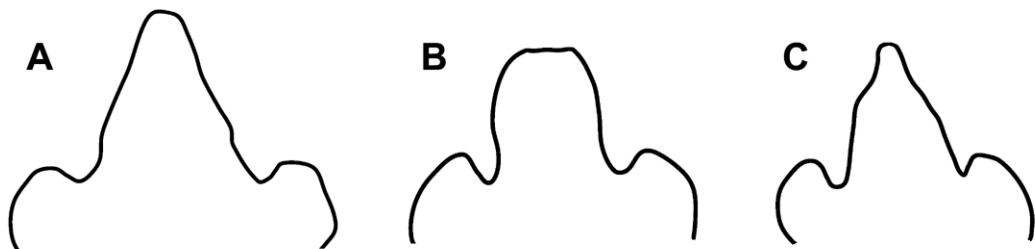


Figure 7. Schematic representation of the types of anteromesial region of the *Aegla* Leach, 1820 third thoracic sternite used in the descriptions. A, tapered. B, truncate. C, Abrupt.

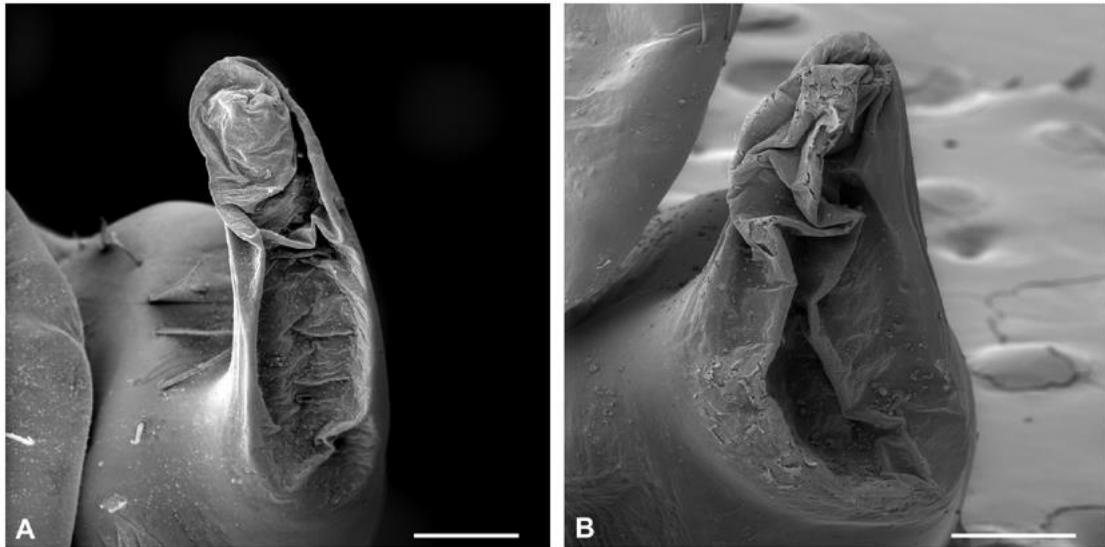


Figure 8. Types of *Aegla* Leach, 1820 male sexual tubes. A, long and narrow (*A. lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015, MZUSP 34403). B, short and wide (*A. leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994, MZUSP 34491).

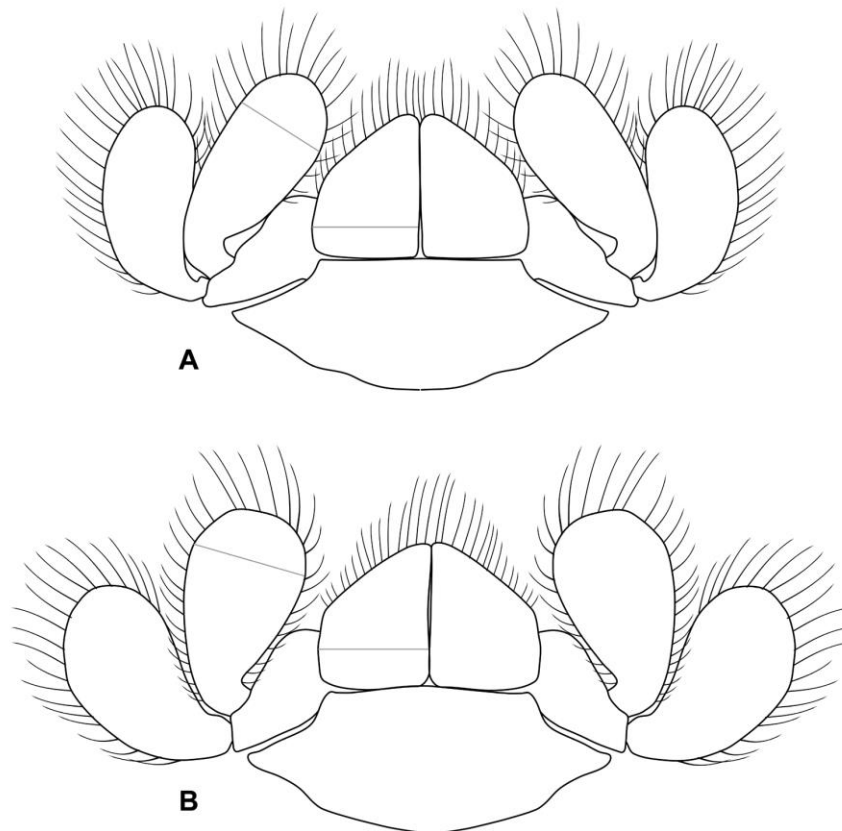


Figure 9. Types of aeglid uropods used in the descriptions. A, narrow-shaped. B, wide-shaped. Gray lines indicate maximum width of the endopod and the maximum width of the half of the telson.

Results

Taxonomic review of the *Aegla paulensis* species complex

Aegla paulensis Schmitt, 1942, s. str.

(Figures 1, 10–11, 24A–B, 25A, 26A, 27A, 28A, 29A, 30)

Aegla odebrechtii paulensis Schmitt, 1942: 490, figure 56 a-e [male holotype], plate 27

B.

Aegla paulensis: Bond-Buckup & Buckup, 1994: 241, figures 49 [male holotype], 69b [distribution map].

Material examined: Holotype: male [15.84 mm], Brazil, São Paulo, Alto da Serra do Cubatão, between Santos and São Paulo, D. Cochran coll., 26.iv.1935, coordinates and altitude not available (USNM 80023). **Paratypes:** 1 female [12.88 mm], *ibidem* holotype, D. Cochran coll., 25.iv.1935, coordinates and altitude not available (USNM 169112). 3 males [largest male: 16.80 mm, smallest male: 11.97 mm] and 3 females [largest female: 13.99 mm, smallest female: 12.34 mm], *ibidem*, D. Cochran coll., 25.iv.1935, coordinates and altitude not available (USNM 169111). **Other material:** 3 males topotypes [largest male: 15.27 mm, smallest male: 12.20 mm], Brazil, São Paulo, Alto da Serra de Paranapiacaba Biological Reserve, 17.iv.2005, geographical coordinates, altitude and collector not available (MZUSP 34368). 16 males topotypes [largest male: 15.77 mm, smallest male: 11.05 mm], *ibidem*, Trilha 2–Reservatório stream, 23°46'45.6"S–046°18'37.7"W, altitude 884 m, JCB Moraes and SLS Bueno

coll., 26.vi.2014 (MZUSP 34367, genetic voucher: Genbank access KU948368). 7 specimens [sex and size not noted], Brazil, São Paulo, Rio Juquery (tributary of Rio Perus), 23°20'S–046°50'W, collector and date not available (USNM 1293513). 2 juveniles [size not noted], Brazil, São Paulo, Salesópolis, Boraceia Biological Station, collector and date not available (MZUSP 7315). 1 female and 3 juveniles [size not noted], *ibidem*, Venerando stream, collector and date not available (MZUSP 7311). 2 males [size not noted], Brazil, São Paulo, Estrada Alto da Serra – Serra do Mar, collector and date not available (MZUSP 1432). Number and sex of specimens not specified, Brazil, São Paulo, Alto da Serra, collector and date not available (MZUSP 0624). 1 male and 2 females [size not noted], Brazil, São Paulo, Jaraguá State Park, collector and date not available (MZUSP 7317). 3 males, 1 female and 1 juvenile [size not noted], *ibidem*, collector and date not available (MZUSP 7410). 4 males and 3 females [size not noted], Brazil, São Paulo, Perus, collector and date not available (MZUSP 0703). 4 males [size not noted], Brazil, São Paulo, Embu-Guaçu, collector and date not available (MZUSP 7310).

Type-locality: Alto da Serra do Cubatão/Paranapiacaba, between cities of Santos and São Paulo, São Paulo, Brazil.

Geographical distribution: species known only from the type-locality.

Diagnosis: Rostrum narrow base triangular-shaped, curved downward, extending beyond distal apex of compound eyes. Subrostral process on proximal half, well developed, high, acute triangular, oriented downward. Orbital spines well developed. Epibranchial area with one corneous scale near anterolateral angle. Areola

subrectangular. Anteromesial region of third thoracic sternite tapered. Chelipeds large; palmar crest rectangular with margin lobulate. Uropods wide. Posterolateral margin of telson slightly concave mesially.

Description of the male holotype:

Carapace moderately convex, gastric region swollen, dorsal surface scabrous, covered with punctations with small setae. Rostrum narrow base triangular-shaped (value = 0.90), curved downward, extending beyond distal apex of compound eyes, with small corneous scales on lateral margins and tip (Fig. 10). Rostral carina beginning at level of protogastric lobes, extending to near apex, with small corneous scales. Subrostral process well developed, on proximal half of subrostral margin, tip rounded, anterior and posterior margins forming angle of about 86° (Fig. 11A).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital sinus U-shaped, with plumose setae sub-ventrally. Orbital spines well developed, rounded apically, with terminal small corneous scale. Anterolateral spines rounded apically with terminal small corneous scale, straight, not reaching basal margin of cornea (Fig. 10).

Epigastric prominences and protogastric lobes pronounced, with small corneous scales. Gastric area prominently inflated in relation to hepatic lobe and rostrum in lateral view (Fig. 10). Gastric pits small, smooth.

Demarcation between hepatic lobes well defined. Lateral margins of hepatic lobes with small corneous scales and small setae (Fig. 10).

Transverse dorsal linea (TDL) slightly sinuous throughout its extension, sinuosity more pronounced mesially. Areola subrectangular (value = 2.25). Cardiac area trapezoidal (value = 1.51) (Fig. 10).

Epibranchial area slightly elongated, triangular shaped, anterolateral angle blunt with small corneous scale, margins with scattered small simple setae (Fig. 11B).

Anteromesial region of third thoracic sternite tapered with scattered, simple setae over the surface. Fourth thoracic sternite with anterolateral angles moderately produced (Fig. 11C).

Chelipeds unequal in size (Fig. 10). Major cheliped. Dactylus: dorsal margin and outer surface granulate; inner surface smooth; proximal lobe on dorsal margin blunt; cutting margin with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of wide corneous scales up to distal end; row of tufts of long, simple setae next to cutting margin. Propodus: outer surface granulate; palm high (value = 3.32); palmar crest rectangular, margin lobulate, outer surface excavated; cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of wide corneous scales up to distal end; scattered tufts of long simple setae over inner surface and alongside inner and outer surfaces next to cutting margin. Carpus: dorsal margin with three spines of unequal size; proximal spine smallest, naked, partially merged with small tubercle at base; mesial spine with small terminal corneous scale; distal spine longest, double-tipped, each tip with small corneous scale; subterminal lobe of moderate size, blunt, with small corneous scales apically; inner surface with group of three tubercle of unequal size (the two largest ones with one small corneous scale each) near dorsal margin and long setae; outer surface with carpal ridge high, formed by tubercles. Merus: dorsal margin with one tubercle; dorsolateral edge with two larger tubercles distally, followed by row of tubercles decreasing in size proximally; ventromesial edge with three spines decreasing in size proximally, tipped by corneous scale and one proximal, naked tubercle; ventrolateral border with row of several small tubercles increasing slightly in size

distally, penultimate distal tubercle with terminal corneous scale. Ischium: dorsolateral edge with distal, naked spine; ventromesial border with distal tubercle with terminal corneous scale; two proximal tubercles (proximalmost naked); ventrolateral border smooth.

Minor cheliped similar to major cheliped except as noted hereafter. Dactylus: cutting margin with lobular basal tooth weakly developed, followed by row of narrow corneous scales up to distal end. Propodus: palmar crest disciform, margin weakly lobulated; cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth weakly developed formed by narrow corneous scales, followed by row of narrow corneous scales up to distal end. Carpus: two spines of unequal size on dorsal margin; distalmost spine tipped by two spiny, corneous scales; proximalmost spine partially merged with naked tubercle at base, tipped by one spiny, corneous scale; one additional small naked tubercle proximally; inner surface with one tubercle well developed with spiny corneous scales and long setae terminally. Merus: ventromesial edge with five tubercles increasing slightly in size distally, proximalmost naked, next four tipped by corneous scales; ventrolateral border with row of several small, naked tubercles, the two distalmost are larger. Ischium: dorsolateral edge with one naked tubercle; ventromesial border with one large tubercle with terminal corneous scale, followed by three smaller tubercles proximally (proximal two naked); ventrolateral border smooth.

Second, third and fourth pereopods morphologically similar, except where noted. Dactyli with several rows of setal tufts on general surface. Propodi, meri and ischii with scattered, short, long setae concentrated mainly along dorsal margin. Carpi with scattered, short, long setae concentrated mainly along dorsal margin; second and third pereopods with one small corneous scale each on distal portion of dorsal margin (Fig. 10).

Fifth pereopod reduced, chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube long, narrow, opening on coxa (Figs. 24A–B).

Pleopods 2 and 5 absent, and 3 and 4 showing as buds.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron and ventral angles of third and fourth abdominal epimera well defined, unarmed.

Uropods well developed, wide (Fig. 11D).

Telson with anterolateral and posterolateral margins well-differentiated; posterolateral margin slightly concave mesially (Fig. 11D).

Variations: In comparison to the holotype the inflation of the gastric area and the downward curvature of rostrum is less pronounced in the paratypes, and the shape of the subrostral process in the paratypes and topotypes are somewhat more pronounced and acute (Fig. 26A). In the paratypes and topotypes the palmar crest of both minor and major chelipeds may appear slightly disciform and weakly excavate on outer surface. In some topotypes (MZUSP 34367 and 34368) the rostral carina may originate more anteriorly in relation to the protogastric lobes; the small corneous scale on the epibranchial area may be absent; the cutting margin of the dactylus and propodus of major chela may have narrow corneous scales and the carpal ridge may have low tubercles.

Remarks: *Aegla paulensis* was established by Schmitt (1942) as a subspecies of *A. odebrechtii* Müller, 1876. Bond-Buckup & Buckup (1994) have shown in detail that *A. paulensis* Schmitt differs in many ways from *A. odebrechtii* Müller and, therefore, deserves full specific status. While *A. odebrechtii* Müller is currently restricted to south Brazil (Santa Catarina and north of Rio Grande do Sul), *A. paulensis* has been

traditionally regarded as displaying much larger geographical distributions that include three currently isolated river basins: the Ribeira de Iguape, the Tietê, and the Paraíba do Sul. However, based on morphological and molecular evidences *A. paulensis* is regarded herein as a complex of seven species, which includes *A. paulensis* Schmitt, 1942 s. str., *A. rosanae* Campos Jr., 1998 n. stat., removed from the synonymy of *A. paulensis* s. str., *A. lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015, *A. vanini* n. sp., *A. japi* n. sp., *A. jaragua* n. sp. and *A. jundiai* n. sp.. *Aegla paulensis* s. str. is unique in the species complex in having wide uropods (Fig. 11D), whereas all other species mentioned above have narrow uropods (Figs. 13D, 15F, 17D, 19D, 21D, 23D). *Aegla paulensis* s. str. is further characterized by a unique combination of characters including: (i) rostrum distinctly curved downward (Fig. 26A); (ii) rostrum long (Figs. 10, 25A); (iii) orbital spines well developed (Fig. 10); (iv) areola subrectangular (Figs. 10, 25A); (v) margin of palmar crest of both chelipeds lobulate (Fig. 10); (vi) anteromesial margin of the third thoracic sternite tapered distally (Figs. 11C, 29A); and (vii) posterolateral margin of the telson slightly concave mesially (Fig. 11D). The morphological differences between the members of this species complex are discussed below.

The specimens from São Paulo (Boraceia, Salesópolis, MZUSP 7315; Venerando stream, Salesópolis, MZUSP 7311; Perus, MZUSP 0703; Embu-Guaçu, MZUSP 7310; Jaraguá, MZUSP 7317 and MZUSP 7410) assigned to *Aegla paulensis* by Bond-Buckup & Buckup (1994: 242) actually do not belong to *Aegla paulensis* s. str. and are therefore reassigned to other species (see below).

Examination of unpublished specimens from Perus (Juquery river, state of São Paulo, USNM 1293513), previously identified as *Aegla odebrechtii paulensis*, revealed that this material differs from *Aegla paulensis* s. str. by the following combination of

characters: (i) apex of rostrum not reaching distal apex of compound eyes (whereas in *A. paulensis* the rostrum extends beyond the distal apex of the eyes); (ii) elongation of the epibranchial area distinctly pronounced (whereas in *A. paulensis* the epibranchial area is only slightly elongated); (iii) anteromesial margin of third thoracic sternite truncate distally (whereas in *A. paulensis* it tapers distally); (iv) proximal lobe on dorsal margin of dactylus of chelipeds showing as narrow high tubercle (whereas in *A. paulensis* that lobe is wide and blunt). Further investigation will be required to assess the taxonomic identity of those USNM specimens from Perus.

Biology: The reproductive period, fecundity, population structure (sex ratio and temporal variation in size-class distribution), habitat preference of newly-hatched juveniles and migration of adults have been studied by López (1965).

***Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, new status**

(Figures 1, 12-13, 24C-D, 25b, 26B, 27B, 28B, 29B, 30)

Aegla rosanae Campos Jr., 1998: 138–139, Figures 1–4 [female holotype]

Aegla paulensis: Bond-Buckup & Buckup, 2000 *pro parte*: 386 [not *Aegla paulensis* Schmitt, 1942].

Material examined: Holotype: female [8.80 mm], Brazil, São Paulo, city of Piquete, Benfica stream headwater, geographical coordinates and altitude not available, RS Lima, O Takeshi and O Campos Jr. coll., 26.vi.1992 (MZUSP 11162). **Other material:**

1 male topotype [12.61 mm], Brazil, São Paulo, city of Piquete, Benfica stream headwater, 22°35'43.8"S–045°13'35.1"W, altitude 630 m, JCB Moraes and SLS Bueno coll., 28.ix.2012 (MZUSP 34370). 11 males topotypes [largest male: 15.52 mm, smallest male: 9.47 mm], *ibidem*, JCB Moraes and SLS Bueno coll., 07.xii.2012 (MZUSP 34369, genetic voucher: Genbank access KU948373).

Type-locality: Benfica stream headwater, city of Piquete, São Paulo, Brazil.

Geographical distribution: species known only from the type-locality.

Diagnosis: Rostrum narrow base triangular-shaped, curved upward distally, extending beyond distal apex of compound eyes. Subrostral process on proximal half, well developed, low, broad, triangular, and tip oriented anteriorly. Orbital spines well developed. Epibranchial area with corneous scales on anterolateral angle and on lateral margin. Areola rectangular. Anteromesial region of third thoracic sternite abrupt. Chelipeds moderately large, palmar crests rectangular with margin lobulate. Uropods narrow. Posterolateral margin of telson straight mesially.

Description of male topotype:

Carapace moderately convex, gastric region flattened, dorsal surface scabrous, covered with small setae. Rostrum slightly ligulate, narrow base triangular-shaped (value = 0.94), curved upward distally, extending beyond distal apex of compound eyes, with small corneous scales and setae on lateral margins and tip (Figs. 12, 26B). Rostral carina beginning at level of protogastric lobes, extending to near apex, with small

simple setae. Subrostral process well developed, on proximal half of subrostral margin, tip rounded and directed anteriorly, anterior and posterior margins forming obtuse angle (116°) (Figs. 13A, 27B).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital sinus U-shaped, with plumose setae sub-ventrally. Orbital spines well developed, rounded apically, tipped by small simple setae and minute corneous scale. Anterolateral spines rounded apically, with terminal corneous scale and scattered simple setae, straight, and extending beyond basal margin of cornea (Fig. 12).

Epigastric prominences and protogastric lobes pronounced, without corneous scales. Gastric area slightly inflated in relation to hepatic lobes and rostrum in lateral view (Figs. 12, 26B). Gastric pits small and smooth.

Demarcation between hepatic lobes well defined. Lateral margins of hepatic lobes with small corneous scales and small setae (Figs. 12, 25B).

Transverse dorsal linea (TDL) sinuous throughout its extension. Areola rectangular (value = 2.59). Cardiac area trapezoidal (value = 1.48) (Figs. 12, 25B).

Epibranchial area slightly elongated, triangular shaped, anterolateral angle blunt with a small corneous scale, lateral margin with row of small corneous scales and scattered small simple setae (Figs. 13B, 28B).

Anteromesial region of third thoracic sternite abrupt, with scattered setae. Fourth thoracic sternite with anterolateral angles strongly produced, with scattered setae (Figs. 14c, 29b).

Chelipeds unequal in size (Fig. 12). Major cheliped. Dactylus: dorsal margin and outer surface granulate; inner surface smooth; proximal lobe on dorsal margin blunt; cutting margin with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of narrow corneous scales up to distal end; row of

tufts of long simple setae next to cutting margin. Propodus: outer surface granulate; palm high (value = 3.25); palmar crest rectangular, margin lobulate, outer surface excavated; cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of narrow corneous scales up to distal end; scattered tufts of long simple setae over inner surface, and alongside inner and outer surfaces next to cutting margin. Carpus: dorsal margin with 2 naked tubercles proximally, 2 median spines with terminal corneous scale, 1 tubercle sub-distally with terminal corneous scale, and sub-terminal lobe well defined, blunt, with small corneous scales and setae apically; inner surface with one spine with terminal corneous scale, near dorsal margin and long setae; outer surface with carpal ridge high and formed by tubercles. Merus: dorsal margin with one tubercle; dorsolateral edge with one tubercle with terminal corneous scale distally, three low tubercles with terminal corneous scale, followed by row of tubercles decreasing in size proximally; ventromesial edge with one spine with terminal corneous scale distally, followed by five low naked tubercles; ventrolateral border with two tubercles with terminal corneous scale distally, followed by several small tubercles proximally. Ischium: dorsolateral edge with one naked tubercle distally; ventromesial border with four tubercles (two median ones naked); ventrolateral border smooth.

Minor cheliped similar to major cheliped except as noted hereafter. Dactylus: cutting margin with lobular basal tooth weakly developed proximally. Propodus: cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth rudimentary. Carpus: one tubercle with terminal corneous scale on dorsal margin. Merus: dorsolateral edge with one tubercle with terminal corneous scale distally, two low naked tubercles, followed by row of tubercles decreasing in size proximally; ventromesial edge with two merged spines distally with terminal corneous scale on each tip, followed by three median-proximal

tubercles with terminal corneous scale. Ischium: ventromesial edge with four tubercles (two distalmost ones with terminal corneous scale).

Second, third and fourth pereopods morphologically similar, except where noted. Dactyli with several rows of setal tufts on general surface. Propodi with small corneous scales on dorsal and ventral margins, and scattered setae concentrated mainly along dorsal and ventral margins. Carpi with scattered setae, concentrated mainly along dorsal margin; second and third pereopods with small corneous scale on distal portion of dorsal margin. Meri and ischii with scattered setae concentrated mainly along dorsal margin (Fig. 12).

Fifth pereopods reduced and chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube long, narrow, opening on coxa (Figs. 24C–D).

Pleopods 2 through 5 showing as buds.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron well defined with small corneous scale apically. Ventral angle of third abdominal epimeron well defined with small corneous scale apically. Ventral angle of fourth abdominal epimeron well defined, unarmed apically.

Uropods well developed, narrow (13D).

Telson with anterolateral and posterolateral margins well differentiated; posterolateral margin straight mesially (Fig. 13D).

Variations: The base of the triangular rostrum is usually narrower than the length of the sides, but in a few specimens the width of the base is larger than the length of the sides (RBW/LMR mean ratio = 0.97 ± 0.04 ; $n = 12$). In some individuals (7:12) the anterolateral spines are shorter than usual, only reaching the basal margin of cornea; the areola can be rectangular or subrectangular in shape (mean value = 2.42 ± 0.18 ; $n = 12$),

and the carpal ridge varies in height. In some individuals the anterolateral and posterolateral margins of the telson are unusually poorly differentiated and the posterolateral margin slightly convex mesially, instead of straight.

Remarks: Campos Jr. (1998) and Bond-Buckup & Buckup (2000) referred to the holotype (MZUSP 11162) as being a male specimen, whereas it is actually a female specimen. Furthermore, Campos Jr. (1998) mentions that the length of the holotype is 22 mm without specifying whether the measurement refers to carapace length or total body length. The CLE of female holotype is actually 8.80 mm.

Two recent expeditions to the type-locality allowed for the collection of 12 males topotypes whose morphological traits agree well with the female holotype of *A. rosanae*. They are as follow: (i) rostrum curved upward distally; (ii) subrostral process directed anteriorly; (iii) pronounced protogastric lobes; (iv) epibranchial area with anterolateral angle and lateral margin with small corneous scales; (v) anteromesial region of third thoracic sternite abrupt (Figs. 14A–D).

Aegla rosanae was based on a single female from Piquete, Paraíba do Sul Basin, São Paulo, Brazil (Campos Jr., 1998). According to Campos Jr. (1998), though *A. rosanae* is similar to *A. paulensis* Schmitt, 1942, it can be differentiated from the latter species in having the anterolateral spines of the carapace reaching the basal margin of cornea, gastric [epigastric] prominences weakly pronounced, rostrum reaching base of the antenna and the ischium of the cheliped with two spines. Later on, Bond-Buckup (2000) considered that the arguments put forward by Campos Jr. to differentiate between the two species are inaccurate and placed *A. rosanae* Campos Jr., 1998 into the synonymy of *A. paulensis* Schmitt, 1942 (sensu Bond-Buckup & Buckup, 1994). The synonymy between the two species is not confirmed here. Actually, the aeglid

population from Piquete (Paraíba do Sul River Basin) does exhibit a constant combination of morphological traits which can be used to easily separate them from *Aegla paulensis* s. str. from Upper Tietê River Basin, from Alto da Serra de Paranapiacaba. In *Aegla rosanae* the distal portion of the rostrum is curved upward, while in *A. paulensis* s. str. the whole extension of the rostrum is characteristically oriented downward (Fig. 26). Furthermore, in *A. rosanae* the elevation of the gastric area is moderate, producing a fairly seamless continuous transition with the second hepatic lobe, while in *A. paulensis* s. str. the gastric area is highly elevated whose transition with the second hepatic lobe is markedly inflected (Fig. 26). *Aegla rosanae* can be further separated from *A. paulensis* s. str. by the absence of corneous scales on the epigastric prominences and protogastric lobes (such corneous scales are present in *A. paulensis* s. str.), by the anteromesial region of the third thoracic sternite abrupt shaped (it is tapered in *A. paulensis* s. str.) (Figs. 29A–B), by the presence of corneous scales on lateral margin of epibranchial area (such corneous scales are absent in *A. paulensis*) (Figs. 28 A–B), and by the narrow shape of the uropods (the uropods are wide in *A. paulensis* s. str.) (Figs. 11D, 13D). Therefore, *A. rosanae* Campos Jr., 1998, is here removed from the synonymy of *A. paulensis* Schmitt, 1942 s. str.

Biology: unknown.

***Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015 (in Santos *et al.* 2015)**

(Figures 1, 8A, 15A–F, 30)

Material examined: Holotype: male, Brazil, state of Paraná, Rio Branco do Sul, Lancinhas Grot, Ribeira do Iguape River basin, Upper Ribeira sub-basin, tributary of Açungui River, 25°10'0.3"S–049°17'10.9"W, altitude 900 m, 06.x.2003, G Bond-Buckup and L Buckup coll. (MZUSP 30033). **Other material:** 05 males topotypes [largest male: 15.40 mm, smallest male: 11.83 mm] and 7 females topotypes [largest female: 15.47 mm, smallest female: 10.88 mm], Brazil, Paraná, city of Rio Branco do Sul, “Gruta da Lancinha” (SBE code: PR_6) stream, 25°10'14.2"S–049°17'31.9"W, altitude 810 m, JCB Moraes, A Trevisan and SLS Bueno coll., 25.x.2012 (MZUSP 34403). 3 males [largest male: 12.12 mm, smallest male: 9.51 mm] and 6 females topotypes [largest female: 14.15 mm, smallest female: 8.78 mm], *ibidem*, 25°09'56.4"S–049°17'06.2"W, altitude 747 m, JCB Moraes, A Trevisan and SLS Bueno coll., 25.x.2012 (MZUSP 34380, genetic voucher: Genbank access KU948372).

Remarks: *Aegla lancinhas* can be differentiated from all other members of the *A. paulensis* species complex in having the following combination of characters: (i) distal portion of rostrum lanceolate (instead of blunt distally), (ii) slender cephalothorax, whose posterior region is not markedly wider than the anterior region, and (iii) absence of tubercle on dorsal margin of the merus of the chelipeds. *Aegla lancinhas* further differs from *A. paulensis* s. str. and *A. rosanae* in having (i) nearly straight rostrum (rostrum curved downward in *A. paulensis* and curved upward distally in *A. rosanae*) (Figs. 15A, 26 A–B). It additionally differs from *A. paulensis* s. str. in the presence of

corneous scales at the lateral margin of the epibranchial area (lateral margin of the epibranchial area with no corneous scales in *A. paulensis* s. str.) (Figs. 11B, 15C, 28A) and narrow uropods (wide uropods in *A. paulensis* s. str.) (Figs. 11D, 15F) and from *A. rosanae* in having (i) corneous scales on the epigastric prominences and on the protogastric lobes (corneous scales absent in *A. rosanae*).

Bond-Buckup & Buckup (2015) provided a combination of morphological characters to separate *Aegla lancinhas* from *Aegla paulensis* (see remarks under *A. lancinhas* in Santos *et al.* 2015: 848). Reassessment of the holotype of *A. lancinhas* (MZUSP 30033), however, revealed some inconsistencies, which are worth commenting upon. Contrary to what has been previously reported the chelae are more inflated (Figs. 2, 10, 15E) and the palm crest more excavated (Figs. 2, 10, 15E) in *A. paulensis* s. str. (both chelipeds) than in *A. lancinhas*, and the rostrum is actually longer in *A. paulensis* s. str. than in *A. lancinhas* (Figs. 15A, 15B, 26A, 27A).

***Aegla vanini* Moraes, Tavares & Bueno new species**

(Figures 1, 16–17, 24E–F, 25C, 27C, 28C, 29C, 30)

Aegla paulensis: Bond-Buckup & Buckup, 1994 *pro parte*: 242 [not *Aegla paulensis* Schmitt, 1942].

Material examined: Holotype: male [15.00 mm], Brazil, São Paulo, city of Salesópolis, Boraceia Biological Station, Venerando stream, 23°39'09.0"S–045°53'27.6"W, altitude 849 m, JCB Moraes and SLS Bueno coll., 06.vi.2014 (MZUSP

34371). **Paratypes:** 4 males [largest male: 16.72 mm, smallest male: 13.94 mm], *ibidem*, geographical coordinates not available, SA Vanin coll., 19.xi.1998 (MZUSP 34373). 8 males [largest male: 14.90 mm, smallest male: 11.38 mm], *ibidem*, 23°39'09.0"S–045°53'27.6"W, altitude 849 m, JCB Moraes and SLS Bueno coll., 06.vi.2014 (MZUSP 34372, genetic voucher: Genbank access KU948369). **Other material:** Number of specimens, size, collector and date not available, Brazil, São Paulo, Salesópolis, Boraceia Biological Station (MZUSP 24338). Number of specimens, size, collector and date not available, *ibidem* (MZUSP 7319). Number of specimens, size, collector and date not available, *ibidem* (MZUSP 7036). 2 juveniles [size not noted], Brazil, São Paulo, Salesópolis, Boraceia Biological Station, collector and date not available (MZUSP 7315). 1 female and 3 juveniles [size not noted], *ibidem*, Venerando stream, collector and date not available (MZUSP 7311).

Diagnosis: Rostrum wide base triangular-shaped, nearly deflected downward, extending beyond distal apex of compound eyes. Subrostral process on proximal half, well developed, high, broad triangular, and oriented downward. Orbital spines absent. Corneous scales at epibranchial area present on anterolateral angle only. Areola subrectangular. Anteromesial region of third thoracic sternite truncate. Chelipeds moderately large, palmar crests rectangular with margin lobulate. Uropods narrow. Posterolateral margin of telson slightly convex mesially.

Type-locality: Venerando stream, Boraceia Biological Station, city of Salesópolis, São Paulo, Brazil.

Geographical distribution: species known only from the type-locality.

Description of the male holotype:

Carapace moderately convex, gastric region swollen, dorsal surface scabrous, covered with punctations and minute setae. Rostrum wide base triangular-shaped (value = 1.03), nearly deflected downward, extending beyond distal apex of compound eyes, with sparse short setae on margin. Rostral carina low, beginning at level of protogastric lobes, extending to near apex, with small corneous scales (Figs. 16, 25C). Subrostral process well developed, on proximal half of subrostral margin, tip rounded, anterior and posterior margins forming obtuse angle (99°) (Figs. 17A, 27C).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital sinus U-shaped, with plumose setae sub-ventrally. Orbital spines absent. Anterolateral spines rounded apically, straight, not reaching basal margin of cornea, with minute corneous scale and small setae (Fig. 16).

Epigastric prominences pronounced with minute corneous scales. Protogastric lobes weakly pronounced with minute corneous scales (Figs. 16, 25C). Gastric area prominently inflated in relation to hepatic lobes. Gastric pits small, smooth.

Demarcation between hepatic lobes weakly defined (Figs. 16, 25C). Lateral margins of hepatic lobes smooth, with sparse small setae.

Transverse dorsal linea (TDL) slightly sinuous throughout its extension, sinuosity more pronounced in mesial section. Areola subrectangular (value = 1.90). Cardiac area trapezoidal (value = 1.63) (Figs. 16, 25C).

Epibranchial area shortened, rounded, anterolateral angle blunt with a small corneous scale, margins with small simple setae (Figs. 17B, 28C).

Anteromesial region of third thoracic sternite truncate, with long simple setae on surface and with two small corneous scales on anterior flattened margin. Fourth thoracic

sternite with anterolateral angles moderately produced, with simple setae (Figs. 17C, 29C).

Chelipeds unequal in size (Fig. 16). Major cheliped. Dactylus: dorsal margin and outer surface granulate; inner surface smooth; proximal lobe of moderate size on dorsal margin; cutting margin with lobular basal tooth well developed proximally with flattened corneous scales, followed by row of wide corneous scales up to distal end; row of tufts of long simple setae next to cutting margin. Propodus: outer surface granulate; palm high (value = 3.37); palmar crest rectangular, margin lobulate, outer surface excavated; cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of wide corneous scales up to distal end; scattered tufts of long simple setae over inner surface and alongside inner and outer surfaces next to cutting margin. Carpus: dorsal margin with one naked tubercle proximally, two median spines with terminal corneous scale, and sub-terminal lobe well defined, blunt, with two small corneous scales apically; inner surface with two naked tubercles, near dorsal margin and long setae; outer surface with carpal ridge of moderate height and formed by tubercles. Merus: dorsal margin with one tubercle; dorsolateral edge with three larger tubercles on distal half, followed by row of tubercles proximally; ventromesial edge with one large tubercle distally with terminal corneous scale and four small naked tubercles proximally; ventrolateral border with two large naked tubercles distally, followed by row of several small naked tubercles proximally. Ischium: dorsolateral edge with one spine with terminal small corneous scale distally; ventromesial border with four naked tubercles; ventrolateral border smooth.

Minor chelipeds similar to major chelipeds except as noted hereafter: Dactylus: proximal lobe rudimentary on dorsal margin; cutting margin with lobular basal tooth rudimentary, followed by row of narrow corneous scales up to distal end. Propodus:

cutting margin with lobular basal tooth rudimentary, followed by row of narrow corneous scales up to distal end. Carpus: inner surface with one spine with two terminal corneous scales. Merus: dorsolateral edge with one spine with terminal corneous scale distally, followed by row of small naked tubercles proximally; ventrolateral border with four small naked tubercles median-distally. Ischium: dorsolateral edge with one naked spine; ventromesial border with three naked tubercles (the mesial one is the smallest); ventrolateral border smooth.

Second third and fourth pereopods similar in form, except where noted. Dactyli with several rows of setal tufts on all surfaces. Propodi with scattered setae, concentrated mainly along dorsal and ventral margins. Carpi with scattered setae, concentrated mainly along dorsal margin second and third pereopods with small corneous scale on distal portion of dorsal margin. Meri and ischii with scattered setae, concentrated mainly along dorsal margin (Fig. 16).

Fifth pereopods reduced and chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube long, narrow, opening on coxa (Figs. 24E–F).

Pleopod 2 absent, pleopods 3 to 5 showing as buds.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron well defined, with minute corneous scale apically. Ventral angles of third and fourth abdominal epimera well defined, unarmed.

Uropods well developed, narrow (Fig. 17D).

Telson with anterolateral and posterolateral margins poorly differentiated; posterolateral margin slightly convex mesially (Fig. 17D).

Variations: The rostrum is generally wide base triangular-shaped, but in some specimens is the narrow base one (type-series RBW/LMR mean ratio = 1.01 ± 0.07 ; n =

13). In 7:13 individuals the angle formed between the subrostral process with anterior and posterior margins is somewhat smaller, 45–90° instead of 99°. The hepatic lobes are usually weakly defined, but some specimens may have well defined hepatic lobes. The anterolateral angles of the fourth thoracic sternite are more distinctly produced in the male paratypes than in the male holotype. The anterolateral angle of second abdominal epimeron may be naked in some specimens instead of having minute corneous scales apically, and the ventral angle of third abdominal epimeron may present corneous scales apically instead of being naked as in the holotype.

Remarks: *Aegla vanini* n. sp. is herein described upon 13 adult males from the high lands of Boraceia Biological Station. The new species has been previously confused with *A. paulensis* Schmitt, 1942 s. str. by Bond-Buckup & Buckup (1994), who at that time had only two young specimens from Boraceia at their disposal. Nevertheless, *A. vanini* n. sp. can be differentiated from all the congeners of this species complex in the absence of orbital spines (Figs. 16, 25C). It can be further differentiated from *A. paulensis* s. str. in having: (i) the rostrum nearly deflected downward (distinctly curved downward in *A. paulensis* s. str.); (ii) rostrum wide base triangular-shaped (narrow base triangular-shaped in *A. paulensis* s. str.); (iii) the anteromesial margin of the third thoracic sternite truncate (anteromesial margin tapered in *A. paulensis* s. str.) (Fig. 29C); (iii) the uropods narrow (uropods wide in *A. paulensis* s. str.) (Fig. 17D); (iv) the telson with posterolateral margins convex mesially (posterolateral margins concave mesially in *A. paulensis* s. str.) (Fig. 17D).

Aegla vanini n. sp. and *A. rosanae* further differs from each other in the (i) rostrum nearly deflected downward (rostrum curved upward distally in *A. rosanae*) (Figs. 13A, 17A); (ii) the areola subrectangular in shape (areola rectangular in *A.*

rosanae) (Figs. 12, 16); (iii) the posterolateral margin of telson slightly convex mesially (posterolateral margin of telson straight mesially in *A. rosanae*) (Figs. 13D, 17D); (iv) the anteromesial margin of the third thoracic sternite truncate (margin of the third thoracic sternite abrupt in *A. rosanae*) (Figs. 29B, C).

Aegla vanini n. sp. additionally differs from *A. lancinhas* in (i) the absence of corneous scales in the lateral margin of the epibranchial area (corneous scales present in both regions in *A. lancinhas*) (Figs. 15C, 28C) and (ii) the anteromesial margin of the third thoracic sternite truncate (margin of the third thoracic sternite abrupt in *A. lancinhas*) (Figs. 15D, 29C).

The material MZUSP 7311 and MZUSP 7315 from the Boraceia Biological Station assigned to *A. paulensis* by Bond-Buckup and Buckup (1994) is here reassigned to *A. vanini* n. sp.

Biology: unknown.

Etymology: Homage to Dr. Sergio Antonio Vanin, professor from the Department of Zoology of the University of São Paulo and eminent entomologist known for his most relevant contributions on the systematic, evolution and biogeography of Coleoptera. He was the first to collect samples of *Aegla* from the Venerando stream back in 1998 and kindly made his collection available to us for study.

***Aegla japi* Moraes, Tavares & Bueno new species**

(Figures 1, 18–19, 24G–H, 25D, 27D, 28D, 29D, 30)

Material examined: Holotype: male [15.80 mm], Brazil, São Paulo, city of Jundiaí, Serra do Japi Biological Reserve, Clube Monte Horebe stream, 23°13'57.2"S–046°55'29.8"W, altitude 881 m, JCB Moraes and SLS Bueno coll., 11.vi.2014 (MZUSP 34374). **Paratypes:** 10 males paratypes [largest male: 15.62 mm, smallest male: 13.69 mm], *ibidem*, JCB Moraes and SLS Bueno coll., 11.vi.2014 (MZUSP 34375, genetic voucher: Genbank access KU948370).

Type-locality: Clube Monte Horebe stream, Serra do Japi Biological Reserve, city of Jundiaí, São Paulo, Brazil.

Geographical distribution: species known only from the type-locality.

Diagnosis: Rostrum wide base triangular-shaped, nearly deflected downward, not reaching distal apex of compound eyes. Subrostral process on proximal half, poorly developed, low, lobular, and oriented downward. Orbital spines rudimentary. Epibranchial area with corneous scales on anterolateral angle only. Areola subrectangular. Anteromesial region of third thoracic sternite tapered. Chelipeds large, palmar crests rectangular with margin entire. Uropods narrow. Posterolateral margin of telson slightly convex mesially.

Description of the male holotype:

Carapace moderately convex, gastric region swollen, dorsal surface covered with punctations. Rostrum wide base triangular-shape (value = 1.15), slightly deflected downward, not reaching distal apex of compound eyes, with small simple setae and rounded corneous scales on lateral margins and tip (Figs. 18, 25D). Rostral carina beginning at level of protogastric lobes, extending to near apex, with minute corneous scales (Figs. 18, 25D). Subrostral process poorly developed, on proximal half of subrostral margin, tip rounded, anterior and posterior margins forming obtuse angle (139°) (Fig. 19A).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital sinus U-shaped in dorsal view, with plumose setae sub-ventrally and rounded corneous scales at margin. Orbital spines rudimentary, rounded, with terminal small corneous scale. Anterolateral spines rounded apically with terminal small corneous scale, straight, short, not reaching basal margin of cornea (Figs. 18, 25D).

Epigastric prominences and protogastric lobes pronounced, with minute corneous scales. Gastric area prominently inflated in relation to hepatic lobes (Figs. 18, 25D). Gastric pits inconspicuous.

Demarcation between hepatic lobes well defined. Lateral margins of hepatic lobes with minute corneous scales and sparse small simple setae (Figs. 18, 25D).

Transverse dorsal linea (TDL) slightly sinuous throughout its extension. Areola subrectangular (value = 2.30). Cardiac area trapezoidal (value = 1.45) (Figs. 18, 25D).

Epibranchial area strongly elongated, anterolateral angle blunt with a small corneous scale, margins and surface with scattered small simple setae (Figs. 19B, 28D).

Anteromesial region of third thoracic sternite truncate, with corneous scale at tip and scattered setae on the surface. Fourth thoracic sternite with anterolateral angles slightly produced (Figs. 19C, 29D).

Chelipeds unequal in size (Fig. 18). Major cheliped. Dactylus: dorsal margin and outer surface granulate; inner surface smooth; proximal lobe on dorsal margin rudimentary; cutting margin with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of wide corneous scales up to distal end; row of tufts of long simple setae next to cutting margin. Propodus: outer surface granulate; palm high (value = 3.08); palmar crest rectangular, margin entire, outer surface not excavated; cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of wide corneous scales up to distal end; scattered tufts of long simple setae over inner surface and alongside inner and outer surfaces next to cutting margin. Carpus: dorsal margin with one naked tubercle proximally, two median spines with terminal corneous scale, and sub-terminal lobe poorly defined, blunt, with small corneous scales apically; inner surface with two tubercles (the largest one with terminal corneous scale) and long setae; outer surface with carpal ridge high and formed by tubercles. Merus: dorsal margin with one tubercle; dorsolateral edge with three larger naked tubercles distally, followed by row of naked tubercles decreasing in size proximally; ventromesial edge with one naked spine distally and four tubercles with terminal corneous scale; ventrolateral border with two small naked tubercles distally. Ischium: dorsolateral edge with one naked tubercle distally; ventromesial border with four small naked tubercles median-distally and one naked tubercle proximally; ventrolateral border smooth.

Minor chelipeds similar to major chelipeds except as noted hereafter. Dactylus and fixed finger (propodus): lobular basal tooth followed by row of narrow corneous

scales on cutting margin. Carpus: inner surface with one naked spine and two small naked tubercles. Merus: dorsolateral edge with six naked tubercles distally (the distalmost larger), followed by row of small naked tubercles; ventromesial edge with one tubercle distally with terminal corneous scale; ventrolateral border with two small naked tubercles distally. Ischium: ventromesial border with two small naked median tubercles and one naked tubercle proximally.

Second, third and fourth pereopods morphologically similar, except where noted. Dactyli with several rows of setal tufts on all surfaces and with small scattered corneous scales on dorsal margin. Propodi with scattered long setae, concentrated mainly along dorsal and ventral margins, and scattered small corneous scales on dorsal margin. Carpi with small corneous scale on distal portion of dorsal margin and with scattered setae concentrated mainly along dorsal margin. Meri and ischii with scattered long setae concentrated mainly along dorsal margin (Fig. 18).

Fifth pereopods reduced and chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube long, narrow, opening on coxa (Figs. 24G–H).

Pleopods 2 to 5 showing as buds.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron well defined, with minute corneous scale apically. Ventral angle of third abdominal epimeron well defined, without corneous scale. Fourth abdominal epimeron well defined, with small corneous scales apically.

Uropods well developed, narrow (Fig. 19D).

Telson with anterolateral and posterolateral margins well-differentiated; posterolateral margin straight, slightly convex mesially (Fig. 19D).

Variations: The length of the rostral carina varies considerably among specimens as it can either begin anteriorly to the protogastric lobes or at level of the protogastric lobes. In some specimens the angle formed between the anterior margin of the first hepatic lobe and the axis of the rostrum is much smaller, 90° instead of 139°. The areola can be subrectangular or rectangular in shape (mean value = 2.35 ± 0.21 ; n = 11). In a few individuals the cutting margin of fixed finger the lobular basal tooth is rudimentary instead of well developed. The palmar crest of the minor chela can be either lobulate. The corneous scales on the anterolateral angle of the second abdominal epimeron may vary from minute to small, while the ventral angle of the third abdominal epimeron may present small corneous scale apically instead of being naked.

Remarks: *Aegla japi* n. sp. is unique in the species complex in that its subrostral process is poorly developed, low and lobular in shape (Fig. 27D). The new species is similar to *A. vanini* n. sp. in having: (i) the rostrum nearly deflected downward (Figs. 17A, 19A); (ii) the rostrum wide base triangular shaped (Figs. 16, 18); (iii) the uropods narrow (Figs. 17D, 19D) and (iv) the posterolateral margin of the telson slightly convex mesially (Figs. 17D, 19D). These characters also allow the distinction between *A. japi* n. sp. and *A. paulensis* s. str. (see under *A. vanini* n. sp. for details). Additionally, *A. japi* n. sp. can be distinguished from *A. paulensis* s. str. in that (i) its orbital spines are rudimentary (the orbital spines are well developed in *A. paulensis* s. str.) (Figs. 10, 18) and (ii) the palmar crests of both chelipeds are entire (the palmar crests are lobulate in *A. paulensis* s. str.) (Figs. 10, 18).

Aegla japi n. sp. differs from *A. vanini* n. sp. in that (i) its rostrum does not reach the distal apex of the compound eyes (the rostrum extends beyond distal apex of compound eyes in *A. vanini* n. sp.) (Figs. 16, 18), and (ii) the subrostral process is

poorly developed and low (the subrostral process is well developed and high in *A. vanini* n. sp.) (Figs. 17A, 19A, 27C, D).

Aegla japi n. sp. and *A. rosanae* can be separated from each other in that (i) the rostrum is wide base triangular shaped (the rostrum is narrow base triangular shaped in *A. rosanae*) (Figs. 12, 18), (ii) the rostrum is nearly deflected downward (the rostrum is curved upward distally in *A. rosanae*), (iii) the orbital spine is rudimentary (orbital spine is well developed in *A. rosanae*) (Figs. 25B, D), (iv) the areola is subrectangular (the areola is rectangular in *A. rosanae*) (Figs. 12, 18), (v) the posterolateral margin of the telson is slightly convex medially (the posterolateral margin of the telson is straight medially in *A. rosanae*) (Figs. 13D, 19D), and (vi) the anteromesial margin of the third thoracic sternite is truncate (anteromesial margin of the third thoracic sternite is abrupt in *A. rosanae*) (Figs. 13C, 19C, 29B, D).

Aegla japi n. sp. and *A. lancinhas* differ from each other in that (i) the rostrum does not reach distal apex of compound eyes (rostrum extending beyond distal apex of compound eyes in *A. lancinhas*), (ii) the orbital spine is rudimentary (orbital spine well developed in *A. lancinhas*), and (iii) the corneous scales are inconspicuous in both, the epigastric prominences and protogastric lobes and absent in the lateral margin of the epibranchial area (corneous scales present in both regions in *A. lancinhas*).

Biology: unknown.

Etymology: The specific epithet “japi”, from the indigenous Tupi-Guarani language “yapi” (“ya” = to open, to crack + “pi” = deep), meaning “deep opening”, refers to the type-locality “Serra do Japi”. It is a noun in apposition.

***Aegla jaragua* Moraes, Tavares & Bueno new species**

(Figures 1, 20–21, 24I–J, 25E, 27E, 28E, 29E, 30)

Aegla paulensis: Bond-Buckup & Buckup, 1994 *pro parte*: 242 [not *Aegla paulensis* Schmitt, 1942].

Material examined: Holotype: male [16.48 mm], Brazil, São Paulo, city of São Paulo, Jaraguá State Park, Pai Zé stream, 23°27'27.9"S–046°45'32.3"W, altitude 790 m, FPA Cohen, BF Takano and SLS. Bueno coll., 22.ii.2008 (MZUSP 34376). **Paratypes:** 5 males [largest male: 15.39 mm; smallest male: 11.13 mm] and 1 female [12.86 mm], *ibidem*, FPA Cohen, BF Takano and SLS. Bueno coll., 14.ix.2007 (MZUSP 34378). 7 males [not measured], *ibidem*, FPA Cohen, BF Takano and SLS. Bueno coll., 22.ii.2008 (MZUSP 34377). **Other material:** 11 juvenile topotype specimens [not measured], *ibidem*, FPA Cohen, BF Takano and SLS. Bueno coll., 20.iii.2008 (MZUSP 34379, genetic voucher, Genbank access KU948371). MZUSP 18842 (Jaraguá). 1 male and 2 females [size not noted], Brazil, São Paulo, Jaraguá State Park, collector and date not available (MZUSP 7317). 3 males, 1 female and 1 juvenile [size not noted], *ibidem*, collector and date not available (MZUSP 7410).

Type-locality: Jaraguá State Park, city of São Paulo, São Paulo, Brazil.

Geographical distribution: species known only from the type-locality.

Diagnosis: Rostrum wide base triangular-shaped, straight, extending beyond distal apex of compound eyes. Subrostral process in median position, well developed, high, broad triangular, slightly oriented anteriorly. Orbital spines well developed. Epibranchial area with corneous scales on anterolateral angle only. Areola subrectangular. Anteromesial region of third thoracic sternite truncate. Chelipeds large, palmar crests disciform with margin weakly lobulate. Uropods narrow. Posterolateral margin of telson slightly convex mesially.

Description of the male holotype:

Carapace moderately convex, gastric region swollen, dorsal surface scabrous, covered with punctations with small setae. Rostrum wide base triangular-shape (value = 1.00), straight, extending beyond distal apex of compound eyes, with small setae on lateral margins and tip, with subterminal small corneous scales at tip (Figs. 20, 25E). Rostral carina beginning at level of protogastric lobes, extending to near apex, with small corneous scales and setae (Figs. 20, 25E). Subrostral process well developed, occupying median portion of subrostral margin, tip rounded, anterior and posterior margins forming obtuse angle (104°) (Figs. 21A, 27E).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital sinus U-shaped, with plumose setae sub-ventrally. Orbital spines well developed, rounded apically, with minute terminal corneous scale. Anterolateral spines rounded apically, with terminal small corneous scale, straight, not reaching basal margin of cornea (Figs. 20, 25E).

Epigastric prominences pronounced with corneous scales. Protogastric lobes poorly pronounced with corneous scales. Gastric area moderately inflated in relation to hepatic lobes and rostrum in lateral view (Figs. 20, 25E). Gastric pits small, smooth.

Demarcation between hepatic lobes well defined. Lateral margins of hepatic lobes with small setae and sparse corneous scales (Figs. 20, 25E).

Transverse dorsal linea (TDL) slightly sinuous throughout its extension. Areola subrectangular (value = 1.85). Cardiac area trapezoidal (value = 1.69) (Figs. 20, 25E).

Epibranchial area slightly elongated, triangular shaped, anterolateral angle blunt with two small corneous scales, margins and surface with scattered small simple setae (Fig. 21B).

Third thoracic sternite with anteromesial region truncate, with two terminal small corneous scales, and long simple setae scattered on the surface. Fourth thoracic sternite with anterolateral angles strongly produced (Figs. 21C, 29E).

Chelipeds unequal in size (Fig. 20). Major cheliped. Dactylus: dorsal margin and outer surface granulate; inner surface smooth; proximal lobe on dorsal margin blunt and low; cutting margin with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of moderately wide corneous scales up to distal end; row of tufts of long simple setae next to cutting margin. Propodus: outer surface granulated; palm high (value = 3.16); palmar crest disciform, margin weakly lobulate, outer surface strongly excavated; cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of moderately wide corneous scales up to distal end; scattered tufts of long simple setae over inner surface and alongside inner and outer surfaces next to cutting margin. Carpus: dorsal margin with two naked tubercles proximally, two spines with terminal corneous scale mesially, and sub-terminal lobe of moderate size, blunt, with small corneous scales; inner surface with group of five tubercles of unequal size (the largest one with small corneous scale), near dorsal margin and long setae; outer surface with carpal ridge high and formed by tubercles. Merus: dorsal margin with one tubercle;

dorsolateral edge with five naked tubercles decreasing in size proximally; ventromesial edge with 1 spine with terminal corneous scale distally, three tubercles with terminal corneous scale medially, and one naked tubercle proximally; ventrolateral border with two naked tubercles distally. Ischium: dorsolateral edge with one naked spine distally; ventromesial border with four naked tubercles; ventrolateral border smooth.

Minor chelipeds similar to major chelipeds except as noted hereafter: Dactylus and fixed finger (propodus): cutting margin with lobular basal tooth weakly developed, followed by row of narrow corneous scales up to distal end. Carpus: inner surface with one large tubercle with small corneous scale and outer surface with carpal ridge moderately high and formed by tubercles. Merus: ventromesial edge with four tubercles with terminal corneous scale, except the proximalmost one; ventrolateral border with three naked tubercles distally. Ischium: ventromesial border with one tubercle with corneous scale distally, two low naked tubercles medially, and one tubercle with terminal corneous scale proximally.

Second, third and fourth pereopods morphologically similar except where noted. Dactyli with several rows of setal tufts on all surfaces. Propodi with small corneous scales on dorsal margin and scattered setae concentrated mainly along dorsal and ventral margins. Carpi with scattered setae, concentrated mainly along dorsal margin; second and third pereopods with small corneous scale on dorsal margin concentrated mainly on median and distal portions. Meri and ischii with scattered setae concentrated mainly along dorsal margin (Fig. 20).

Fifth pereopods reduced and chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube long, narrow, opening on coxa (Figs. 24I–J).

Pleopods 2 and 5 absent, and 3 and 4 showing as buds.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron and ventral angles of third and fourth abdominal epimera well defined, unarmed.

Uropods well developed, narrow (Fig. 21D).

Telson with anterolateral and posterolateral margins well-differentiated; posterolateral margin slightly convex mesially (Fig. 21D).

Variations: The base of the triangular rostrum is wider than the length of the sides, but in a few specimens the base is narrower than usual (RBW/LMR mean ratio = 1.03 ± 0.06 ; $n = 11$). The corneous scales on the cutting margins of the fingers of the major chela sometimes are distinctly less flattened than usual, and the palmar crest, usually disciform, may be rather rectangular in shaped in some specimens. The height of the palm of the propodus of the minor chela propodus is also variable (mean value = 4.26 ± 0.53 ; $n = 07$). The ventral angles of third and fourth abdominal epimera can be either naked or provided with corneous scales apically.

Remarks: *Aegla jaragua* n. sp. can be easily differentiated from all the congeners in the *A. paulensis* species complex in having the subrostral process in median position of the subrostral margin (Fig. 27E), whereas in all other members of the species complex the subrostral process is located on proximal half (Figs. 27A–D, F). The new species share with *A. rosanae*, *A. lancinhas*, *A. vanini* n. sp., and *A. japi* n. sp. the narrow-shaped type of the uropods (Figs. 13D, 15F, 17D, 19D, 21D); resembles *A. vanini* n. sp. and *A. japi* n. sp. in having the rostrum wide base triangular shaped and the telson with the posterolateral margin slightly convex mesially, and is further similar to *A. vanini* n. sp. and *A. japi* in the truncate shape of the anteromesial margin of the third thoracic sternite. These characters also enable the delimitation of *A. jaragua* n. sp. from *A.*

paulensis s. str. (see under *A. rosanae* and *A. vanini* n. sp. for details). *Aegla jaragua* n. sp. can be further differentiated from *A. paulensis* s. str. and distinguished from *A. rosanae* in having the rostrum straight (the rostrum is distinctly curved downward in *A. paulensis* s. str., and curved upward distally in *A. rosanae*) (Figs. 11A, 13A, 21A) and the margin of the palmar crest of both chelipeds weakly lobulate (the margin is lobulate in both *A. paulensis* s. str. and *A. rosanae*) (Figs. 10, 12, 20). The new species can be further differentiated from *A. rosanae* in (i) the subrectangular shape of the areola (the areola is rectangular in *A. rosanae*) (Figs. 12, 20, 25B, 25E) and (ii) the truncate type of the anteromesial margin of the third thoracic sternite (it is abrupt in *A. rosanae*) (Figs. 29B, 29E).

Aegla jaragua n. sp. differs from *A. vanini* n. sp. and *A. japi* n. sp. in having (i) straight rostrum (the rostrum is nearly deflected downward in both *A. vanini* n. sp. and *A. japi* n. sp.), (ii) well developed orbital spines (the orbital spines are absent in *Aegla vanini* n. sp., and rudimentary in *A. japi* n. sp.), and (iii) margin of palmar crest weakly lobulate (the margin of palmar crest is lobulate in *A. vanini* n. sp. and entire in *A. japi* n. sp.) (Figs 16, 18, 20).

Aegla jaragua n. sp. further differs from *A. lancinhas* in (i) the blunt rostrum (rostrum lanceolate distally in *A. lancinhas*), (ii) the absence of the corneous scales in the lateral margin of the epibranchial area (corneous scales present in *A. lancinhas*) (Figs. 15C, 28E), and (iii) the truncate type of the anteromesial margin of the third thoracic sternite (it is abrupt in *A. lancinhas*) (Figs. 15D, 21C, 29E).

The material MZUSP 7317 and MZUSP 7410 from Jaraguá (São Paulo) assigned to *A. paulensis* by Bond-Buckup and Buckup (1994) is here reassigned to *A. jaragua* n. sp.

Biology: Several biological information regarding this species have recently been published as *Aegla paulensis*, and include data on the reproductive biology, population structure, somatic growth and life cycle (Cohen *et al.* 2011), estimation of population size (Cohen *et al.* 2013) and detailed morphological description of the newly-hatched juvenile (MZUSP 25140 and MZUSP 28283) (Moraes & Bueno 2013).

Etymology: The specific epithet “jaragua”, from the indigenous Tupi-Guarani language “jaraguá” meaning “The Lord of the Valley” (“yara” = Lord + “gua” = The Valley) refers to the type-locality “Jaraguá”. It is a noun in apposition.

***Aegla jundiai* Moraes, Tavares & Bueno new species**

(Figures 1, 22–23, 24K–L, 25F, 27F, 28F, 29F, 30)

Aegla paulensis: Pérez-Losada *et al.*, 2004 *pro parte*: 780 [not *Aegla paulensis* Schmitt, 1942].

Material examined: Holotype: female [11.37 mm] Brazil, São Paulo, Serra do Japi–Guaxinduva–Jaguacoara, 23°17′22.7″S–046°56′52.0″W, point 11, F Kiyohara and E Mossolin coll., 09.ii.2000 (MZUSP 13493). **Paratypes:** 1 male [11.92 mm], *ibidem*, 23°17′21.7″S–046°56′24.7″W, point 10, F Kiyohara and E Mossolin coll., 08.ii.2000 (MZUSP 13490). 1 male [11.86 mm] and 1 female [9.87 mm], *ibidem*, 23°17′33.8″S–046°57′13.9″W, point 12, F Kiyohara and E Mossolin coll., 08.ii.2000 (MZUSP 13497).

Type-locality: Serra do Japi–Guaxinduva–Jaguacoara, state of São Paulo, Brazil.

Geographical distribution: species known only from the type-locality.

Diagnosis: Rostrum wide base triangular-shaped, nearly deflected downward, not reaching distal apex of compound eyes. Subrostral process on proximal half, well developed, high, broad triangular, and oriented downward. Orbital spines rudimentary. Corneous scales at epibranchial area inconspicuous on anterolateral angle only. Areola rectangular. Third thoracic sternite with anteromesial region truncate. Chelipeds small, palmar crests rectangular with margin jagged. Uropods narrow. Posterolateral margin of telson straight.

Description of the female holotype:

Carapace moderately convex, gastric region swollen, dorsal surface scabrous, covered with punctations with small simple setae. Rostrum wide base triangular-shape (value = 1.09), nearly deflected downward, not reaching distal apex of compound eyes, with small corneous scales at tip, with small simple setae on lateral margins and surface (Figs. 22, 25F, 27F). Rostral carina beginning at level of protogastric lobes, extending to near apex, with small simple setae. Subrostral process well developed, on proximal half of subrostral margin, tip rounded, anterior and posterior margins forming obtuse angle (103°) (Fig. 23A).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital sinus U-shaped, with plumose setae sub-ventrally. Orbital spines rudimentary, rounded apically, with terminal minute

corneous scale. Anterolateral spines rounded apically with terminal small corneous scale, straight, not reaching basal margin of cornea (Fig. 22).

Epigastric prominences and protogastric lobes pronounced, with minute simple setae, without corneous scales. Gastric area moderately inflated in relation to hepatic lobes and rostrum in lateral view. Gastric pits inconspicuous.

Demarcation between hepatic lobes well defined (right side only). Lateral margins of hepatic lobes with scattered small simple setae (Fig. 22).

Transverse dorsal line (TDL) slightly sinuous throughout its extension. Areola rectangular (value = 2.35). Cardiac area trapezoidal (value = 1.50) (Figs. 22, 25F).

Epibranchial area shortened, anterolateral angle blunt with a minute corneous scale (left side only), margins and surface with scattered small simple setae (Figs. 23B, 28F).

Anteromesial region of third thoracic sternite truncate, with minute corneous scale on each anterolateral angle of anterior margin; scattered small simple setae on surface. Fourth thoracic sternite with anterolateral angles moderately produced with scattered long simple setae (Figs. 23C, 29F).

Chelipeds subequal in size (Fig. 22). Major cheliped. Dactylus: dorsal margin and outer surface granulate; inner surface smooth; proximal lobe on dorsal margin blunt and low; cutting margin with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of narrow corneous scales up to distal end; row of tufts of long simple setae next to cutting margin. Propodus: outer surface granulate; palm high (value = 4.06); palmar crest rectangular, margin jagged, outer surface weakly excavated; cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth well developed proximally, with flattened corneous scales, followed by row of narrow corneous scales up to distal end; scattered tufts of long simple setae over inner surface

and alongside inner and outer surfaces next to cutting margin. Carpus: dorsal margin with two low and naked tubercles proximally, two median spines with small terminal corneous scale apically, and sub-terminal lobe weakly defined, blunt, with a small corneous scales and setae apically; inner surface with one spine with terminal corneous scale, near dorsal margin and long setae; outer surface with carpal ridge moderately high and formed by tubercles. Merus: dorsal margin with one tubercle; dorsolateral edge with two larger tubercles distally and two low tubercles median-distally; ventromesial edge with three naked tubercles decreasing in size proximally; ventrolateral border with four small naked tubercles. Ischium: dorsolateral edge with one naked tubercle distally; ventromesial border with five naked tubercles (proximalmost and distalmost ones larger than three median); ventrolateral border smooth.

Minor chelipeds similar to major chelipeds except as noted hereafter: Dactylus: lobular basal tooth weakly developed. Propodus: palm low (value = 4.52) and lobular basal tooth weakly developed. Carpus: sub-terminal lobe on dorsal margin well defined with two corneous scales and setae, inner surface with two tubercles without corneous scales, and outer surface with carpal ridge high. Merus: dorsolateral edge with five tubercles tipped by corneous scale and decreasing in size proximally; ventromesial edge with one tubercle with terminal corneous scale distally and four low naked tubercles median-proximally; ventrolateral border with two naked tubercles distally.

Second and third pereopods (right side only; left side missing). Dactylus with several rows of setal tufts on all surfaces. Propodus with scattered setae concentrated mainly along dorsal and ventral margins. Carpus with scattered setae concentrated mainly along dorsal margin, and with minute corneous scale on distal portion of dorsal margin. Merus and ischium with scattered setae concentrated mainly along dorsal margin. Pair of fourth pereopods missing (Fig. 22).

Fifth pereopods reduced and chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube absent on coxa.

Pleopods 2 to 5 well developed, uniramous and bi-segmented.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron and ventral angles of third and fourth abdominal epimera well defined, unarmed.

Uropods well developed, narrow (Fig. 23D).

Telson with anterolateral and posterolateral margins well-differentiated; posterolateral margin straight mesially (Fig. 23D).

Variations: The areola can be actually either subrectangular or rectangular, mean value = 2.26 ± 0.18 (n = 04), and the palm of the propodus of the minor chela varies in height (mean value = 4.34 ± 0.62 ; n = 03). In the male MZUSP 13497 the palmar crest of the minor chela is disciform instead of rectangular, and in the male MZUSP 13490 the sub-terminal lobe of the carpus of the major chela is well defined and pointed, whereas in the holotype it is weakly defined and blunt. The male paratypes are provided with long and narrow sexual tubes (Figs. 24K–L).

Remarks: *Aegla jundiai* n. sp. can be easily recognized by a unique combination of characters, which includes the palmar crest of both chelipeds with jagged margin (Fig. 22), and the small size of the chelae (all other members of the species complex have larger chelae, except *A. lancinhas*). The new species is similar to *A. rosanae*, *A. lancinhas*, *A. vanini* n. sp., *A. japi* n. sp., and *A. jaragua* n. sp. in having narrow uropods (Figs. 13D, 15F, 17D, 19D, 21D, 23D). It further resembles *A. vanini* n. sp., *A. japi* n. sp., and *A. jaragua* n. sp. in having the rostrum wide base triangular shaped, and in the truncate shape of the anteromesial margin of the third thoracic sternite (Figs.

29C–F); *A. rosanae* in the rectangular areola (Figs. 12, 22); *A. vanini* n. sp. and *A. japi* n. sp. in the rostrum deflected downward; and *A. japi* n. sp. in the rudimentary orbital spines (Figs 25D, F). All these characters allow distinguishing *A. jundiai* n. sp. (and the five other members of this species complex) from *A. paulensis* s. str.

A. jundiai n. sp. further differs from *A. rosanae* and *A. lancinhas* in having (i) the rostrum nearly deflected downward (the rostrum is curved upward distally in *A. rosanae* and nearly straight in *A. lancinhas*); (ii) the orbital spines rudimentary (the orbital spines well developed in both *A. rosanae* and *A. lancinhas*); (iii) the anteromesial margin of the third thoracic sternite truncate (the anteromesial margin of the third thoracic sternite is abrupt in both *A. rosanae* and *A. lancinhas*) (Figs. 15D, 29B, 29F).

A. jundiai n. sp. can be separated from *A. vanini* n. sp., *A. japi* n. sp. and *A. jaragua* n. sp. in having the posterolateral margin of the telson straight (instead of slightly convex mesially) (Figs. 17D, 19D, 21D). It can be further differentiated from *A. vanini* n. sp. in that the rostrum does not reach distal apex of compound eyes (instead of extending beyond the compound eyes as in *A. vanini* n. sp.) and from both *A. vanini* n. sp. and *A. jaragua* n. sp. in that the orbital spines are rudimentary (instead of absent as in *A. vanini* n. sp. and well developed as in *A. jaragua* n. sp.) (Figs. 16, 20, 22); from both *A. japi* n. sp. and *A. jaragua* n. sp. in the absence of corneous scales on the epigastric prominences and protogastric lobes (instead of having inconspicuous corneous scales as in *A. japi* n. sp. and *A. jaragua* n. sp.); from *A. japi* n. sp. in the areola rectangular in shape (instead of subrectangular as in *A. japi* n. sp.) (Figs. 25D, 25F); and from *A. jaragua* n. sp. in that the rostrum is deflected downward (instead of straight) and the areola is rectangular in shape (instead of subrectangular).

The female holotype is the only specimen in the type-series to have both chelipeds, though the major cheliped is detached from the body.

The specimens of *A. jundiai* examined in the present study belongs to the same collection of *Aegla paulensis* s. lat. from which molecular sequencing (Genbank access AY595838) are available (Pérez-Losada *et al.* 2004).

Biology: unknown.

Etymology: The specific epithet “jundiai”, from the indigenous Tupi-Guarani language “*jundiai*” (“*jundiá*” = a species of catfish + “*í*” = river) means “the river of the jundiás”, refers Jundiaí City where the type-locality is located. It is a noun in apposition.

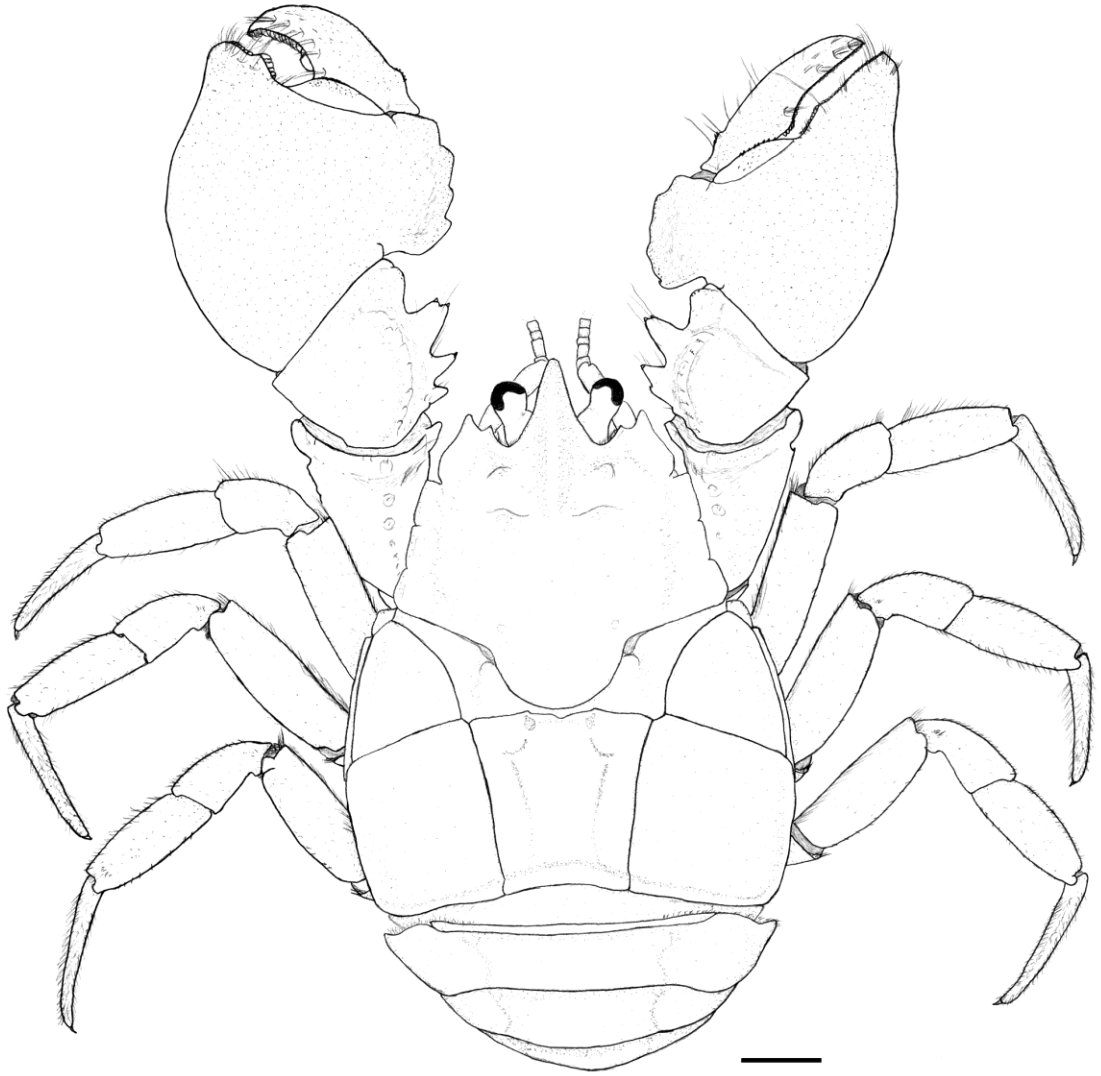


Figure 10. Dorsal view of *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male holotype (USNM 80023). Bar = 3.0 mm.

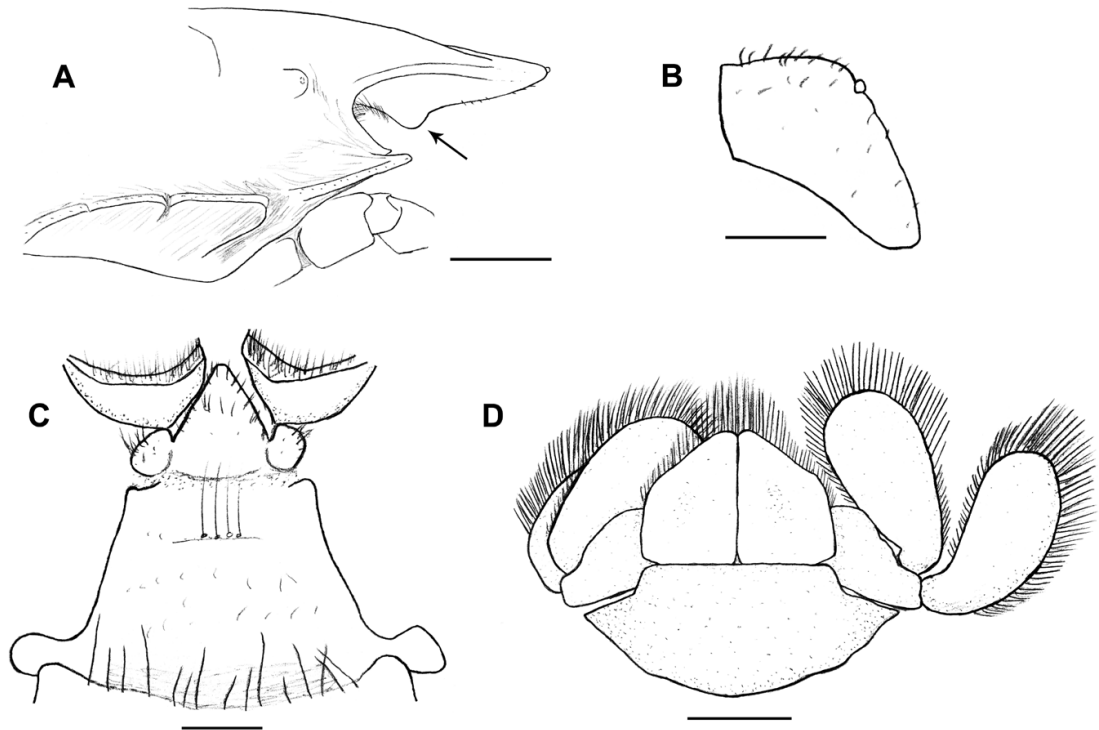


Figure 11. *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male holotype (USNM 80023). A, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. B, Dorsal view of epibranchial area. C, Third and fourth thoracic sternites. D, Telson, uropods and sixth abdominal segment. Note in A, the subrostral process (arrow). Bars: A = 2.0 mm. B = 0.50 mm. C = 1.0 mm. D = 3.0 mm.

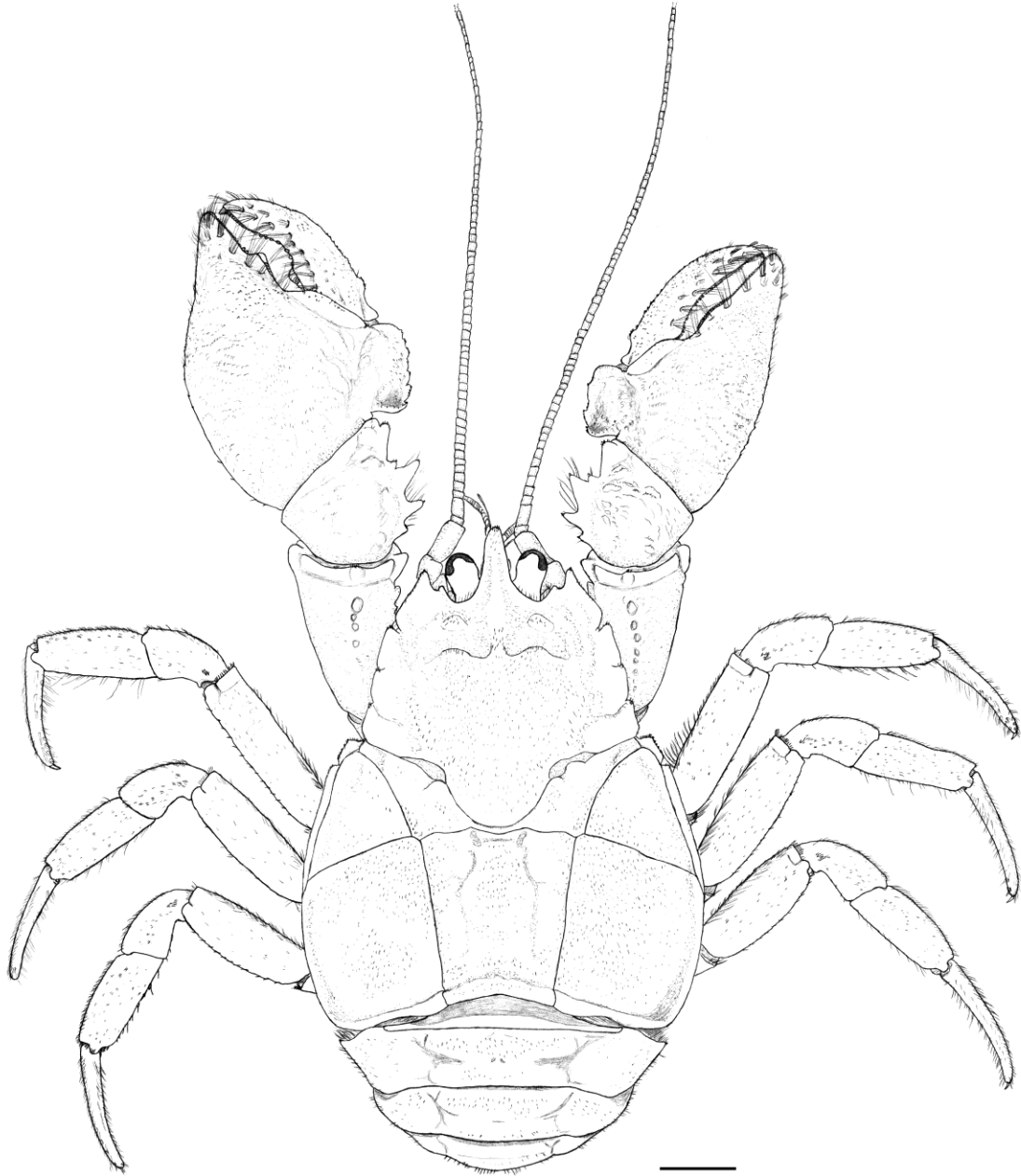


Figure 12. Dorsal view of *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). Bar = 3.0 mm.

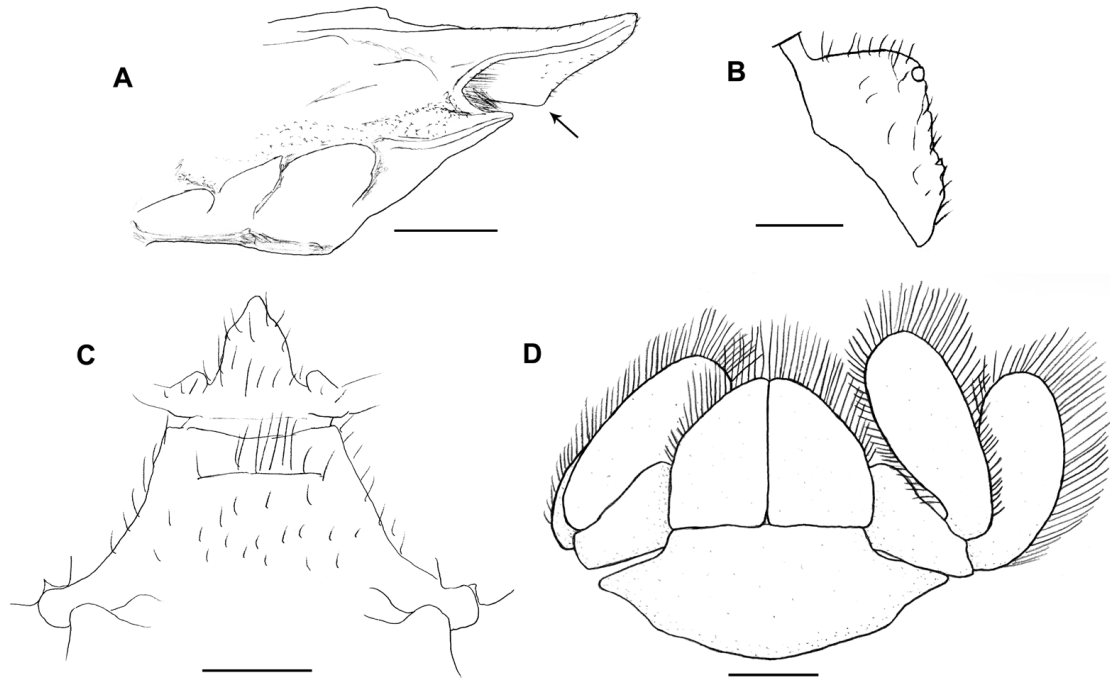


Figure 13. *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). A, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. B, Dorsal view of epibranchial area. C, Third and fourth thoracic sternites. D, Telson, uropods and sixth abdominal segment. Note in A, the subrostral process (arrow). Bars: A, D = 2.0 mm. B = 0.5 mm. C = 1.0 mm.

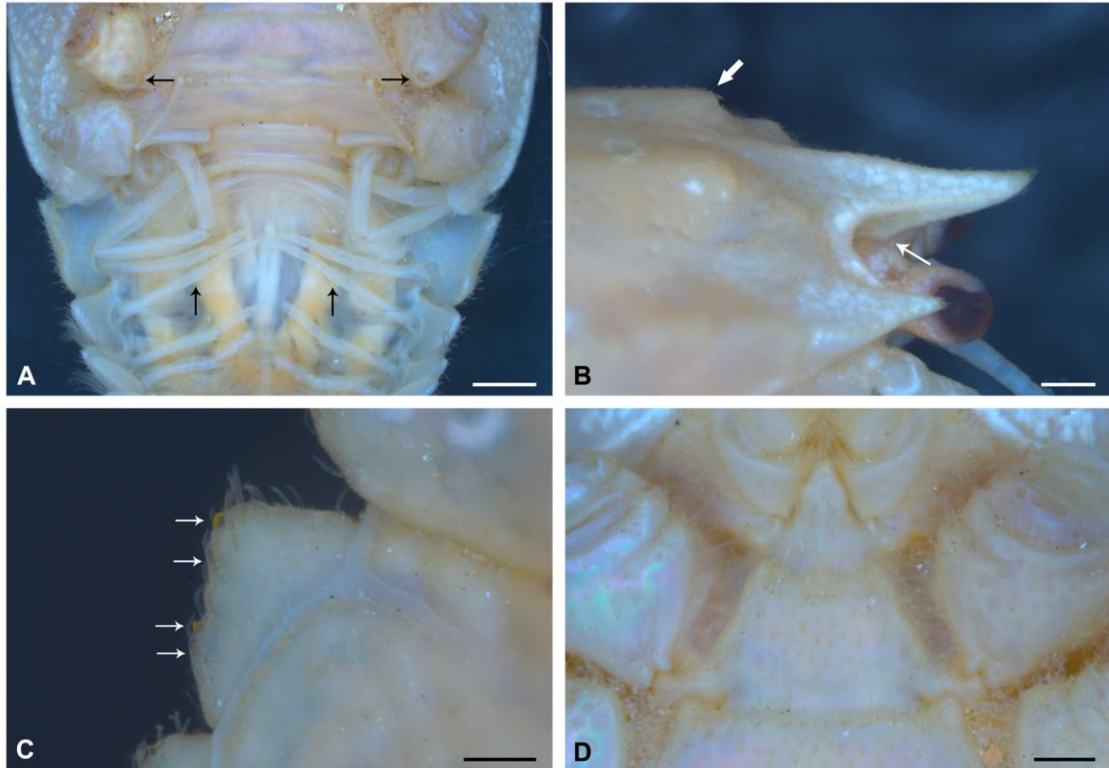


Figure 14. *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, female holotype (MZUSP 11162). A, Ventral view of the posterior region of the cephalothorax and anterior region of the abdomen. B, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. C, Epibranchial area with small corneous scales on the anterolateral angle and lateral margin (arrows). D, Anteromesial region of third thoracic sternite abrupt-shaped. Note in A, female gonopores and pleopods (arrows). Note in B, protogastric lobes (wide arrow), subrostral process (thin arrow) and rostrum nearly curved upward distally. Bars: A = 1.0 mm; B, D = 0.5 mm; C = 0.2 mm.

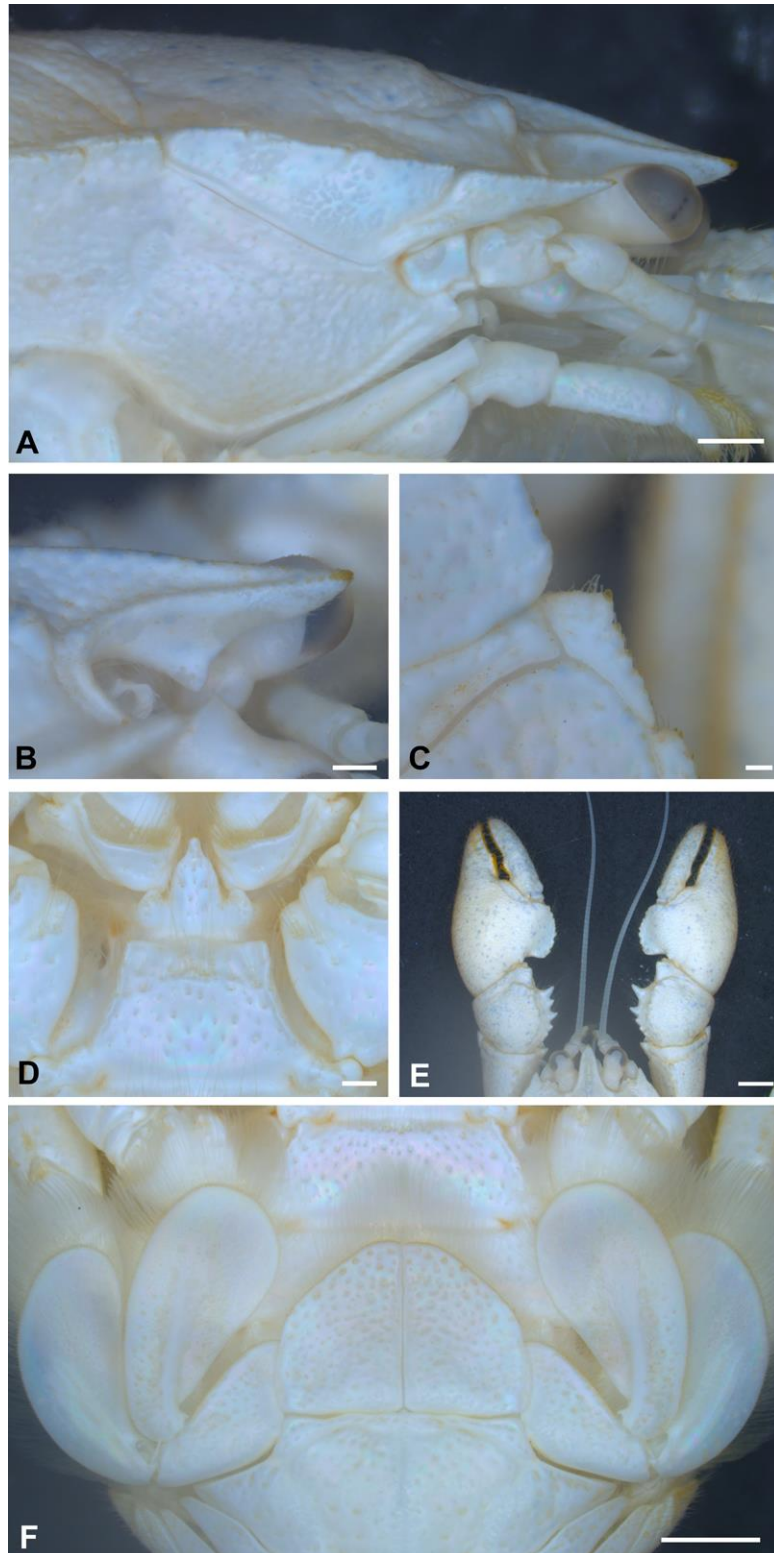


Figure 15. *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015, male topotype (MZUSP 34403). A, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. B, Lateral view of subrostral process (arrow). C, Epibranchial area with small corneous scale on the anterolateral angle and lateral margin (arrows). D, Anteromesial region of third thoracic sternite abrupt-shaped. E, Chelipeds subequal and poorly inflated. F, Telson, uropods and sixth abdominal segment Bars: A = 1.0 mm; B, D = 0.5 mm; C = 0.2 mm; E, F = 2.0 mm.

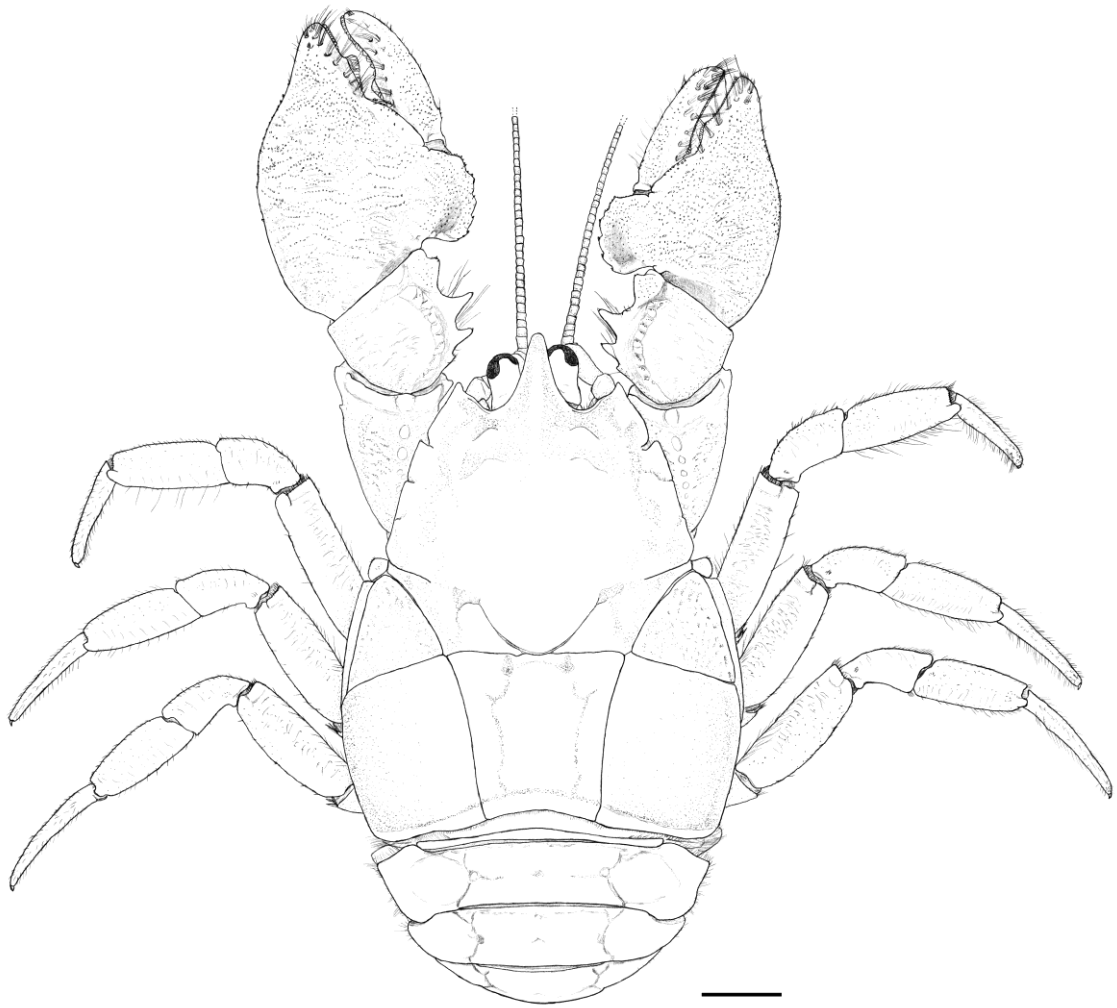


Figure 16. Dorsal view of *Aegla vanini* n. sp., male holotype (MZUSP 34371). Bar = 3.0 mm.

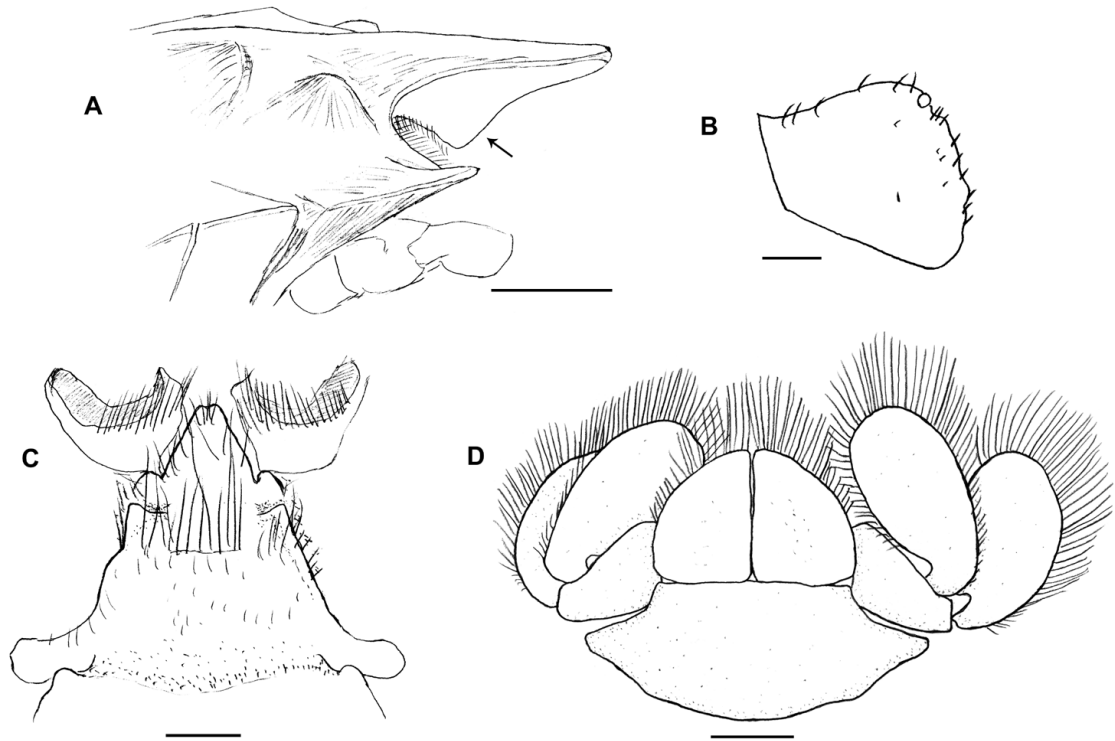


Figure 17. *Aegla vanini* n. sp., male holotype (MZUSP 34371). A, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. B, Dorsal view of the right epibranchial area. C, Third and fourth thoracic sternites. D, Telson, uropods and sixth abdominal segment. Note in A, the subrostral process (arrow). Bars: A, D = 2.0 mm; B = 0.25 mm; C = 1.0 mm.

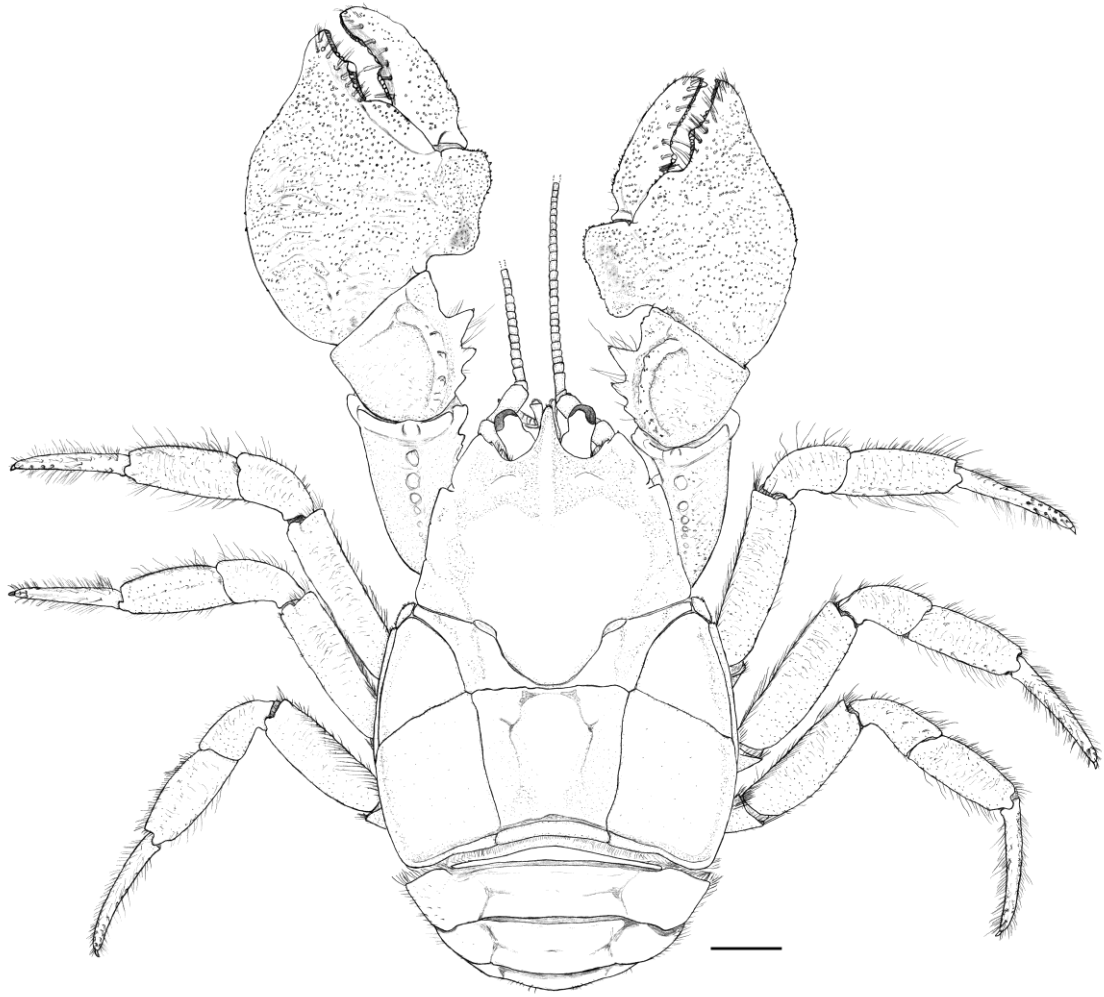


Figure 18. Dorsal view of *Aegla japi* n. sp., male holotype (MZUSP 34374). Bar = 3.0 mm.

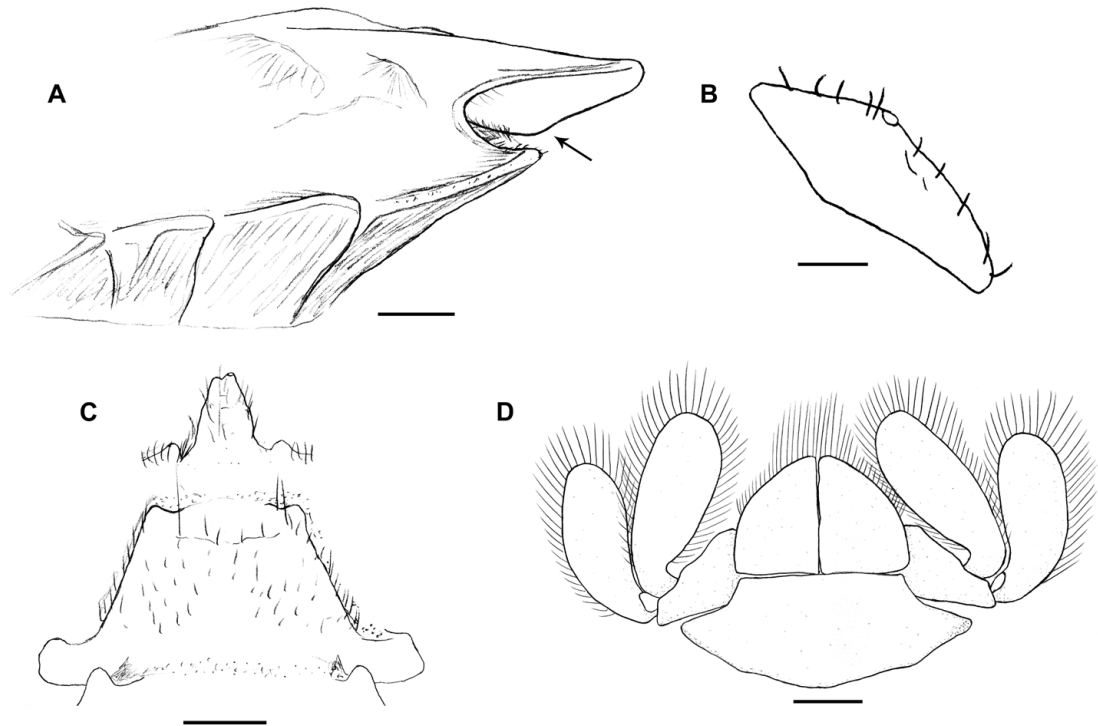


Figure 19. *Aegla japi* n. sp., male holotype (MZUSP 34374). A, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. B, Dorsal view of epibranchial area. C, Third and fourth thoracic sternites. D, Telson, uropods and sixth abdominal segment. Note in A, the subrostral process (arrow). Bars: A, C = 1.0 mm; B = 0.25 mm; D = 2.0 mm.

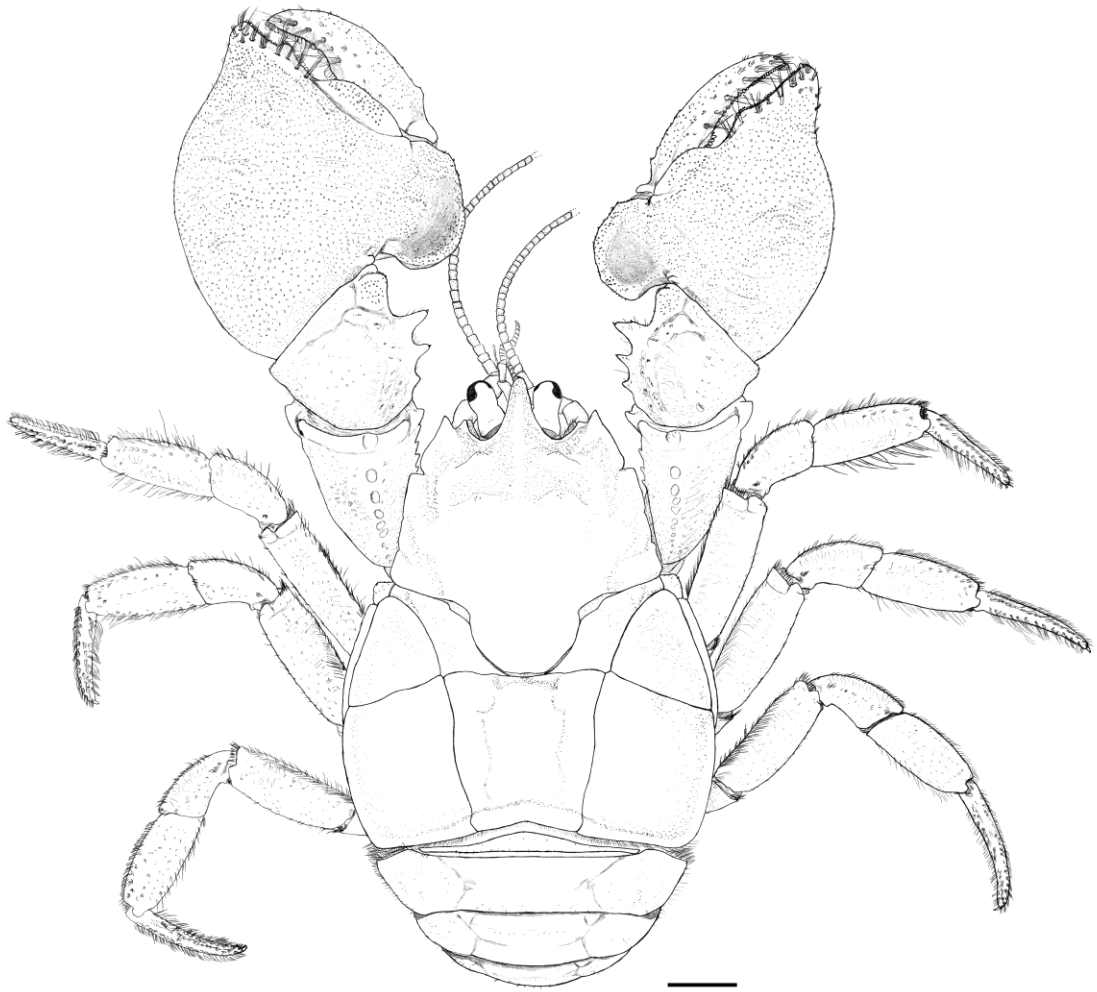


Figure 20. Dorsal view of *Aegla jaragua* n. sp., male holotype (MZUSP 34376). Bar = 3.0 mm.

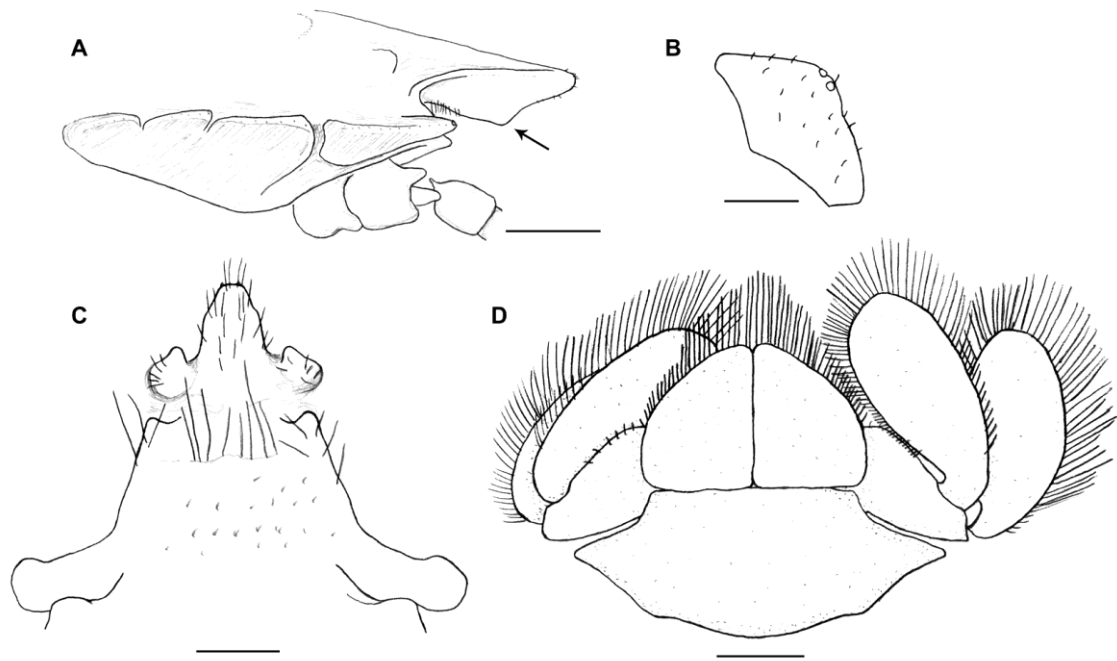


Figure 21. *Aegla jaragua* n. sp., male holotype (MZUSP 34376). A, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. B, Dorsal view of epibranchial area. C, Third and fourth thoracic sternites. D, Telson, uropods and sixth abdominal segment. Note in A, the subrostral process (arrow). Bars: A, D = 2.0 mm; B = 0.5 mm; C = 1.0 mm.

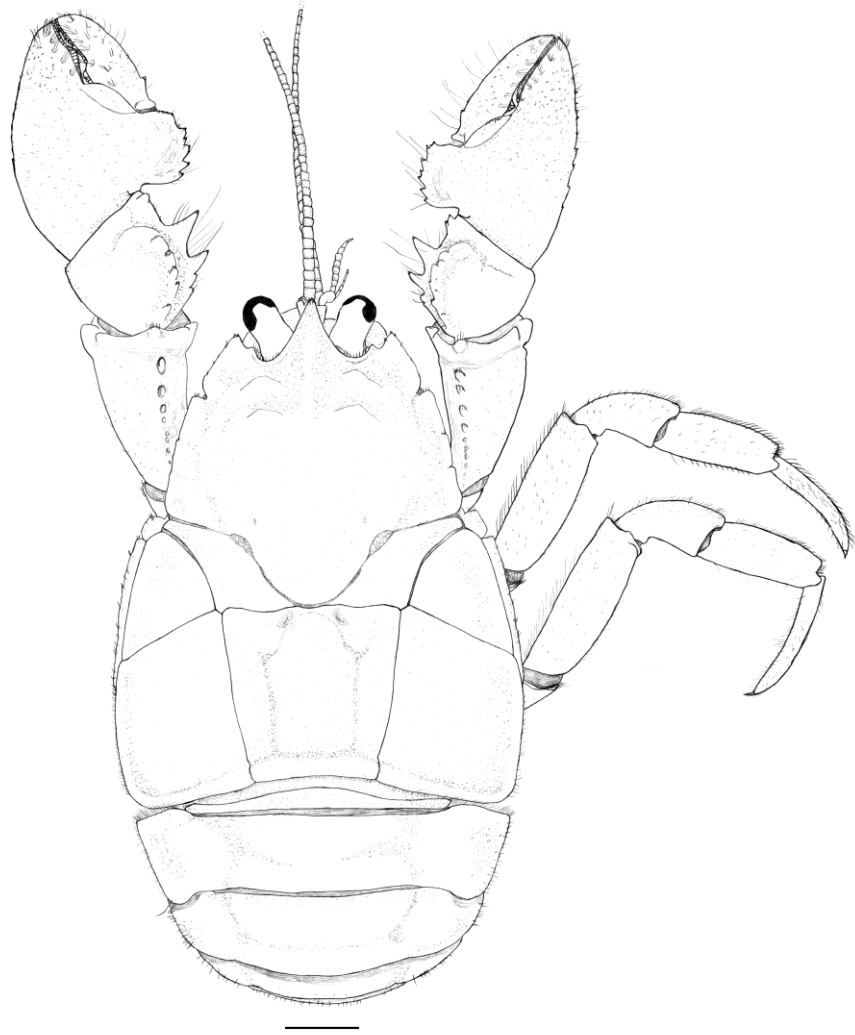


Figure 22. Dorsal view of *Aegla jundiai* n. sp., female holotype (MZUSP 13493). Bar = 2.0 mm.

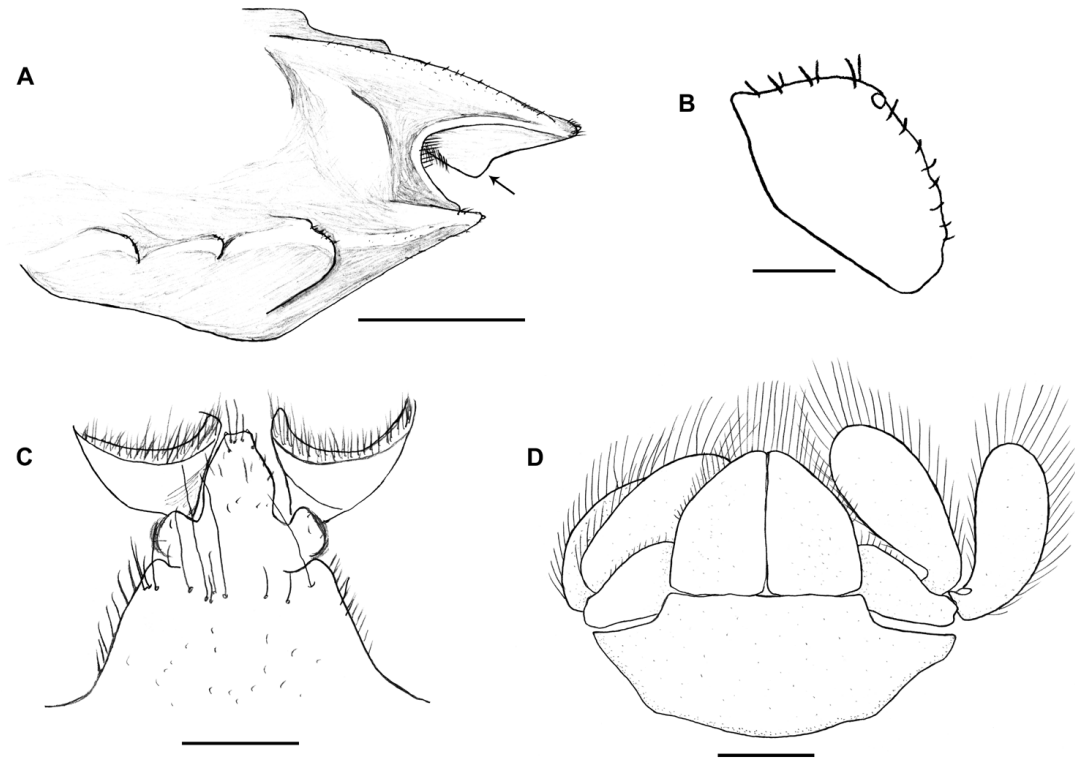


Figure 23. *Aegla jundiai* n. sp., female holotype (MZUSP 13493). A, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax. B, Dorsal view of epibranchial area. C, Third and fourth thoracic sternites. D, Telson, uropods and sixth abdominal segment. Note in A, the subrostral process (arrow). Bars: A, D = 2.0 mm; B = 0.25 mm; C = 1.0 mm.

Molecular data

The multiple sequence alignment for the 16S gene consisted of 480 positions for 34 species of *Aegla*. The optimal model, selected using the BIC was “three-parameter model” with unequal frequencies under a gamma distribution (TPM2uf+G) (Kimura 1981) with the following parameters: assumed nucleotide frequencies A = 0.3773, C = 0.0938, G = 0.1293, T = 0.3995; substitution model with rates A-C = 11.8736, A-G = 54.0145, A-T = 11.8736, C-G = 1.0000, C-T = 54.0145, and G-T = 1.0000; variable sites followed a gamma distribution with shape parameter = 0.0880.

The molecular results obtained by Bayesian analyses supported the morphological results (Fig. 30). A very consistent clade, constituted by some species from Tietê Sub-basin (Paraná Basin), dated from approximately 26 Mya and includes all the four new species described and *Aegla paulensis* s. str. Inside this clade, *A. vanini* n. sp. is the sister group to *A. paulensis* s. str., and *A. japi* n. sp. is sister group to *A. jundiai* n. sp.-*A. jaragua* n. sp. This clade from Upper Tietê Sub-basin is closer to a clade from Ribeira de Iguape Basin, that includes *A. lancinhas*, *A. strinatii*, *A. cavernicola* and *A. schmitti*, and emerged approximately 22.5 Mya. Cladogenic event leading to Ribeira de Iguape clade and Upper Tietê clade is estimated to have occurred around 30.2 Mya.

Aegla paulensis s. str. and *A. rosanae* should be viewed as different taxonomic units. *Aegla paulensis* s. str. and *A. rosanae* are more related to different aeglids species than they are to each other (Fig. 30). *Aegla rosanae* from Paraíba do Sul Basin, revalidated in this study, is included as sister group to *A. franca*, from Grande Sub-basin (Paraná Basin), and the divergence time of these species is about 4.8 Mya (Fig. 30).

Aegla perobae from Middle Tietê Sub-basin (Paraná Basin) appeared as a sister group to these species. Other species of the Clade C (sensu Pérez-Losada *et al.* 2004) from Itajaí-Açu (*A. pomerana*), Litorânea (*A. odebrechtii*, *A. marginata*), Guaíba (*A. spinipalma*), Paraná (*A. loyolai*, *A. parva*, *A. parana*, *A. meloi*, *A. castro*) and Upper Uruguay (*A. jarai*, *A. spinosa*, *A. camargoii*, *A. leptodactyla*, *A. brevipalma*) Basins constituted a monophyletic clade that emerged approximately 30.6 Mya (Fig. 30).

Discussion

Our integrative analyses using morphological and molecular data provide consistent evidences of a species complex among the Brazilian aeglid *Aegla paulensis* s. lat.. These results support the need for a taxonomic rearrangement among these complex members, with the establishment of new entities and following the obtained phylogenetic framework. All seven species dealt in this paper belong to “clade C” (sensu Pérez-Losada *et al.* 2004), which contains several Brazilian endemic species distributed along the Upper Paraná Basin and some isolated coastal hydrographic basins with no current connection with the Paraná Basin, such as the Litorânea, Ribeira de Iguape and the Paraíba do Sul basins (Türkay 1972; Bond-Buckup & Buckup 1994; Pérez-Losada *et al.* 2004; Rocha & Bueno 2004, 2011; Bond-Buckup *et al.* 2008; Fernandes *et al.* 2013; Santos *et al.* 2015).

Biogeography and Dispersal Route

The evolutionary history of clade C is strongly linked to the geological formation of hydrographic basins in southern and southeastern Brazil from Late Cretaceous to Mid-Tertiary Periods. The formation of the Paraná Basin is quite well documented (Riccomini *et al.* 1989; Riccomini 1995; Almeida & Carneiro 1998; Lundberg *et al.* 1998; Almeida 2000; Modenesi-Gauttieri *et al.* 2002; Ribeiro 2006), and its present drainage pattern was largely established during the Mid-Tertiary Period (Potter 1997). This period coincides with the past dispersal and establishment of aeglids of clade C throughout that basin about 33 Mya (Pérez-Losada *et al.* 2004), making the geological

formation of the Paraná Basin an informative background scenario upon which hypothesis on the evolutionary history of aeglids from clade C may be inferred.

Two main branch can be recognized in clade C and they can clearly be separated according to the main hydrographical systems they encompass (Fig. 30). This dichotomy suggests two independent early dispersion routes of ancient aeglids in the Paraná Basin. One early dispersion route involves hydrographic systems located mostly in the southern region of Brazil and includes the following basins and sub-basins: Litorânea, Iguaçú, Tibagi, Paranapanema, Ivaí, Itajaí and Upper Uruguay. The other early dispersal route encompass hydrographic systems located mostly in the southeastern region of Brazil, and includes the isolated hydrographic systems Ribeira de Iguape and Paraíba do Sul, plus two tributaries sub-basins (Tietê and Grande) of the uppermost section of the Paraná Basin where *Aegla paulensis* s. str., *A. lancinhas*, *A. rosanae* and the four new species described herein are found.

The latter dispersal route can be further split in two independent dispersal routes that may well reflect the evolution of geological formation in coastal southeastern Brazil during the Tertiary Period. *Aegla paulensis* s. str. and *A. vanini* n. sp. form a very consistent clade. Each of these species is found in a different high altitude first order stream which will eventually contribute to the formation of the Tietê Sub-basin in the slopes of the Serra do Mar (Serra = Portuguese word for mountain ridge). The clade *A. paulensis* s. str. – *A. vanini* n. sp. is sister group to the clade *Aegla japi* n. sp. – (*A. jundiai* n. sp. – *A. jaragua* n. sp.). The three species from the latter clade are reported from high altitude first order stream of the Tietê sub-basin and whose headwaters are located on the slopes of the Serra da Mantiqueira. Figure 30 shows clade {(*A. paulensis*, *A. vanini* n. sp.) – [*A. japi* n. sp. (*A. jundiai* n. sp., *A. jaragua* n. sp.)]} from the upper section of the Tietê Sub-basin as sister group to {*Aegla schmitti* – [*A. lancinhas* (*A.*

strinatii, *A. cavernicola*]]. Based on the distributional pattern of these species, a dispersal route parallel to the coastline can be inferred. This dispersal route can be explained by the evolution of the Cenozoic Rift system of southeastern Brazil. The drainage pattern of present-day hydrographic basins and sub-basins in this geographic region is the result of the formation of a series of grabens parallel to the coastline (Zalán & Oliveira 2005). These corridors of Cenozoic rifts were formed by the break up and gravitational collapse due to unstable isostasy and erosion process of the Cretaceous Serra do Mar, a mega-plateau originated by epeirogenic movement in the form of a transient uplift caused by thermal anomaly during the Late Cretaceous and whose remnants today are the Serra da Mantiqueira and Serra do Mar (Zalán & Oliveira 2005).

A second and different dispersal route may explain the current distributional pattern of other extant aeglids species from southeastern Brazil: *Aegla perobae*, *A. franca* and *Aegla rosanae*. Though each of these species is found in a different hydrographic drainage (Fig. 1), the formation of the Paulista Peripheral Depression (PPD) at the northeastern limits of the Paraná Basin during the Tertiary Period may provide evidence of a possible northeastern dispersal route of ancient aeglids from the middle section Tietê (of the Tietê sub-basin), towards the Rio Grande sub-basin and towards the Paraíba do Sul Basin. The PPD extends from River Grande sub-basin, near Monte Santo county, in the state of Minas Gerais, to the Paranapanema River sub-basin, between the states of São Paulo and Paraná (Fúlfaro 1974; Vieira 1982; Pinheiro & Queiroz Neto 2014). The formation of the PPD is a result of erosion process associated with the establishment of regional drainage systems bordering an extensive basaltic area of the Serra Geral formation in the state of São Paulo, known as Planalto Ocidental (Vieira 1982; Pinheiro & Queiroz Neto 2014). The long transitional edge between the Planalto Ocidental and the PPD is characterized by sharp and steep escarpment typically

found in cuesta formations. The type-locality of *Aegla perobae* is located at the slope of the cuesta in the county of São Pedro (Hebling & Rodrigues 1977; Bueno *et al.* 2014), in a first order stream belonging to the middle section of the Tietê sub-basin. *Aegla rosanae* is endemic to a small stream from the Paraíba do Sul drainage system, while its sister taxon *Aegla franca* is endemic to small streams from the Canoas Micro-basin (Bueno *et al.* 2007) that flows into the Grande Sub-basin, an important tributary of the Upper Paraná Basin. The Rio Grande and the Paraíba do Sul headwaters currently lie respectively on opposing sides of the Serra da Mantiqueira, which represents an important watershed divide between both hydrographic basins (Bizerril 1999; Braga & Andrade 2005; Iriando & Paiva 2007). Although the Upper Tietê and the Upper Paraíba do Sul were once connected as composite drainage system towards the Atlantic Ocean During the Late Oligocene–Early Miocene (30-20 Mya) (Lundberg *et al.* 1998), our results indicate a closer phylogenetic relationship of *Aegla rosanae* to *A. franca* than to any of the species from the upper section of the Tietê sub-basin (*Aegla paulensis*, *A. vanini* n. sp., *A. jaragua* n. sp., *A. japi* n. sp. and *A. jundiai* n. sp.). The connection between these two hydrographic systems, however, has been discontinued since the Early-Middle Miocene (20-11.8 Mya) by the uplift of the Arujá Structural High (Riccomini 1989, cited in Lundberg *et al.* 1998), causing the present-day flow direction of these basin to take shape.

Diversity and Conservation status

With the revalidation of *Aegla rosanae* and the addition of the four new species described in this paper, the number of *Aegla* species recognized so far for Continental South America now rises to 83. Brazil has the highest diversity (n = 52 species), of

which 90.2% (or 47 out of 52) is endemic to this country. In terms of aeglids diversity in the state of São Paulo alone, the results of this paper means a relative increase of 50% (10 previously; now 15) in the number of described species.

The number of aeglid species from Brazil, however, is bound to increase dramatically in the years to come for there are several aeglids species that show large geographic distributions, and are also suspected of forming complex of distinct species, such as *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994, *A. platensis* Schmitt, 1942, *A. marginata* Bond-Buckup and Buckup, 1994, *A. franciscana* Buckup & Rossi, 1977, *A. parana* Schmitt, 1942, *A. jarai* Bond-Buckup & Buckup, 1994, *A. uruguayana* Schmitt, 1942 (Pérez-Losada *et al.* 2004; Giri & Collins 2014; Marchiori *et al.* 2014; Marchiori *et al.* 2015). As pointed out by Bueno *et al.* (in press), re-evaluations of the taxonomic status of any of these species complex groups should most probably end up with the recognition of several new species where once there was one. Such taxonomic rearrangement would certainly have direct impact in the conservation status originally assessed for any of these putative species complex assemblages.

Taking *Aegla paulensis* s. lat. as an example, according to the IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources) criteria, the conservation status of this species has previously been suggested as Least Concern (LC) (see Pérez-Losada *et al.*, 2009) based mainly on the reported large distribution that included three disjunctive hydrographic basins [Ribeira de Iguape, Upper Tietê (Paraná Basin), and Paraíba do Sul]. The new scenario inferred after the present taxonomic review of the taxon *Aegla paulensis* s. lat. establishes that the distribution of *Aegla paulensis* (s. str.), *A. rosanae*, *A. vanini* n. sp., *A. jaragua* n. sp., *A. japi* n. sp. and *Aegla jundiai* n. sp. can be characterized as being highly endemic as the actual distribution of each of these species is restricted to their respective type-locality, characterized as high

altitude (approx. 600–800 m a.s.l.) stream headwaters located in still well preserved areas.

Based on most recently criteria established by IUCN (2013) to assess the conservation status of a taxon, the threatened category “critically endangered (CR)” is herein suggested for *Aegla rosanae* under criteria B2abiii, that is, area of occupancy (B2) estimated to be very small (approx. 0.01 km²), record of occurrence limited to one single location (a) and to be restricted to the headwater of the Benfica stream where quality of habitat decline is observed due to human occupation and use of land (biii). The conservation status of *Aegla paulensis* s. str., *A. vanini* n. sp., *A. jaragua* n. sp., *A. japi* n. sp., and *A. jundiai* n. sp. may, for the moment, be assessed as “vulnerable (VU)” under criteria B2aD2, because, although each of these species is known to occur in a single location of estimated area of occupancy to be less than 10 km², all these species are found in protected areas, such as state parks and biological reserves, which can provide them a safe haven for the time being.

The results presented in this paper raise far-reaching implications regarding future assessment of the conservation status of aeglids as a whole as new highly endemic species continues to be described and the taxonomic status of suspected species complex groups are elucidated. *Aegla* is currently the most severely threatened taxon of freshwater decapods in Brazil. According to the 2014 red list (prepared by Brazilian researchers, including two of us SLSB and FLM, during three workshops held in 2010 and 2013) of threatened freshwater decapod crustaceans species issued by the Brazilian Government official sites (Brazil – Ministério do Meio Ambiente 2014; ICMBio – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade 2014), 63.6% (28 out of 44 species evaluated) have been assessed to the following threatened categories: critically endangered (n = 9), endangered (n = 13), and vulnerable (n = 6).

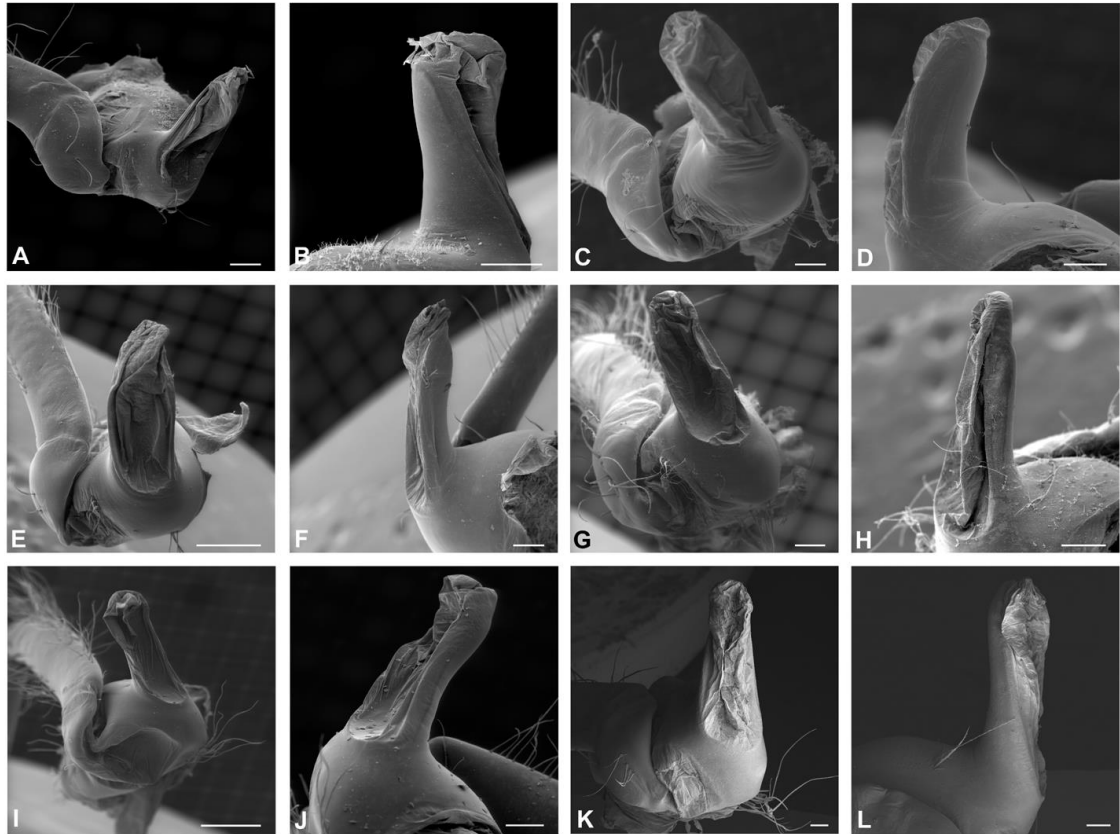


Figure 24. A-L, Proximal portion of fifth pereiopod showing coxa and sexual tube of long and narrow type. A-B, *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male topotype (MZUSP 34368). C-D, *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). E-F, *Aegla vanini* n. sp., male paratype (MZUSP 34372). G-H, *Aegla japi* n. sp., male paratype (MZUSP 34375). I-J, *Aegla jaragua* n. sp. male paratype (MZUSP 34378). K-L, *Aegla jundiai* n. sp., male paratype (MZUSP 13490). Bars: A-D, F-H, J = 200 μ m; K, L = 100 μ m; E, I = 500 μ m.

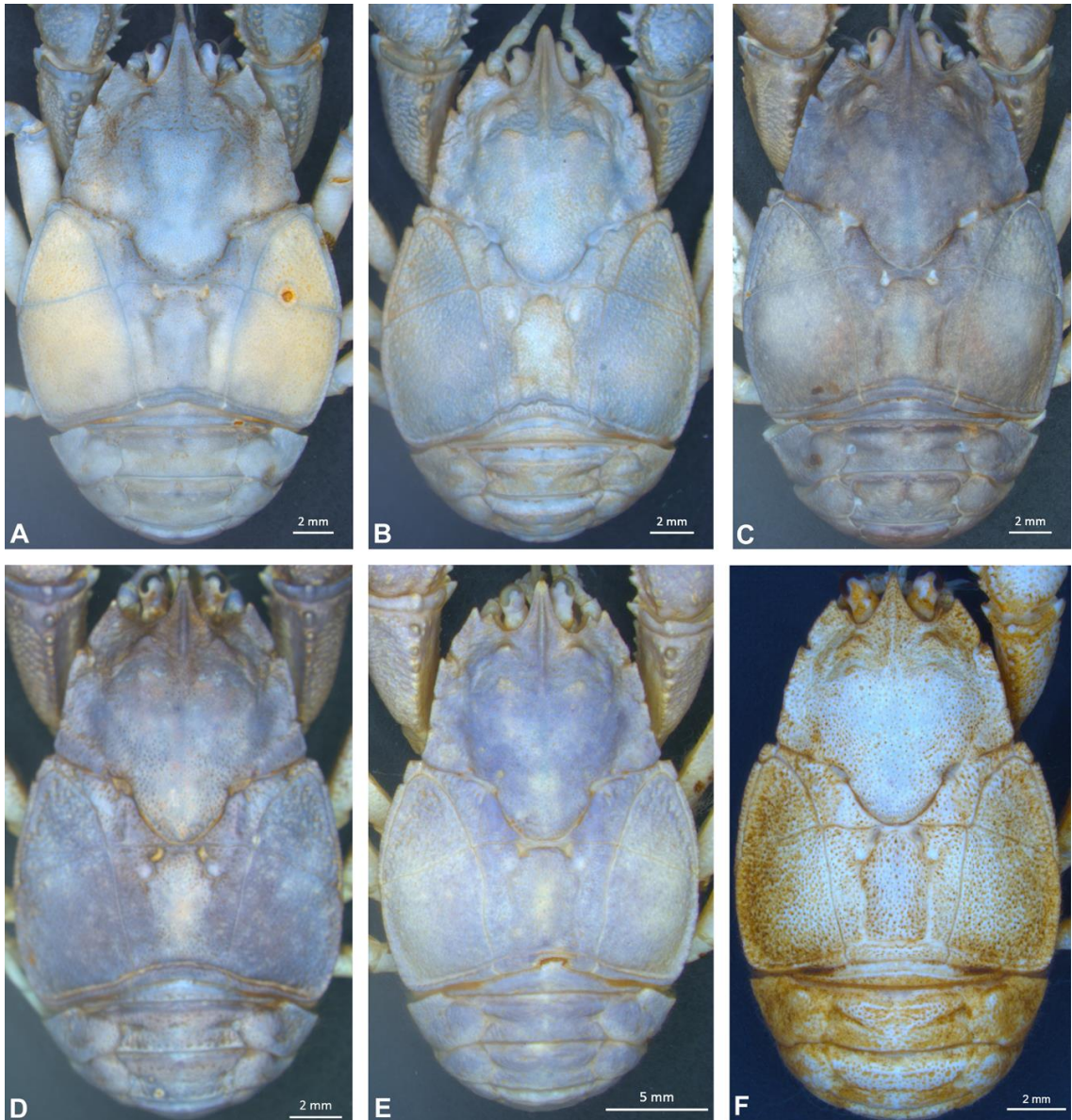


Figure 25. A-F, Dorsal view of cephalothorax and anterior portion of abdomen. A, *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male topotype (MZUSP 34367). B, *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). C, *Aegla vanini* n. sp., male holotype (MZUSP 34371). D, *Aegla japi* n. sp., male paratype (MZUSP 34375). E, *Aegla jaragua* n. sp., male paratype (MZUSP 34377). F, *Aegla jundiai* n. sp., female holotype (MZUSP 13493).

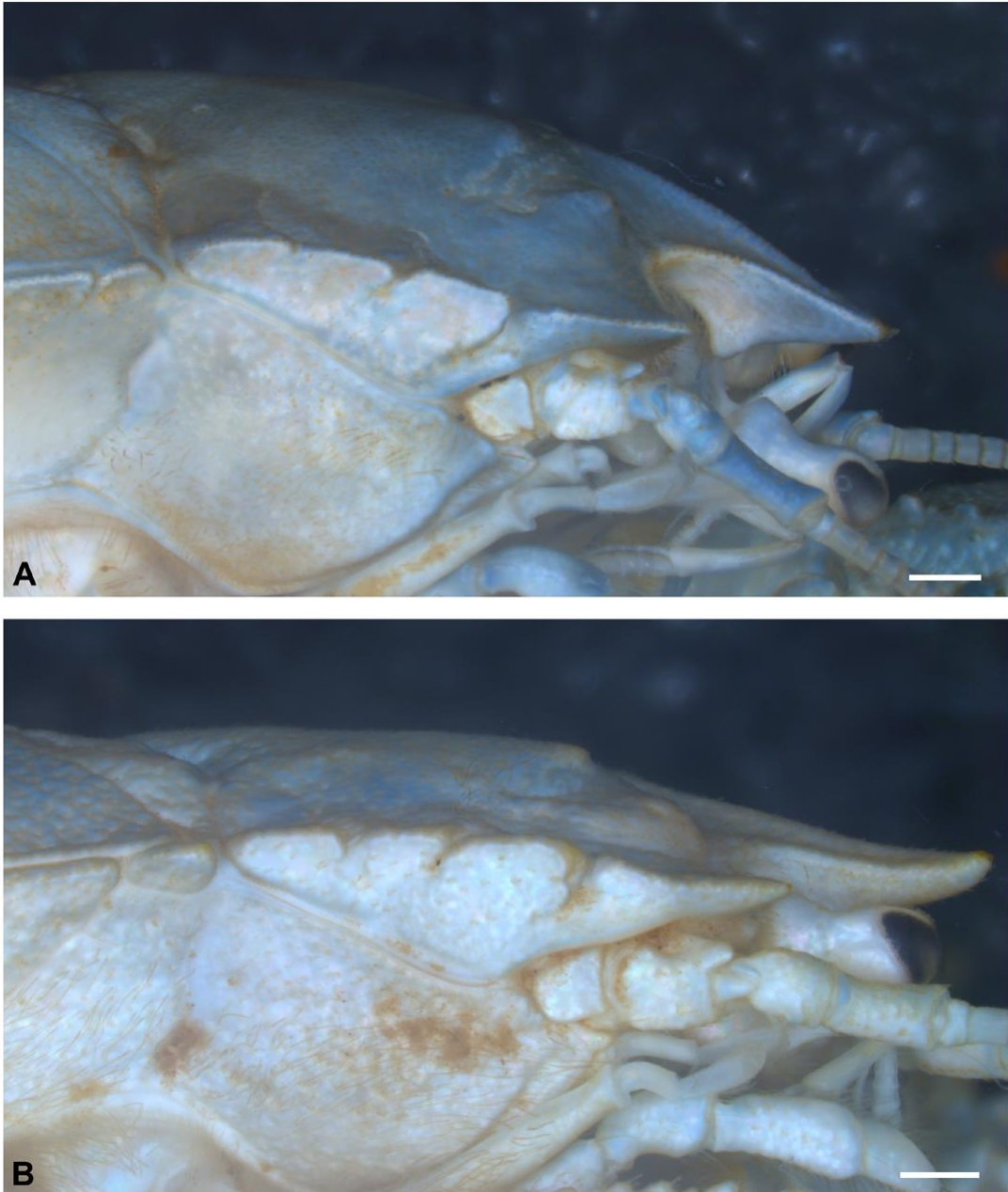


Figure 26. A-B, Lateral view of the anterior region of the cephalothorax showing the orientation of the rostrum and the elevation of gastric area. A, *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male topotype (MZUSP 34367). B, *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). Note in A, gastric area strongly swollen and subrostral process. Bars = 1.0 mm.

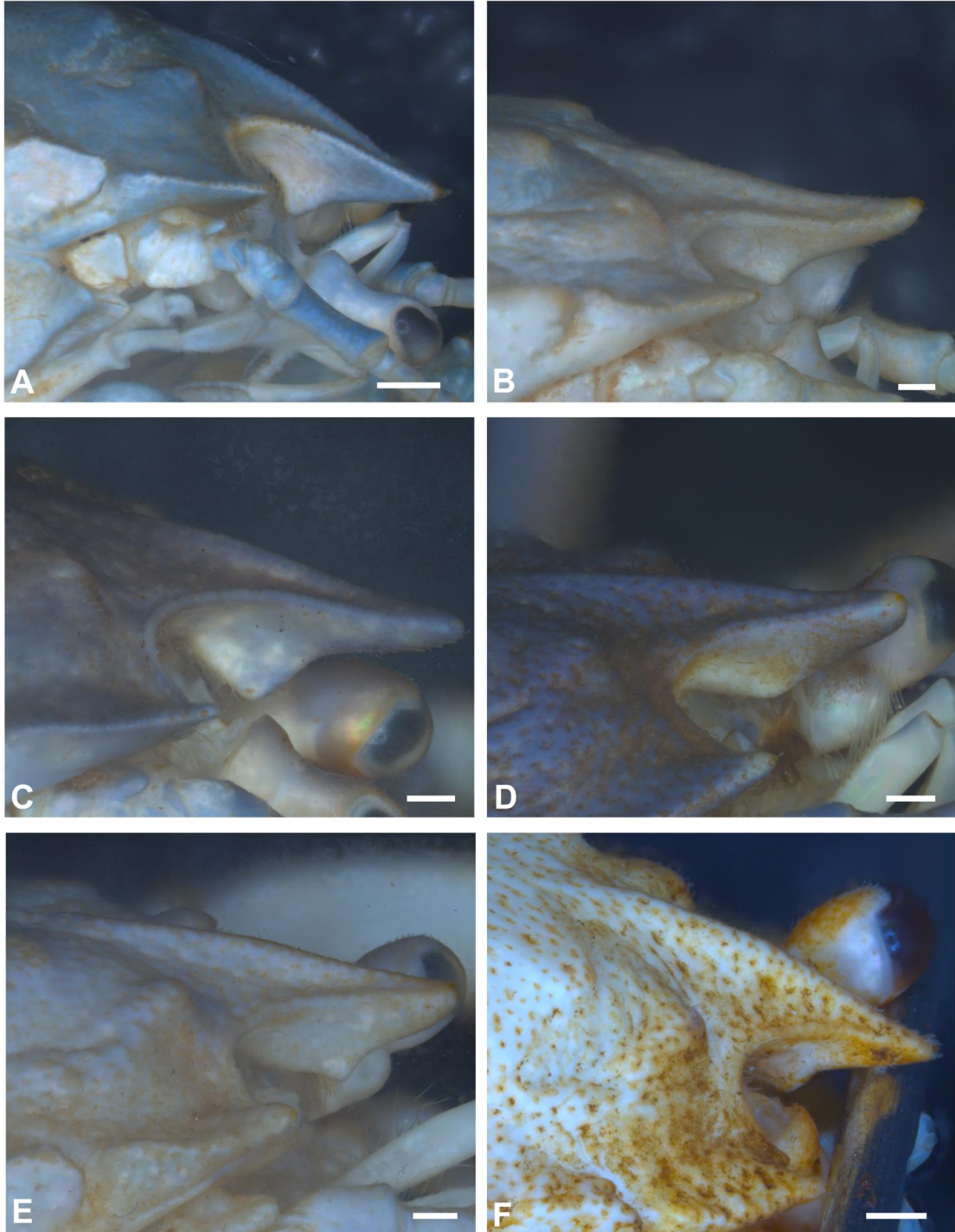


Figure 27. A-F, Lateral view of subrostral process. A, *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male topotype (MZUSP 34367). B, *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). C, *Aegla vanini* n. sp., male holotype (MZUSP 34371). D, *Aegla japi* n. sp., male paratype (MZUSP 34375). *Aegla jaragua* n. sp., male paratype (MZUSP 34377). F, *Aegla jundiai* n. sp., female holotype (MZUSP 13493). Bars: A, D = 1.0 mm; B, C, E, F = 0.5 mm.

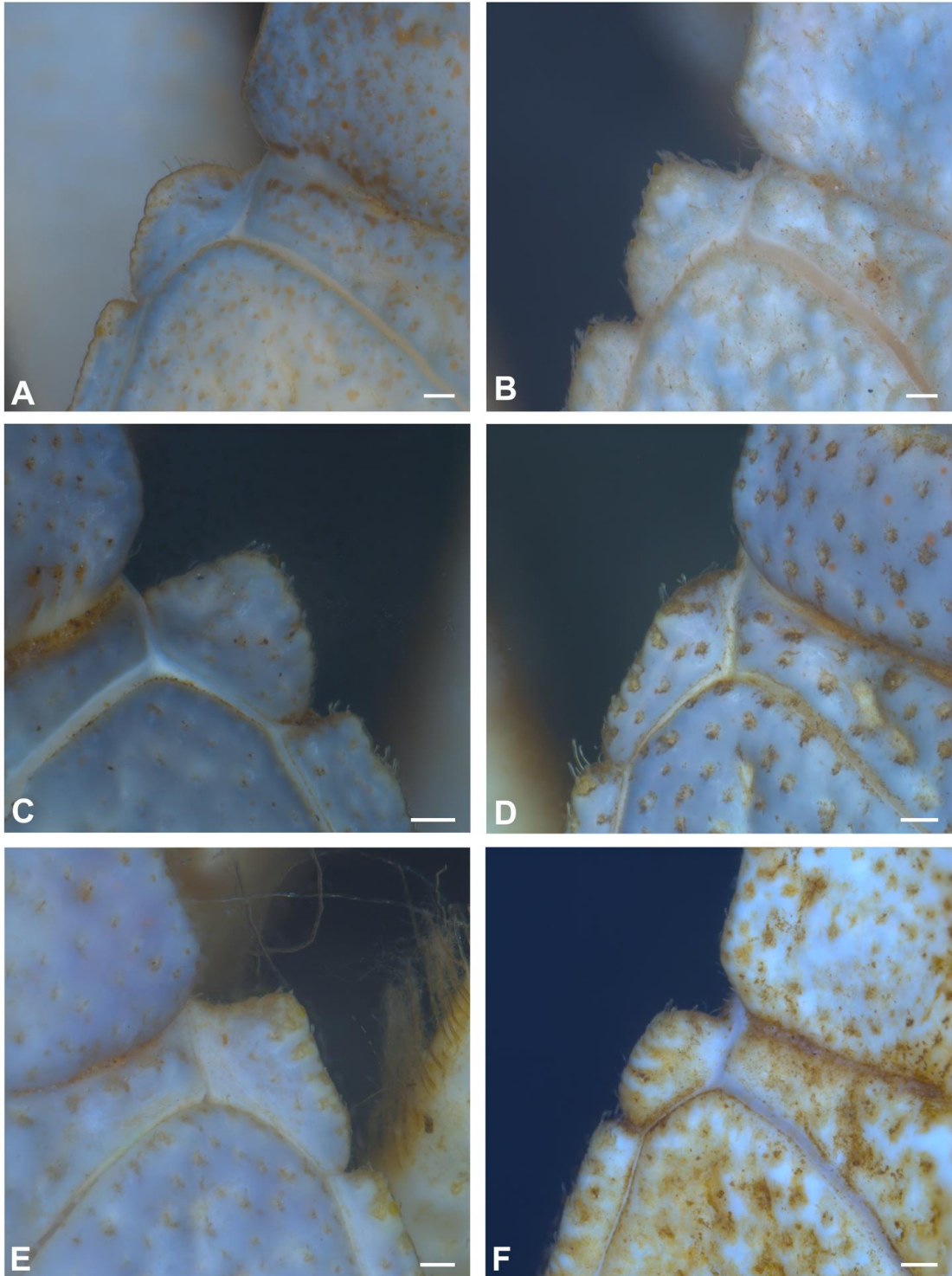


Figure 28. A-F, Dorsal view of epibranchial area. A, *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male topotype (MZUSP 34367). B, *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). C, *Aegla vanini* n. sp., male holotype (MZUSP 34371). D, *Aegla japi* n. sp., male paratype (MZUSP 34375). E, *Aegla jaragua* n. sp., male paratype (MZUSP 34377). F, *Aegla jundiai* n. sp., female holotype (MZUSP 13493). Bars: 0.2 mm.

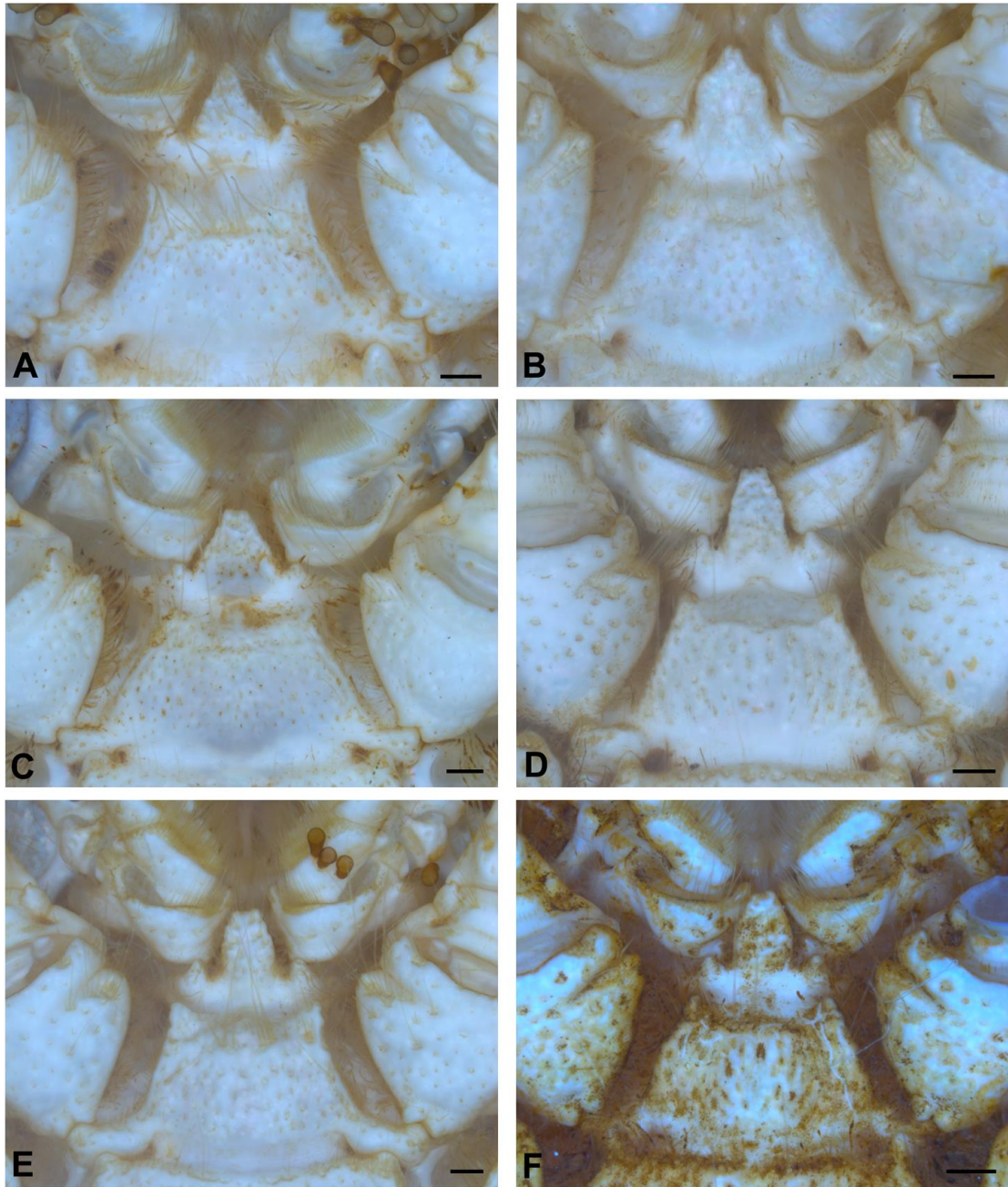


Figure 29. A-F, Ventral view of third (St3) and fourth thoracic sternites. A, *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str., male topotype (MZUSP 34367). B, *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998, male topotype (MZUSP 34369). C, *Aegla vanini* n. sp., male holotype (MZUSP 34371). D, *Aegla japi* n. sp., male paratype (MZUSP 34375). E, *Aegla jaragua* n. sp., male paratype (MZUSP 34377). F, *Aegla jundiai* n. sp., female holotype (MZUSP 13493). Note in A, St3 tapered distally; St3 abrupt in B; and St3 truncate in C-F. Bars = 0.5 mm.

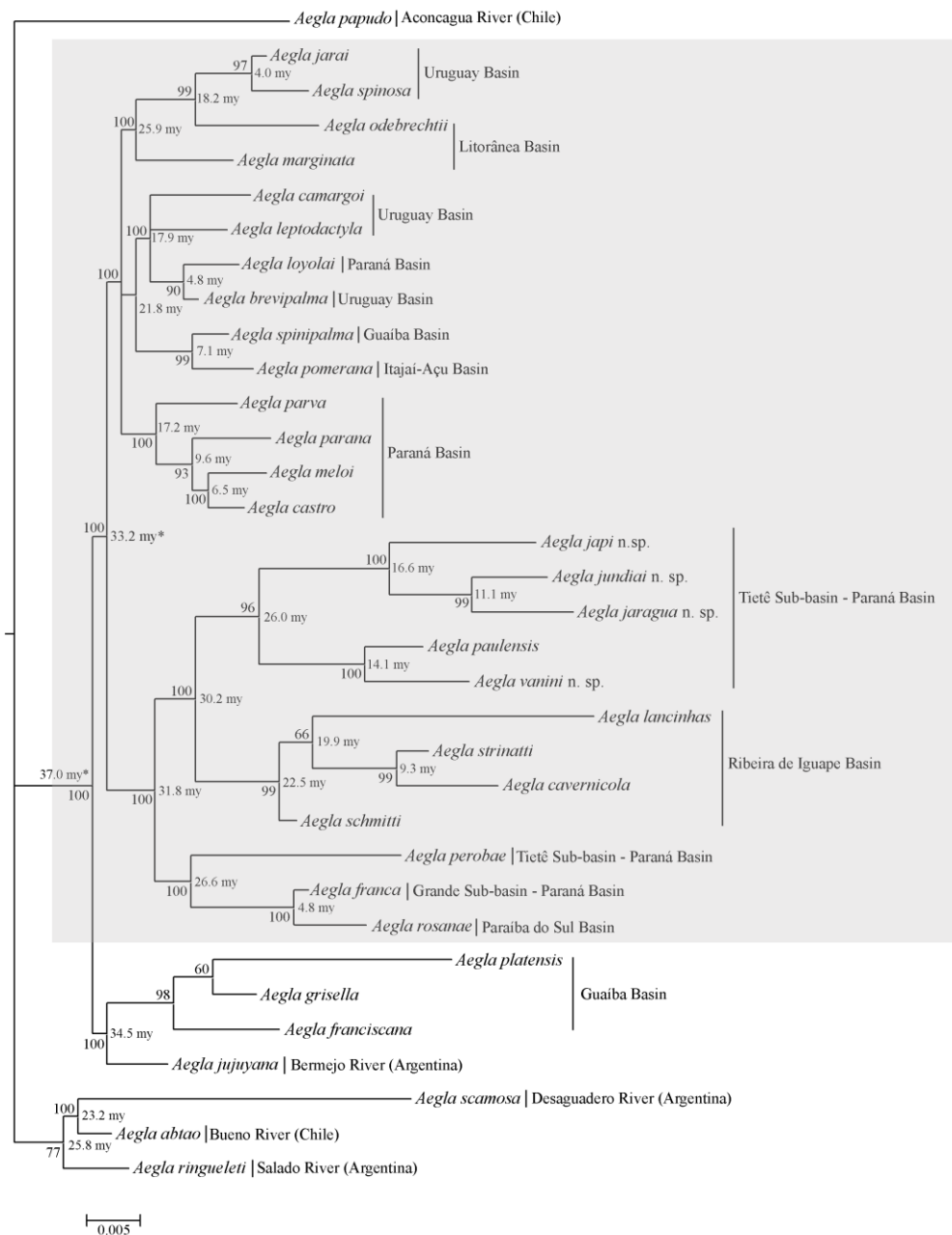


Figure 30. Bayesian tree (TPM2uf+G) for *Aegla* species based on partial fragment of 16S. Node numbers represent posterior probabilities (values < 50% are not shown), and divergence time in millions of years (my); *indicates the calibration points to molecular clock. The clade C proposed by Pérez-Losada *et al.* (2004) is highlighted in grey. The basin and sub-basin origin of the discussed species in this study are shown after the specific names.

Key to the species in the *Aegla paulensis* complex

1. Rostrum narrow base triangular-shaped, distinctly curved downward. Anteromesial margin of the third thoracic sternite tapered. Uropods wide-shaped. Posterolateral margins of telson slightly concave mesially.....*Aegla paulensis* s. str.
- Rostrum curved upward distally, straight or nearly deflected downward. Anteromesial margin of the third thoracic sternite truncate or abrupt. Uropods narrow-shaped. Posterolateral margins of telson straight or slightly convex mesially.....2
2. Orbital spines absent.....*A. vanini* n. sp.
- Orbital spines well developed or rudimentary.....3
3. Anteromesial margin of the of the third thoracic sternite truncate.....4
- Anteromesial margin of the of the third thoracic abrupt.....5
4. Subrostral process on proximal half of the subrostral margin.....6
- Subrostral process in median position of the subrostral margin.....*A. jaragua* n. sp.
5. Rostrum curved upward distally. Protogastric lobes strongly pronounced without corneous scales. Areola rectangular in shape. Epibranchial area slightly elongated. Chelipeds large, unequal in size.....*A. rosanae*

- Rostrum nearly straight. Protogastric lobes poorly pronounced with corneous scales.
 Areola subrectangular in shape. Epibranchial area triangular and strongly elongated.
 Chelipeds small, subequal in size.....*A. lancinhas*

- 6. Subrostral process poorly developed, low and lobular in shape. Epibranchial area strongly elongated. Chelipeds large, unequal in size. Palmar crest of both chelipeds entire. Areola subrectangular in shape.....*A. japi* n. sp.

- Subrostral process well developed, broad triangular. Epibranchial area shortened.
 Chelipeds small, subequal in size. Palmar crest of both chelipeds jagged. Areola rectangular in shape.....*A. jundiai* n. sp.

Acknowledgements

JCB Moraes thanks Alto da Serra de Paranapiacaba Biological Reserve, Secretaria de Saneamento e Recursos Hídricos of the city of Piquete, and Boraceia Biological Station for authorization of visit and collection of exemplars of *Aegla*; Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), for PhD fellowship (Proc. 2012/16083-0); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) and Smithsonian National Museum of Natural History (NMNH) for allowing the analyzes of their vouchers of *Aegla*; Dr. Mônica de Toledo-Piza from Zoology Department – USP for allowing the use of her laboratory; Ênio Mattos and Phillip Lenktaits for technics in Scanning Electron Microscopy (Laboratório de Microscopia Eletrônica, IB-USP) and Dr. Sergio

Antonio Vanin for taxonomic help with the names of species *Aegla jaragua* and *A. japi* and to donate to SLS Bueno specimens of *Aegla vanini* collected in 1998. SLS Bueno thanks COTEC for providing the necessary license approval to our research team to work within the Jaraguá State Park and FAPESP (98/05073-4; 03/07941-3; 08/57128-0). RCB and MTe were under support for PhD and Post-Doctoral fellowships from FAPESP (Proc. 2012/06299-5 and 2011/11901-3, respectively). FLM thanks CNPq for research fellowship (Proc. 304968/2014-5), FAPESP (Biota Temático 2010/50188-8) and CAPES (Ciências do Mar II Proc. 2005/2014 - 23038.004308/2014-14) for support on molecular analysis. MTa thanks CNPq (301806/2010-1) for funding studies on the systematics of decapod crustaceans.

References

- Almeida, F.F.M. & Carneiro, C.D.R. (1998) Origem e Evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, 28 (2), 135–150.
- Almeida F.F.M., Neves B.B.B. & Carneiro C.D.R. (2000) The origin and evolution of the South American Platform. *Earth-Science Reviews*, 50, 77–111.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0012-8252\(99\)00072-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0012-8252(99)00072-0)
- Bahamonde, N. & López, M.T. (1961) Estudios biológicos em la población de *Aegla laevis laevis* (Latreille) de el Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 7, 19–58.

- Bizerril, C.R.S.F. (1999) A ictiofauna da bacia do rio Paraíba do Sul. Biodiversidade e padrões biogeográficos. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 42 (2), 233–250.
<http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89131999000200014>
- Bond-Buckup, G. & Buckup, L. (1994) A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia*, 32 (4), 159–346.
<http://dx.doi.org/10.11606/issn.2176-7793.v32i4p159-346>
- Bond-Buckup, G. & Buckup, L. (2000) *Aegla rosanae* Campos Jr., um novo sinônimo de *Aegla paulensis* Schmitt (Crustacea, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 17 (2), 385–386.
<http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752000000200008>
- Bond-Buckup, G., Jara, C.G., Buckup, L., Pérez-Losada, M., Crandall, K.A. & Santos, S. (2010) New species and new records of endemic freshwater crabs from the Atlantic forest in Southern Brazil (Anomura: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*, 30, 495–502.
<http://dx.doi.org/10.1651/09-3186.1>
- Braga, F.M.S. & Andrade, P.M. (2005) Distribuição de peixes na microbacia do Ribeirão Grande, Serra da Mantiqueira Oriental, São Paulo, Brasil. *Iheringia, série Zoologia*, 95 (2), 121–126.
<http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212005000200002>
- Brazil - Ministério do Meio-Ambiente (2014) Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção – Peixes e Invertebrados Aquáticos. Portaria MMA nº 445, de 17 de dezembro de 2014. *Diário Oficial da União* (18 December 2014) 245 (1), 126–130. Available from:

<http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/fauna-brasileira/lista-de-especies.html> (accessed 16 March 2016)

Bueno, S.L.S., Shimizu, R.M. & Rocha, S.S. (2007) Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 27 (4), 553–559.

<http://www.jstor.org/stable/4540312>

Bueno, S.L.S. & Shimizu, R.M. (2009) Allometric growth, sexual maturity, and adult male chelae dimorphism in *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*, 29 (3), 317–328.

<http://dx.doi.org/10.1651/07-2973.1>

Bueno, S.L.S., Shimizu R.M & Moraes, J.C.B. (in press) A Remarkable Anomuran: The taxon *Aegla* Leach, 1820. Taxonomic remarks, distribution, biology, diversity and conservation. In: Kawai T. & Cumberlidge N. (Eds.), *A Global Overview of the Conservation of Freshwater Decapod Crustaceans*, Springer International Publishing AG, Cham, Switzerland, pp. not available.

Campos Junior, O. (1998) Nova espécie do gênero *Aegla* da bacia do Rio Paraíba, Brasil (Anomura, Aeglidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 85, 137–140.

Cohen, F.P.A., Takano, B.F., Shimizu, R.M. & Bueno, S.L.S. (2011) Life cycle and population structure of *Aegla paulensis* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*, 31 (3), 389–395.

<http://dx.doi.org/10.1651/10-3415.1>

Cohen, F.P.A., Takano, B.F., Shimizu, R.M. & Bueno, S.L.S. (2013) Population size of *Aegla paulensis* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41 (4), 746–752.

<http://dx.doi.org/103856/vol41-issue4-fulltext-11>

Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, 772.

<http://dx.doi.org/10.1038/nmeth.2109>

Edgar, R.C. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput, *Nucleic Acids Research*, 32 (5), 1792–97.

<http://dx.doi.org/10.1093/nar/gkh340>

Fernandes, C.S., Bueno, S.L.S. & Bichuette, M.E. (2013) Distribution of cave-dwelling *Aegla* spp. (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from the Alto Ribeira karstic area in Southeastern Brazil based on geomorphological evidence. *Journal of Crustacean Biology*, 33 (4), 567–575.

<http://dx.doi.org/10.1163/1937240X-00002159>

Giri, F. & Collins, P. (2014) Clinal variation in carapace shape in the South American freshwater crab, *Aegla uruguayana* (Anomura: Aeglidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 113 (4), 914–930.

<http://dx.doi.org/10.1111/bij.12382>

Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.

Hebling, N.J. & Rodrigues, W. (1977) Sobre uma nova espécie brasileira do gênero *Aegla* Leach, 1820 (Decapoda, Anomura). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 30 (19), 289–294.

Hobbs III, H.H. (1978) A new species of the endemic South American genus *Aegla* from Parana, Brazil (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 91 (4), 982–988.

- ICMBio – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (2014). Lista de espécies ameaçadas. Available from: <http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/fauna-brasileira/lista-de-especies.html> (accessed 16 March 2016)
- Iriondo, M.H. & Paira, A.R. (2007) Physical Geography of the Basin. *In*: Iriondo, M.H., Paggi, J.C. & Parma, M.J. (Eds.), *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 7–31.
- IUCN (2013) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Available from: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed 09 March 2016)
- Jara, C.G., Pérez-Losada, M. & Crandall, K.A. (2003) A new species of freshwater anomuran crab of the genus *Aegla* Leach, 1821 (Crustacea: Decapoda: Aegliidae) from the Nahuelbuta Coastal Range, Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116 (4), 933–942.
<http://www.biodiversitylibrary.org/part/44517>
- Kimura, M. (1981) Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 78, 454–458.
- López, M.T. (1965) Estudios biológicos en *Aegla odebrechti paulensis*, Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Série Zoologia*, 25, 301–314.
- Lopretto, E.C. (1979) Estudio comparativo del quinto par de pereopodos en los representantes del género *Aegla* de la Patagonia Argentina (Crustacea, Anomura). *Neotropica*, 25 (73), 9–22.

- Lopretto, E.C. (1980a) Análisis de las características del quinto pereopodo en las especies de *Aegla* del grupo "platensis" (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Physis Buenos Aires*, 39 (96), 37–56.
- Lopretto, E.C. (1980b) Clave para la determinación de las especies del genero *Aegla* de la República Argentina en base al estudio comparativo del quinto par de pereopodos masculinos (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Limnobiós*, 1 (10), 431–436.
- Lopretto, E.C. (1981) Consideraciones sobre la estructura apendicular vinculada al dimorfismo sexual en los machos de las especies de *Aegla* del noroeste Argentino (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 36 (2), 15–35.
- Luederwaldt, H. (1919) Lista dos Crustáceos Superiores (Thoracostraca) do Museu Paulista que foram encontrados no estado de São Paulo. *Revista do Museu Paulista*, 11, 429–435.
- Lundberg, J.G., Marshall, L.G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M.C.S.L. & Wesseling, F. (1998) The stage of Neotropical fish diversification: A history of tropical South American rivers. In: Malabarba, L.R. (Ed.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Part 1 – Fossils and geological evidence*. Edipucrs, Porto Alegre, RS, Brazil, pp. 13–48.
- Mantelatto, F.L., Robles, R., Biagi, R. & Felder, D.L. (2006) Molecular analysis of the taxonomic and distributional status for the hermit crab genera *Loxopagurus* Forest, 1964 and *Isocheles* Stimpson, 1858 (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema*, 28 (2), 495–506.

- Mantelatto, F.L., Pardo, L.M., Pileggi, L.G. & Felder, D.L. (2009) Taxonomic re-examination of the hermit crab species *Pagurus forceps* and *Pagurus comptus* (Decapoda: Paguridae) by molecular analysis. *Zootaxa*, 2133, 20–32.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2133.1.1>
- Marchiori, A.M., Bartholomei-Santos, M.L. & Santos, S. (2014) Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 112, 31–39.
<http://dx.doi.org/10.1111/bij.12256>
- Marchiori A.B., Fornel, R. & Santos, S. (2015) Morphometric variation in allopatric populations of *Aegla platensis* (Crustacea: Decapoda: Anomura): possible evidence for cryptic speciation. *Zoomorphology*, 134, 45–53.
<http://dx.doi.org/10.1007/s00435-014-0242-7>
- Martin, J.W. & Abele, L.G. (1988) External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aegliidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 453, 1–46.
<http://dx.doi.org/10.5479/si.00810282.453>
- McLaughlin, P.A., Lemaitre, R. & Sorhannus, U. (2007) Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its “fall-out”. *Journal of Crustacean Biology*, 27 (1), 97–115.
<http://dx.doi.org/10.1651/S-2675.1>
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, New Orleans, LA, USA, pp. 1–8.
<http://dx.doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>

- Modenesi-Gauttieri, M.C., Hiruma, S.T. & Riccomini, C. (2002) Morphotectonics of the high plateau on the northwestern flank of the Continental Rift of southeastern Brazil. *Geomorphology*, 43, 257–271.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0169-555X\(01\)00137-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-555X(01)00137-4)
- Moraes, J.C.B. & Bueno, S.L.S. (2013) Description of the newly-hatched juvenile of *Aegla paulensis* (Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Zootaxa*, 3635 (5), 501–519.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3635.5.1>
- Moraes, J.C.B., Bueno, S.L.S. & Tavares, M. (2014) Análises morfológicas em populações de *Aegla paulensis* (Anomura: Aeglidae) sugerem a existência de um complexo de espécies, pp. 46, *In: VIII Congresso Brasileiro sobre Crustáceos*. Bonito, Mato Grosso do Sul, Brazil. 9–12 November 2014, Hayd, L. & Nakagaki, J.M. (Eds.). ISSN: 2178–7581.
- Müller, F. (1876) *Aeglea odebrechtii* n. sp. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 10 (3), 13–24.
- Negri, M.N., Pileggi, L.G. & Mantelatto, F.L. (2012) Molecular barcode and morphological analyses reveal the taxonomic and biogeographical status of the stripedlegged hermit crab species *Clibanarius sclopetarius* (Herbst, 1796) and *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Diogenidae). *Invertebrate Systematics*, 26, 561–571.
<http://dx.doi.org/10.1071/IS12020>
- Olguín, N. & Mantelatto, F.L. (2013) Molecular analysis validates of some informal morphological groups of *Pagurus* (Fabricius, 1775) (Anomura: Paguridae) from South America. *Zootaxa*, 3666 (4), 436–448.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3666.4.2>

- Oliveira, D. & Santos, S. (2011) Maturidade sexual morfológica de *Aegla platensis* (Crustacea, Decapoda, Anomura) no Lajeado Bonito, norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 101 (1–2), 127–130.
- Palumbi, S.R., Martin, A., Romano S., Mcmillan, W.O., Stice, L. & Grabowski, G. (1991) *The simple fool's guide to PCR*. Honolulu, University of Hawaii Press, ver. 2, 45 pp.
- Pérez-Losada, M., Jara, C.G., Bond-Buckup, G. & Crandall, K.A. (2002) Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs from Chile. *Journal of Crustacean Biology*, 22, 304–313.
[http://dx.doi.org/10.1651/0278-0372\(2002\)022\[0304:PRATSO\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1651/0278-0372(2002)022[0304:PRATSO]2.0.CO;2)
- Pérez-Losada, M., Jara, C.G., Bond-Buckup, G. & Crandall, K.A. (2004) Molecular systematics and biogeography of the southern South American freshwater “crabs” *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) using multiple heuristic tree search approaches. *Systematic Biology*, 53, 767–780.
<http://dx.doi.org/10.1080/10635150490522331>
- Pérez-Losada, M., Bond-Buckup, G., Jara, C.G. & Crandall, K.A. (2009) Conservation assessment of Southern South American freshwater ecoregions on the basis of the distribution and genetic diversity of crabs from the genus *Aegla*. *Conservation Biology*, 23 (3), 692–702.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01161.x>
- Petri, S. & Fúlfaro, V.J. (1983) *Geologia do Brasil (Fanerozóico)*. EDUSP, São Paulo, Brazil. 631pp.
- Pinheiro, M.R. & Queiroz Neto, J.P. (2014) Reflexões sobre a gênese da Serra Geral e da Depressão Periférica Paulista: O exemplo da região da Serra de São Pedro e

do Baixo Piracicaba, SP. *Revista do Instituto Geológico São Paulo*, 35 (1), 47–59.

<http://dx.doi.org/10.5935/0100-929X.201440004>

Potter, P.E. (1997) The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. *Journal of South American Earth Sciences*, 10 (5–6), 331–344.

[http://dx.doi.org/10.1016/S0895-9811\(97\)00031-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0895-9811(97)00031-X)

Ribeiro, A.C. (2006) Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4 (2), 225–246.

<http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252006000200009>

Riccomini, C. (1995) Padrão de fraturamentos do maciço alcalino de Cananéia, Estado de São Paulo: Relações com a tectônica mesozóico-cenozóica do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 25 (2), 79–84.

Riccomini, C. (1989) O rift continental do Sudeste do Brasil. Unpublished PhD Thesis. University of São Paulo, São Paulo, 256 pp.

Riccomini, C., Peloggia, A.U.G., Saloni, J.C.L., Kohnke, M.W. & Figueira, R.M. (1989) Neotectonic activity in the Serra do Mar rift system (southeastern Brazil).

Journal of South American Earth Sciences, 2 (2), 191–197.

[http://dx.doi.org/10.1016/0895-9811\(89\)90046-1](http://dx.doi.org/10.1016/0895-9811(89)90046-1)

Ringuelet, R. (1949) Los anomuros del género *Aegla* del noroeste de La Republica Argentina. *Revista del Museo de la Plata (Zoologia)*, 6, 1–45.

Rocha, S.S. & Bueno, S.L.S. (2004) Crustáceos decápodes de água doce com ocorrência no Vale do Ribeira de Iguape e rios costeiros adjacentes, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21 (4), 1001–1010.

<http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752004000400038>

Rocha, S.S. & Bueno, S.L.S. (2011) Extension of the known distribution of *Aegla strinatii* Türkay, 1972 and a checklist of decapod crustaceans (Aegliidae, Palaemonidae and Trichodactylidae) from the Jacupiranga State Park, South of São Paulo State, Brazil. *Nauplius*, 19 (2), 163–167.

<http://dx.doi.org/10.1590/S0104-64972011000200008>

Rodrigues, W. & Hebling, N.J. (1978) Estudos biológicos em *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Decapoda, Anomura). *Revista Brasileira de Biologia*, 38 (2), 383–390.

Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61 (3), 539–42.

<http://dx.doi.org/10.1093/sysbio/sys029>

Santos, S., Bond-Buckup, G., Buckup, L., Pérez-Losada, M., Finley, M. & Crandall, K.A. (2012) Three new species of *Aegla* (Anomura) freshwater crabs from the Upper Uruguay River hydrographic basin in Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 32, 529–540.

<http://dx.doi.org/10.1163/193724012X635935>

Santos, S., Bond-Buckup, G., Buckup, L., Bartholomei-Santos, M.L., Pérez-Losada, M., Jara, C.G. & Crandall, K.A. (2015) Three new species of Aegliidae (*Aegla* Leach, 1820) from Paraná state, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 35 (6), 839–849.

<http://dx.doi.org/10.1163/1937240X-00002376>

- Schmitt, W.L. (1942) The species of *Aegla*, endemic South-American fresh-water crustaceans. *Proceedings of the United States National Museum*, 91 (3132), 431–520.
<http://dx.doi.org/10.5479/si.00963801.91-3132.431>
- Türkay, M. (1972) Neue Höhlendekapoden aus Brasilien (Crustacea). *Revue Suisse de Zoologie*, 79 (1), 415–419.
<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.part.97133>
- Viau, V.E., López-Greco, L.S., Bond-Buckup, G. & Rodríguez, E.M. (2006) Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglidae). *Acta Zoologica*, 87, 253–264.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1463-6395.2006.00239.x>
- Vieira, P.C. (1982) Hipótese sobre a origem da Depressão Periférica Paulista. *Revista do Instituto Geológico*, 3 (2), 61–67.
<http://dx.doi.org/10.5935/0100-929X.19820008>

Capítulo 2

O segundo capítulo desta tese constitui-se de um artigo a ser enviado para publicação na revista *Journal of Natural History*.

Este trabalho corrobora a hipótese de que *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 é uma espécie parafilética.

Taxonomic review of *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. lat. (Decapoda, Anomura, Aeglidae) with description of a new species

Juliana Cristina Bertacini Moraes^{1,3}, Marcos Tavares² & Sérgio Luiz de Siqueira Bueno¹

¹ Department of Zoology, Institute of Biosciences, University of Sao Paulo. Rua do Matão, n. 101, São Paulo - SP, Brazil, 05508090. E-mail: jcbm@ib.usp.br³; sbueno@ib.usp.br

² Museum of Zoology, University of São Paulo, Ave Nazareth 481, São Paulo, Brazil. E-mail: mdst@usp.br

³ Corresponding author

Abstract

The taxonomy of the aeglid species *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 from three disjunctive hydrographic basins is revised using morphological data. *Aegla marginata* is redescribed from the type-locality (Morretes, Paraná State, Brazil) and a new species, *Aegla quilombola* n. sp., is described (Intervales State Park, São Paulo State, Brazil). Both species are illustrated in details by pictures and images from Scanning Electron Microscopy. Morphological data support and confirm a previous assumption based on molecular data of paraphyletic relationship between populations of *Aegla marginata*.

Key words

Species complex, Stygophily, Epigeal, Hypogeal, Endangered and vulnerable species.

Introduction

There are 83 formally recognized species and subspecies of *Aegla* Leach, 1820 (Moraes et al., submitted), the single extant genus of the family Aeglididae Dana, 1852 (Feldmann, 1984; Feldmann et al., 1998). *Aegla* is unique among anomuran decapods for it is the only taxon entirely adapted to freshwater habitats (Schmitt, 1942; Bond-Buckup et al., 2008). The taxon is endemic to the South American hydrographic systems between latitudes 20°S in southeastern Brazil and 50°S in Chile (Bueno et al., 2007; Oyanedel et al., 2011).

Several species are highly endemic as their known geographic distributions are restricted to small areas of occupancy or even limited to their respective type-locality (Türkay, 1973; Rodrigues & Hebling, 1978; Bueno et al., 2007; Santos et al., 2010; Santos et al., 2012; Santos et al., 2013). The aeglids are perhaps the most threatened freshwater decapods in the Neotropical Region (Bueno et al., in press). Based on the IUCN Red List criteria to evaluate the conservation status (IUCN, 2013), more than half (55%) of the known species of *Aegla* have recently been assessed to one of the three threatened categories (Critically Endangered, Endangered or Vulnerable) (Bueno et al., in press). All this makes *Aegla* a top priority subject towards conservation actions.

Other aeglid species, however, are more widely distributed and thus classified under the Least Concern IUCN category based on the assumption that they form larger, stable populations. Nevertheless, some purportedly widely distributed species may actually represent an assemblage of highly endemic cryptic species, which would in turn require that their actual conservation status be subject to re-evaluation. Indeed, recent studies have shown that *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 sensu lato, known to occur in three isolated hydrographic basins and considered to belong to the Least Concern IUCN category (Bueno et al., in press), is in fact comprised of six species whose reassignment to threatened categories has therefore been suggested (Santos et al., 2015; Moraes et al., submitted).

There are growing evidences that *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994, is actually an assemblage of cryptic species. The known distribution of *Aegla marginata* includes three geographically isolated hydrographic basins: Ribeira de Iguape Basin (Upper Ribeira karst region, state of São Paulo) (Bond-Buckup & Buckup 1994; Rocha & Bueno, 2004; Maia et al. 2013; Fernandes et al. 2013; Silva et al. 2016), and Litorânea Basin (also known as Coastal Basin), subdivided into two distinct and

isolated watersheds: the northern section, running to Paranaguá Bay (represented by the type-locality at Morretes, state of Paraná) and the southern section, running to Babitonga Bay (municipality of Joinville, state of Santa Catarina) (Bond-Buckup & Buckup 1994; Boos et al. 2012; Trevisan et al. 2012).

Aegla marginata inhabits epigean habitats, but the population from the Upper Ribeira karst region (Ribeira de Iguape Basin) is considered to be stygophilic as it forms a self-sustaining population moving freely between the epigean and the hypogean (subterranean) worlds (Fernandes et al., 2013). In the subterranean habitats from “dos Paiva” cave, *A. marginata* lives sympatrically with the obligate cave-dwelling species *A. leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Bond-Buckup & Buckup, 1994; Maia et al., 2013; Fernandes et al., 2013).

Additionally, molecular analyses have challenged the monophyletic status of *A. marginata*. According to Pérez-Losada et al. (2004) the population from “dos Paiva” cave (Ribeira de Iguape Basin, state of São Paulo) was nested in a clade along with other species also from Ribeira de Iguape and from Upper Paraná and Upper Uruguay basins, whereas the population from Grota Funda creek (Litorânea Basin, state of Paraná) was nested in a separate clade along with species from Lagoa dos Patos Basin and Middle and Low Uruguay Sub-basins.

The above indications prompted us to review the taxonomy of *A. marginata*. We found that a suite of morphological differences between the northern population from São Paulo and the southern populations from Morretes and Joinville (states of Paraná and Santa Catarina, respectively) further demonstrate that *A. marginata* is actually a complex of two species, *A. marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. str., and *A. quilombola* n. sp. described and illustrated herein for the northern population from São Paulo.

Material & Methods

Examined specimens of *Aegla marginata* s. lat. included preserved specimens from museum collections as well as newly sampled materials from the type-locality and from additional locations (Fig. 1) previously reported by Bond-Buckup & Buckup, (1994: 218).

The terminology used in the description of the chelipeds (first pereopods) followed Martin & Abele (1988), which takes into account the inward rotation of these appendages. All other terms used for describing the morphology and the methods for the calculation of ratios followed Moraes et al. (submitted). The computerized photographs were taken using a Zeiss Discovery V20 stereomicroscope with Zeiss Axiocam digital camera attached. Abbreviations used include: MZUSP (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo); MHNCI (Museu de História Natural do “Capão da Imbuia”, Curitiba); NEBECC (Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos, Botucatu); SBE (Sociedade Brasileira de Espeleologia); SEM (Scanning Electron Microscopy). Carapace length, rostrum excluded (CLE) taken from the midpoint of the orbital sinus to the posterior of the carapace at the midpoint; rostral base width (RBW) taken from the left to the right orbital sinus midpoints; lateral margin of rostrum (LMR) taken from the apex of the rostrum to orbital sinus midpoint.

The shape characterization of the following morphological structures were based on algebraic calculations as proposed by Moraes et al. (submitted). Shape of the areola: “trapezoidal”, “rectangular”, “sub-rectangular” or “sub-quadrata”; palm height of both major and minor chelae characterized as “low” or “high”; triangular shape of the rostrum recognized as “narrow base triangle” or “wide base triangle”; shape of palmar

crest of major and minor chelae (outer surface view) with three recognized types: “rudimentary” (angle markedly obtuse), “rectangular” (right or slightly obtuse angle) or “disciform” (convex inflexion); sexual tubes as “long and narrow” or “short and wide”; shapes of the distal half of the anteromesial region of third thoracic sternite as “tapered”, “truncate” or “abrupt”; uropods “narrow-shaped” or “wide-shaped”.

Still following Moraes et al. (submitted), the term “margin” was adopted throughout the text as synonym of “edge” or “border”, excepting the known terms “dorsolateral edge”, “ventromesial edge”, “ventrolateral border” and “ventromesial border” of merus and ischium (sensu Martin & Abele, 1988).

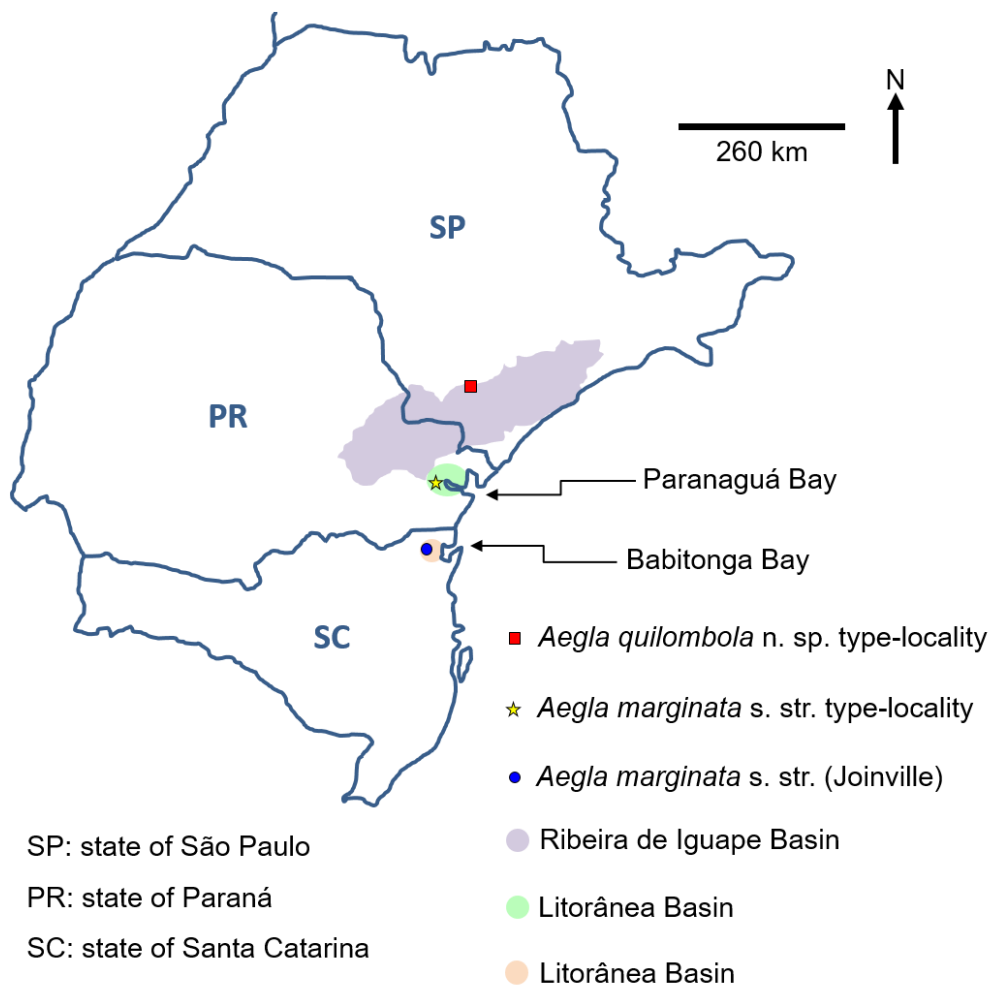


Figure 1. Occurrence areas of *Aegla marginata* s str. and *Aegla quilombola* n. sp.

Results & Discussion

Taxonomy

Family Aeglidae Dana, 1852

Aegla Leach, 1820

Aegla marginata Bond-Buckup & Buckup, 1994, s. str.

(Figs. 2, 4A, 5A, 6A, 6C, 6E, 7A, 7C, 7E, 8A–C, 9A, 9C)

Aegla marginata Bond-Buckup & Buckup, 1994: 218, figures 34 [male holotype], 70d [distribution map].

Aegla marginata – Bond-Buckup & Buckup, 1994 [*pro parte*; specimens from Paraná and Santa Catarina only]; Trevisan et al., 2012: 78 [sexual dimorphism]; Boos et al., 2012: 1023 [distribution].

Material examined: Holotype: male CLE 18.80 mm, second to fourth right pereopods missing, Brazil, Paraná, Litorânea Basin, Morretes, Morcego stream, J. Caetano coll., November 1971, geographic coordinates and altitude unknown (MHNCI 759H).

Paratypes: 1 male CLE 17.52 mm, same data as holotype, J. Caetano coll., November 1971 (MHNCI 759P). 3 males, 5 females and 2 juveniles (CLE not recorded), Brazil, Santa Catarina, Litorânea Basin, Joinville, Tronn stream (tributary of Prata river), G. Sato coll., 26 June 1985, geographical coordinates and altitude unknown (MZUSP 20455). **Other material:** 9 males (largest male: CLE 18.81 mm, smallest male: CLE

15.43 mm), Brazil, Paraná, Litorânea Basin, Morretes, Santuário Nhundiaquara, unnamed stream, 25°25'33.9"S–048°53'25.4"W, altitude: 72.2 m, J.C.B. Moraes, S.L.S. Bueno and J.R. Debastiani-Júnior coll., 15.April.2014 (MZUSP 34808, including SEM voucher).

Geographical distribution: This species is only known from small streams from low altitudes of southern Brazil (Litorânea Hydrographic Basin): Morretes (state of Paraná), and Joinville (state of Santa Catarina).

Diagnosis: Rostrum narrow at base. Extra-orbital sinus deep. Anterolateral spines slightly inclined upward. Epigastric prominences poorly pronounced. Protogastric lobes pronounced, with one corneous scale each. Anterior margin of first hepatic lobe and axis of rostrum oriented with respect to each other about 90°. Hepatic lobes well demarcated. Transverse dorsal linea nearly straight mesially, sinuous laterally. Areola sub-rectangular. Cardiac area trapezoidal. Anterolateral angle and lateral margin of epibranchial area with small corneous scales. Third thoracic sternite abruptly constricted subterminally. Major cheliped propodus with palmar crest rudimentary, low, poorly jagged, outer surface not excavated. Anterolateral angle of second abdominal epimeron and ventral angles of third and fourth abdominal epimera unarmed. Sexual tube long, narrow. Uropods narrow-shaped. Telson with anterolateral and posterolateral margins poorly differentiated, posterolateral margin straight.

Redescription of the holotype

Carapace moderately convex, gastric region swollen, dorsal surface poorly scabrous, covered with punctations. Rostrum triangular, blunt distally, base narrow-shaped (RBW/LMR = 0.88), straight, extending beyond distal apex of compound eyes, corneous scales on lateral margins and tip. Rostral carina beginning at level of protogastric lobes, extending to apex, with corneous scales. Subrostral margin markedly high (Fig. 5A). Subrostral process well developed, occupying posterior half of subrostral margin, oriented downward and forward, tip rounded, anterior and posterior margins forming distinct acute angle relative to each other (Figs. 2, 4A, 5A, 6A).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital and extra-orbital sinuses deep. Orbital sinus U-shaped, with row of long setae subventrally. Orbital spines well developed, tip rounded, with small terminal corneous scale. Anterolateral spines rounded apically with small corneous scales terminally, slightly inclined upward, reaching basal margin of cornea (Figs. 2, 4A).

Epigastric prominence poorly pronounced, one corneous scale on right prominence. Protogastric lobe pronounced, one corneous scale on each lobe. Gastric area moderately swollen relative to hepatic lobe and rostrum in lateral view. Gastric pits inconspicuous (Figs. 2, 4A, 5A).

Anterior margin of first hepatic lobe and axis of rostrum oriented with respect to each other about 90° (Fig. 4A). Hepatic lobes well demarcated, flat-topped (Figs. 4A, 5A). Lateral margins of hepatic lobes with some small corneous scales and sparse small setae.

Transverse dorsal linea nearly straight mesially, sinuous laterally. Areola sub-rectangular (ratio = 1.79), cardiac area trapezoidal (ratio = 1.64) (Fig. 2).

Epibranchial area shortened, anterolateral angle blunt with corneous scale, lateral margin with row of small corneous scales (Figs. 2, 6C).

Third thoracic sternite with scattered long setae, abruptly constricted subterminally. Fourth thoracic sternite with anterolateral angles produced anteriorly, corneous scales absent (Fig. 6E).

Chelipeds unequal in size. Major cheliped's dactylus (Figs. 2, 7A, 7C, 7E): dorsal margin and outer surface with small corneous scales, inner surface smooth. Proximal lobe on dorsal margin rudimentary. Cutting margin with rudimentary lobular basal tooth, flattened corneous scales followed by row of wide corneous scales up to distal end. Row of small tufts of long setae next to cutting margin. Propodus: outer surface granulate, palm high (ratio = 3.97). Palmar crest rudimentary, low, poorly serrated, outer surface not excavated, covered by corneous scales. Cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth moderately developed, flattened corneous scales followed by row of wide corneous scales up to distal end. Inner and outer surfaces of fixed finger with rows of tufts of long, simple setae next to cutting margin. Carpus: dorsal margin with subterminal lobe well developed. Lobe blunt, with scattered small setae, four small corneous scales apically, followed by subdistal spine and two subproximal tubercles, most subproximal one devoid of terminal corneous scale. Inner surface of carpus with one distinct tubercle with acute corneous scale terminally, scattered small setae near dorsal margin. Outer surface with carpal ridge poorly pronounced, small corneous scales and setae. Merus: dorsal margin with small corneous scales, devoid of tubercles. Dorsolateral edge with nine, blunt tubercles decreasing in size posteriorly. Ventromesial edge with one distal spine, three tubercles decreasing in size posteriorly, most proximal one naked, remaining tubercles provided with one corneous scale each. Ventrolateral border of merus with two tubercles, distal one

provided with terminal corneous scale, subdistal one naked. Ischium: dorsolateral edge with one distal spine with minute corneous scale. Ventromesial border with row of four low tubercles with small setae and terminal corneous scale, proximal one with setae only. Ventrolateral border smooth.

Minor cheliped similar to major cheliped except as noted (Fig. 2). Dactylus: cutting margin formed by narrow corneous scales. Propodus: cutting margin of fixed finger formed by row of narrow corneous scales up to distal end, lobular basal tooth absent. Carpus: dorsal margin provided with three spines, subdistal strongest, proximal smallest, with minute corneous terminal scale. Merus: dorsolateral edge with ten blunt tubercles decreasing in size proximally. Ventromesial edge with one spine and five tubercles. Ischium: ventromesial border with five low tubercles, distal-most largest, proximal-most naked.

Second, third and fourth pereopods morphologically similar. Dactylus with several rows of setal tufts and small corneous scales on general surface. Propodus and carpus with scattered, short setae mainly along dorsal margin, small corneous scales along dorsal margin. Merus and ischium with scattered, short and long setae concentrated along dorsal margin.

Fifth pereopods reduced, chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube long, narrow (Figs. 8A–C, topotype).

Pleopods 2 to 5 rudimentary, showing as buds.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron and ventral angles of third and fourth abdominal epimera well defined, unarmed. Anterior margin of second abdominal epimeron almost straight (Fig. 9A).

Uropods well developed, narrow (Fig. 9C).

Telson with anterolateral and posterolateral margins poorly differentiated, posterolateral margin straight (Fig. 9C).

Variations: In *Aegla marginata* s. str. the rostral length/width ratio varies between 0.97 ± 0.06 ; $n = 09$. In some specimens, the anterolateral spines do not reach to the basal margin of cornea, and the anterolateral and posterolateral margins of the telson are well-differentiated. In the male paratype (MHNCI 759P, CLE 17.52 mm) and topotypes (MZUSP 34808) the subrostral process is narrower with tip oriented anteriorly (Fig. 6A).

Remarks: Bond-Buckup & Buckup (1994) described *Aegla marginata* based upon several males and females from two isolated hydrographic basins, the Upper Ribeira Basin and the Litorânea Basin (also known as Coastal Basin). *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. str. is restricted herein to the southern population from the Litorânea Basin (Paraná and Santa Catarina, Brazil), whereas a new species is described for the northern population from the Upper Ribeira Basin, *Aegla quilombola* n. sp. The morphological differences between the two species are discussed below.

***Aegla quilombola* n. sp.**

(Figures 3, 4B, 5B, 6B, 6D, 6F, 7D–F, 8D–F, 9B, 9D)

Aegla marginata – Bond-Buckup & Buckup, 1994 *pro parte*: 218 [all specimens from São Paulo]; Rocha & Bueno (2004): 1005 [distribution]; Fernandes et al. 2011: 33

[morphology]; Maia et al., 2013: 41 [ecology and conservation]; Silva et al., 2016: 59 [reproduction]. [Not *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994].

Material examined: Holotype: male CLE 15.70 mm, Brazil, São Paulo, Upper Ribeira Basin, Iporanga, Intervales State Park, Colorida cave (SBE code: SP-129), 24°16'25.6"S, 048°25'11.1"W; altitude 825 m, N. Moracchioli coll., 28.iv.1991 (MZUSP 34809). **Paratypes:** 3 males (largest male: CLE 18.59 mm, smallest male: CLE 16.32 mm). São Paulo, Capão Bonito, Intervales State Park, Riacho Queimado track, N. Moracchioli coll., 15.xi.1991 (MZUSP 34810); 1 male CLE 14.96 mm, Iporanga, Intervales State Park, dos Paiva cave (SBE code: SP-042), H. Santos coll., ix.1996 (MZUSP 34811); 1 male CLE 9.46 mm, voucher of SEM, Intervales State Park, Bocaina river, C. Magalhães, E. Mossolin and F. Kiyohara coll., 03.iv.2001 (MZUSP 34812); 1 male CLE 13.00 mm, Intervales State Park, Água Comprida stream, S. Rocha and J. Domingos coll., 19.viii.2001 (MZUSP 34813) and 3 males (largest male: CLE 17.19 mm, smallest male: CLE 14.92 mm), S. Rocha coll., 16.i.2002 (MZUSP 34814); 1 male CLE 15.33 mm], Intervales State Park, dos Paiva river, 01.vii.2009 (MZUSP 34815); 1 male CLE 14.35 mm, Intervales State Park, Mirante river, A.L. Castilho coll., 17.x.2013 (NEBECC not numbered); 3 males (largest male: CLE 16.52 mm, smallest male: CLE 14.62 mm], Intervales State Park, Roda d'água, A.L. Castilho coll., 04.xii.2013 (NEBECC not numbered). **Other material:** 6 males and 3 females (CLE not recorded), São Paulo, Alto Ribeira Touristic State Park (PETAR), Casa de Pedra, E. Trajano coll., 1974 (MZUSP 7409); 1 male (CLE not recorded), Iporanga, Colorida cave, E. Trajano coll. 30.iii.1988 (MZUSP 9780) and 3 males and 1 female (CLE not recorded), P. Gnaspini Netto coll. 28.v.1988 (MZUSP 9781); 2 males and 1 female (CLE not recorded), São Paulo, Guapiara, Intervales State Park, Região do Monte Rosa,

córrego Água Comprida, E. Trajano coll., 06.ii.1989 (MZUSP 9783); 1 male (CLE not recorded), Iporanga, Intervales State Park, dos Paiva cave, E. Trajano coll. 10.ii.1989 (MZUSP 9779).

Geographical distribution: This species is presently known only from São Paulo, Upper Ribeira Basin (from several localities in the Intervales State Park and one locality in the Alto Ribeira Touristic State Park – PETAR).

Diagnosis: Rostrum wide at base. Extra-orbital sinus shallow. Anterolateral spines straight. Epigastric prominences pronounced. Protogastric lobes pronounced with a set of corneous scales. Anterior margin of first hepatic lobe and axis of rostrum oriented with respect to each other less than 90°. Hepatic lobes poorly defined. Transverse dorsal linea rather straight. Areola sub-rectangular. Cardiac area trapezoidal. Anterolateral angle and lateral margin of epibranchial area with small corneous scales. Anteromesial region of third thoracic sternite tapered. Major cheliped propodus with palmar crest rudimentary, low, serrated, outer surface not excavated. Anterolateral angle of second abdominal epimeron with corneous scales. Ventral angles of third and fourth abdominal epimera unarmed. Sexual tube short, wide. Uropods narrow-shaped. Telson with anterolateral and posterolateral margins well differentiated, posterolateral margin straight.

Description of the holotype

Carapace moderately convex, gastric region swollen, dorsal surface scabrous, covered with punctations, small corneous scales and setae. Rostrum triangular, base wide ($RBW/LMR = 1.09$), straight, slightly extending beyond distal apex of compound eyes, corneous scales and small setae on lateral margins and tip. Rostral carina originating at level of protogastric lobes, extending to apex distally, with corneous scales and setae. Subrostral margin low, covered by small setae (Fig. 5B). Subrostral process well developed, covered by small setae, occupying posterior half of subrostral margin, oriented forward, tip flattened without corneous scale, anterior and posterior margins forming distinct acute angle relative to each other (Figs. 3, 4B, 5B, 6B).

Eyestalk and cornea well developed. Orbital sinus deep, extra-orbital sinus shallow. Orbital sinus U-shaped, with fringe of pappose setae sub-ventrally. Orbital spines well developed, tip rounded, with two minute corneous scales. Anterolateral spines blunt with small terminal corneous scales terminally, approximately straight, and slightly extending beyond basal margin of cornea (Figs. 3, 4B).

Epigastric prominences distinct, with few corneous scales. Protogastric lobes pronounced, topped with set of corneous scales. Gastric area swollen relative to hepatic lobes and rostrum in lateral view. Gastric pits inconspicuous (Figs. 3, 4B, 5B).

Anterior margin of first hepatic lobe and axis of rostrum oriented with respect to each other less than 90° (Fig. 4B). Hepatic lobes poorly demarcated, not flat-topped (Fig. 4B). Lateral margins of hepatic lobes with scattered small corneous scales and small setae.

Transverse dorsal linea rather straight. Areola sub-rectangular (ratio = 1.79). Cardiac area trapezoidal (ratio = 1.50) (Fig. 3).

Epibranchial area subtriangular with scattered small setae. Anterolateral angle blunt with corneous scale, lateral margin with row of small corneous scales (Figs. 3, 6D).

Third thoracic sternite with scattered long simple setae and anteromesial region tapered with terminal corneous scales. Fourth thoracic sternite with anterolateral angles produced anteriorly, corneous scale terminally and scattered long setae (Fig. 6F).

Chelipeds unequal in size (Figs. 3, 7B, 7D, 7F). Major cheliped's dactylus: dorsal margin and outer surface granulate, inner surface smooth. Proximal lobe on dorsal margin rudimentary. Cutting margin with lobular basal tooth well developed, flattened corneous scales followed by row of wide corneous scales up to distal end. Row of tufts of setae next to cutting margin. Propodus: outer surface more granulated than inner one, palm high (ratio = 3.46). Palmar crest rudimentary, low, serrated, outer surface not excavated, covered by corneous scales and short setae. Cutting margin of fixed finger with lobular basal tooth well developed, flattened corneous scales followed by row of wide corneous scales up to distal end. Inner and outer surfaces of fixed finger with row of tufts of long setae next to cutting margin. Carpus: subterminal lobe on dorsal margin well developed. Lobe blunt, small corneous scales and setae apically. followed by two mesial spines unequal in size with terminal corneous scale and four proximal tubercles, three most proximal, smaller, fused at base. Inner surface with group of six tubercles accompanied by corneous scales and small setae near dorsal margin. Outer surface with carpal ridge strongly pronounced, small corneous scales and setae, and with two mesial small tubercles with corneous scales apically near dorsal margin. Merus: dorsal margin with scattered corneous scales and setae, devoid of tubercles. Dorsolateral edge with two distal larger tubercles followed by row of 15 tubercles decreasing in size proximally, all with terminal corneous scale. Ventromesial

edge with five tubercles ending in corneous scales, decreasing in size proximally. Ventrolateral border with five tubercles ending in corneous scale (except for the subdistal tubercle which is naked), decreasing in size proximally. Ischium: dorsolateral edge with one spine and one tubercle with terminal corneous scale and long pappose setae. Ventromesial border with one subdistal low and blunt tubercle, three mesial corneous scales, and one proximal low and blunt tubercle. Ventrolateral border smooth.

Minor cheliped similar to major cheliped except as noted (Fig. 3). Dactylus: proximal lobe on dorsal margin slightly more pronounced. Cutting margin formed by narrow corneous scales, lobular basal tooth rudimentary. Propodus: palm low (ratio = 4.58), cutting margin of fixed finger with row of narrow corneous scales up to distal end, lobular basal tooth absent, palmar crest rectangular. Carpus: dorsal margin with three proximal tubercles, inner surface with five scattered tubercles unequal in size, ending in corneous scales and setae. Outer surface of carpus with three small tubercles near dorsal margin. Merus: ventrolateral border with two subdistal and two proximal low tubercles with terminal corneous scales. Ischium: ventromesial border with two mesial corneous scales.

Second, third and fourth pereopods morphologically similar. Dactylus with several rows of setal tufts and scattered small corneous scales on general surface. Propodus and carpus with scattered setae and small corneous scales concentrated mainly along dorsal margin. Merus with scattered, small, simple setae on general surface, long pappose setae on dorsal margin, and small corneous scales on dorsal and ventral margins. Ischium with long pappose setae on dorsal margin.

Fifth pereopods reduced, chelate. Dactylus small, flattened, forming setose minute chela with propodus. Sexual tube short, wide (Figs. 8D–E).

Pleopods 2 to 5, showing as buds.

Anterolateral angle of second abdominal epimeron with corneous scales. Ventral angles of third and fourth abdominal epimera well defined, unarmed. Anterior margin of second abdominal epimeron concave (Fig. 9B).

Uropods well developed, narrow (Fig. 9D).

Telson with anterolateral and posterolateral margins well differentiated, posterolateral margin straight (Fig. 9D).

Variations: In some specimens the epigastric prominences and protogastric lobes are less developed than in the holotype of *Aegla quilombola* n. sp., and the anterior margin of the first hepatic lobe and axis of rostrum can be oriented with respect to each other to form an angle of about 90°. The areola varies from sub-rectangular (male holotype and two additional males) to subquadrate (seven additional males), in which the mean ratio varies between 1.60 ± 0.11 ; $n = 10$. Also, the proximal lobe on the dorsal margin of the dactylus of the major chela may be absent (as opposed to rudimentary) and the cutting margin can present narrow corneous scales (instead of flattened corneous scales). In most specimens the anterolateral angle of second abdominal epimeron is devoid of corneous scales.

Etymology: The specific epithet "quilombola" is derived from the African Kimbundu language "Kilombo", meaning settlement, refuge. The valley of the Ribeira de Iguape River is home to many descendants from the old "quilombos", who still preserve the culture and traditions of their ancestors. It is a noun in apposition.

Remarks: *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. lato is herein divided into two species: *Aegla marginata* s. str. (restricted to the southern population from the

Litorânea Hydrographic Basin – Paraná and Santa Catarina, Brazil) and *Aegla quilombola* n. sp., established herein for the populations from the Ribeira de Iguape Hydrographic Basin (São Paulo, Brazil). *Aegla marginata* s. str. and *A. quilombola* n. sp. resemble each other in the proximal lobe of the dorsal margin of dactylus of major chela being low and blunt, and the cutting margin of the dactylus of the major chela provided with wide corneous scales. They further share rudimentary, not excavated palmar crest on the major cheliped, whose margin is poorly indented and covered by corneous scales and short setae, and narrow corneous scales on the cutting margin of dactylus and propodus of the minor chela. However, the new species differs from *Aegla marginata* s. str. in having: (i) the proximal part of rostrum distinctly wide (versus base of rostrum much narrower in *A. marginata*) (Figs. 4A, B); (ii) markedly shallow, narrow extraorbital sinuses (versus extraorbital sinuses much deeper and wider in *A. marginata*) (Figs. 4A, B); (iii) the subrostral margin markedly low (versus subrostral margin distinctly high in *A. marginata*) (Figs. 5A, B); (iv) poorly defined hepatic lobes (versus well defined hepatic lobes in *A. marginata*) (Figs. 5A, B); (v) short subrostral process (versus subrostral process markedly longer in *A. marginata*) (Figs. 6A–B); (vi) the third thoracic sternite tapered (versus sternite abrupt in *A. marginata*) (Figs. 6E–F); (vii) the palmar crest of the minor cheliped moderately high with strongly indented margin (versus palmar crest low, margin poorly indented in *A. marginata*) (Figs. 7A–B); (viii) the major cheliped with strong carpal ridge (versus carpal ridge distinctly lower in *Aegla marginata*) (Figs. 7C, D); (ix) short and wide sexual tubes (versus sexual tubes distinctly longer and slender in *Aegla marginata* (Fig. 8A–F).

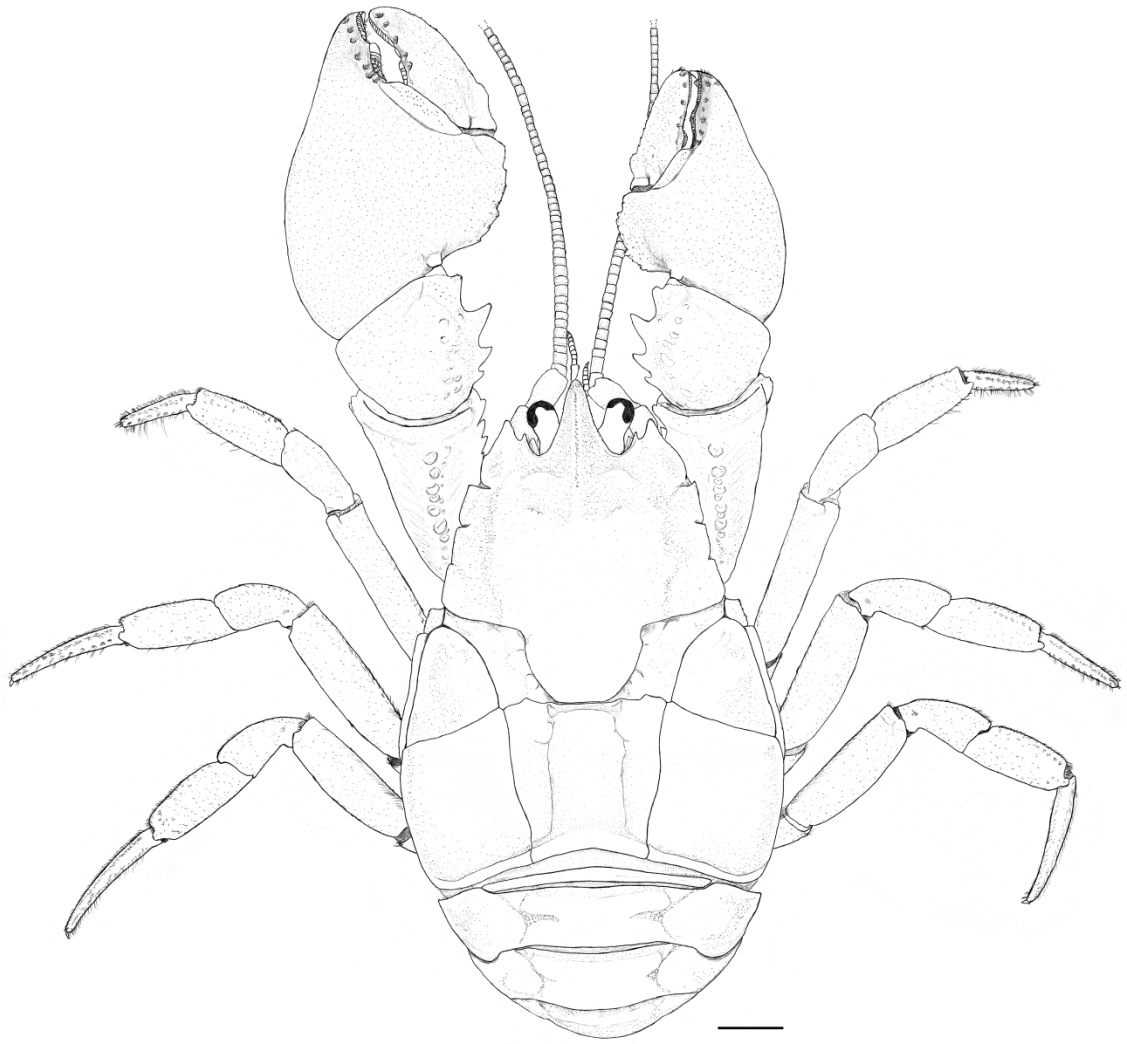


Figure 2. *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. str., male topotype, CLE
17.86 mm (MZUSP 34808). Scale bar: 3.0 mm.

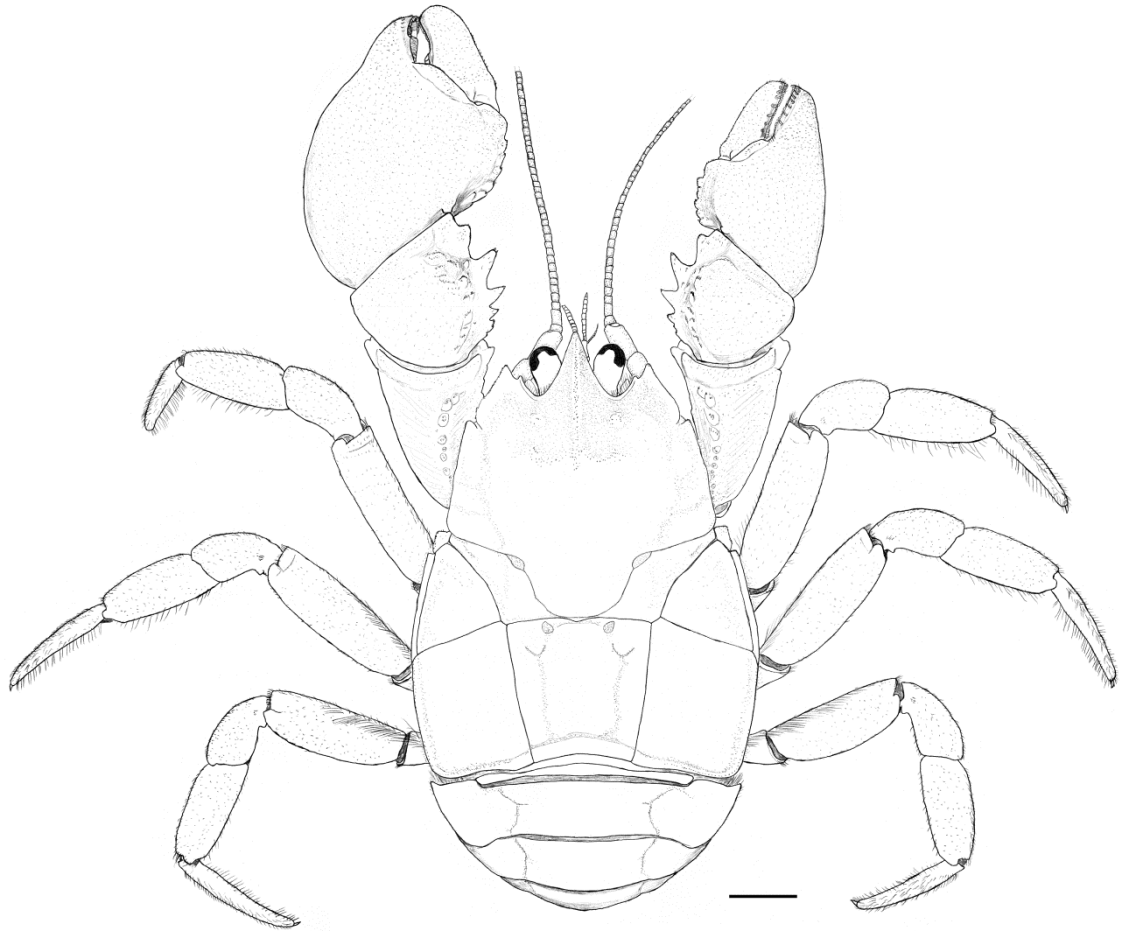


Figure 3. *Aegla quilombola* n. sp., male holotype, CLE 15.70 mm (MZUSP 34809).

Scale bar: 3.0 mm.

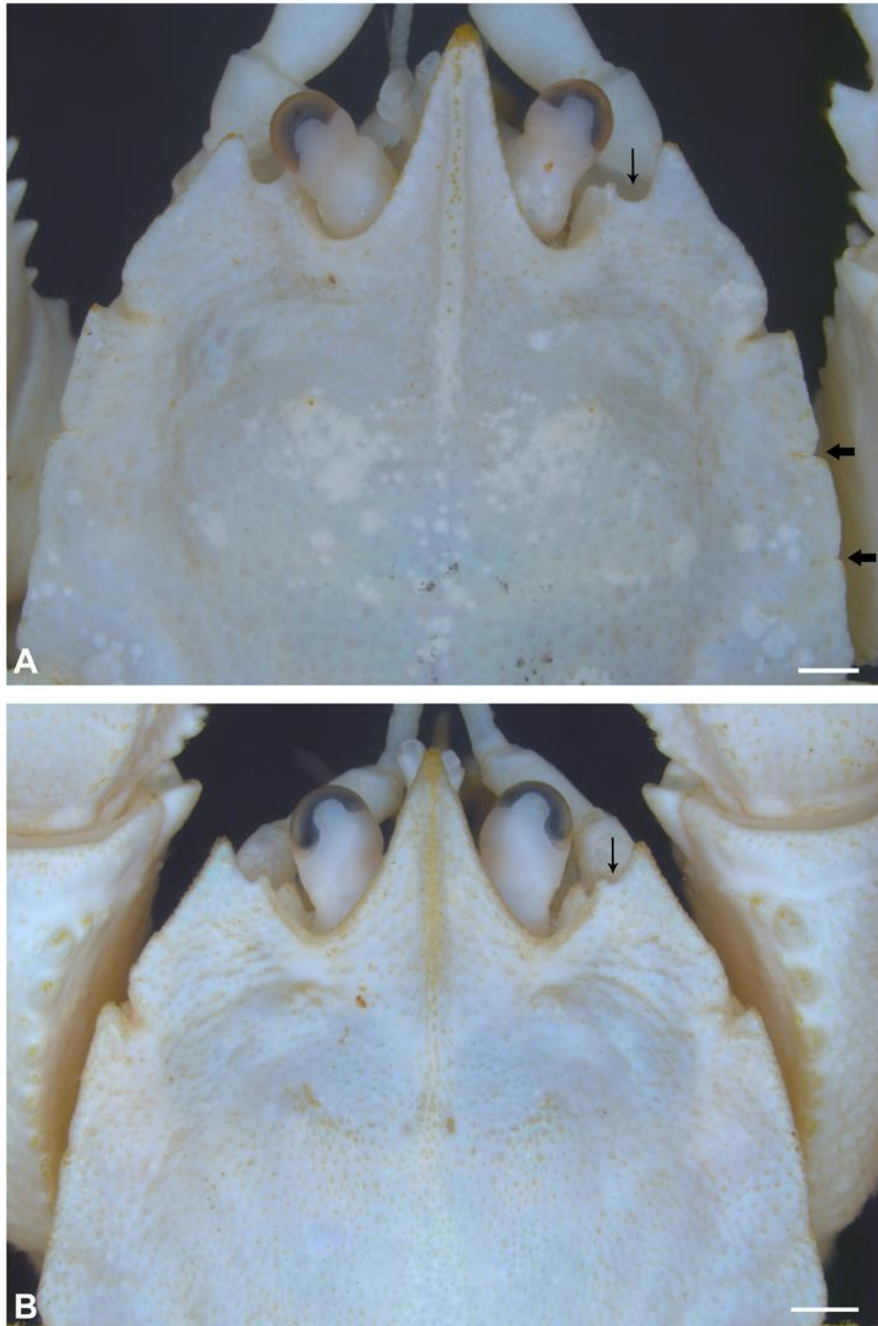


Figure 4. A, B. Dorsal view of the anterior region of the cephalothorax. A, *Aegla marginata* s. str., male holotype, CLE 18.80 mm (MHNCI 759). B, *Aegla quilombola* n. sp., male holotype, CLE 15.70 mm (MZUSP 34809). Note in A (thick arrows) well defined hepatic lobes (lobes poorly defined in *Aegla quilombola* n. sp.) and deep and wide extraorbital sinus (thin arrow) (sinus much shallower and narrower in *Aegla quilombola* n. sp.). Scale bars: 1.0 mm.

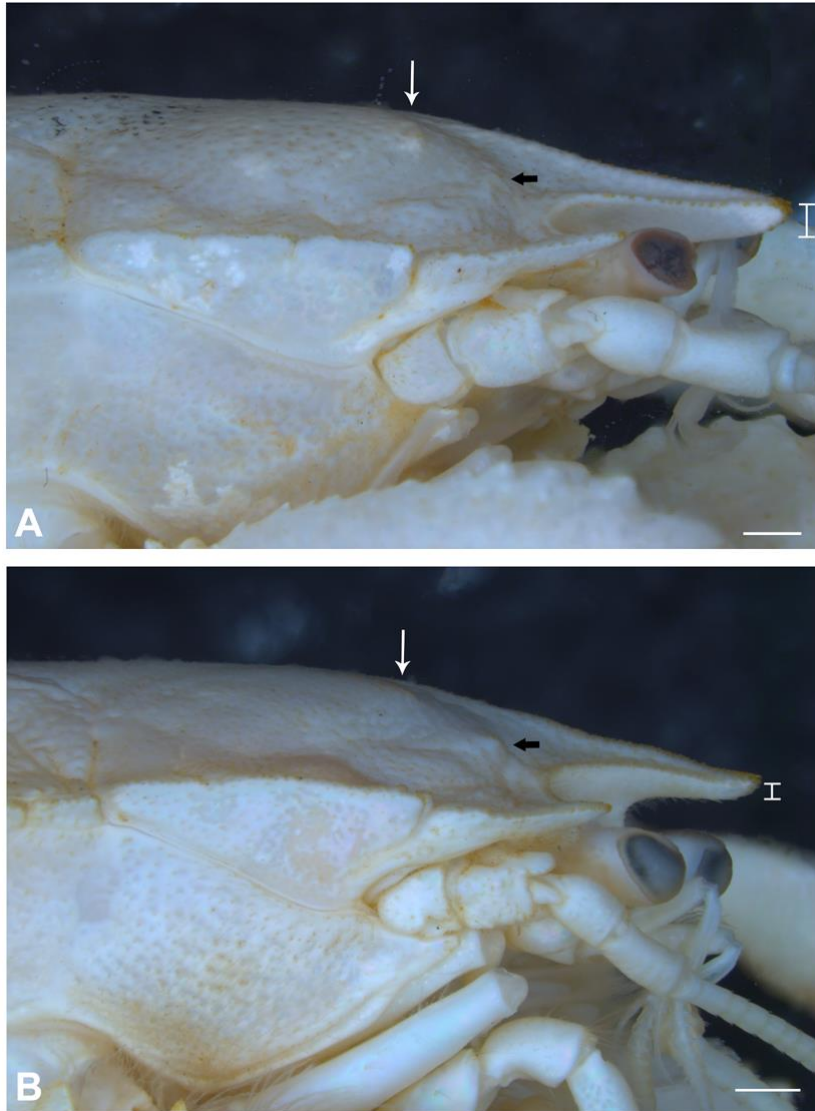


Figure 5. A, B. Lateral view of anterior region of the cephalothorax. A, *Aegla marginata* s. str., male holotype, CLE 18.80 mm (MHNCI 759). B, *Aegla quilombola* n. sp., male holotype CLE 15.70 mm (MZUSP 34809). Note in A: (i) the epigastric prominences low and flatten (thick arrow) (prominences distinctly higher and swollen in *A. quilombola* n. sp.), (ii) the protogastric lobes more produced in *A. marginata* (thin arrow) (lobes lower in *A. quilombola* n. sp.) and (iii) the large height of the ventral surface of the rostrum (vertical bar showing upper and lower limits) (height markedly lower in *A. quilombola* n. sp.). Scale bars: 1.0 mm.

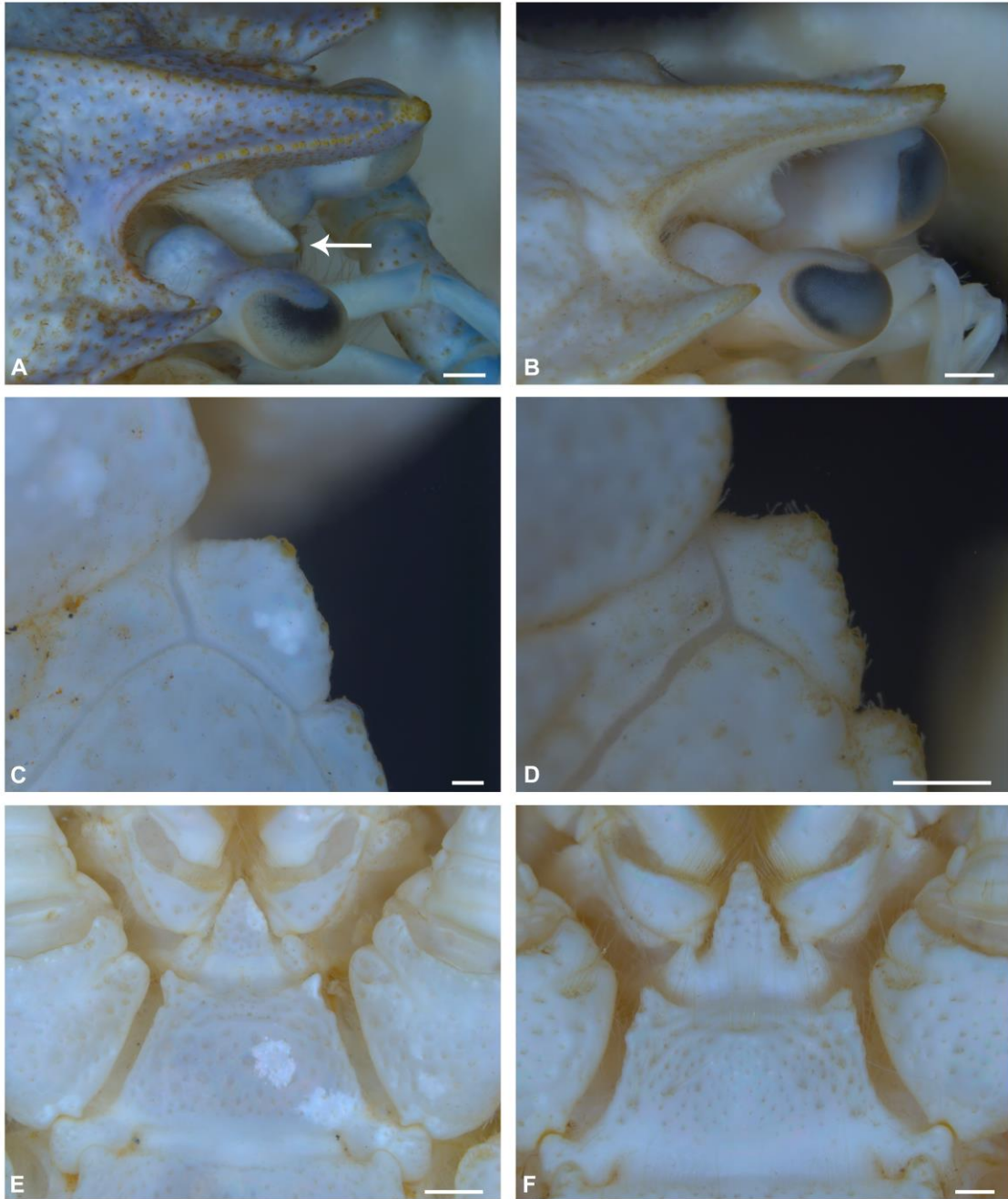


Figure 6. A, C, E, *Aegla marginata* s. str. A, male topotype CLE 17.86 mm (MZUSP 34808). C, E, Male holotype, CLE 18.80 mm (MHNCI 759). B, D, F, *Aegla quilombola* n. sp., male holotype CLE 15.70 mm (MZUSP 34809). A, B, Rostral region of the cephalothorax in lateral view. C, D, Epibranchial area. E, F, Third and fourth thoracic sternites. Note in A the long subrostral process (arrow) (markedly shorter in *Aegla quilombola* n. sp.). Scale bars: A, B, D, F: 0.5 mm; C: 0.2 mm; E: 1.0 mm.

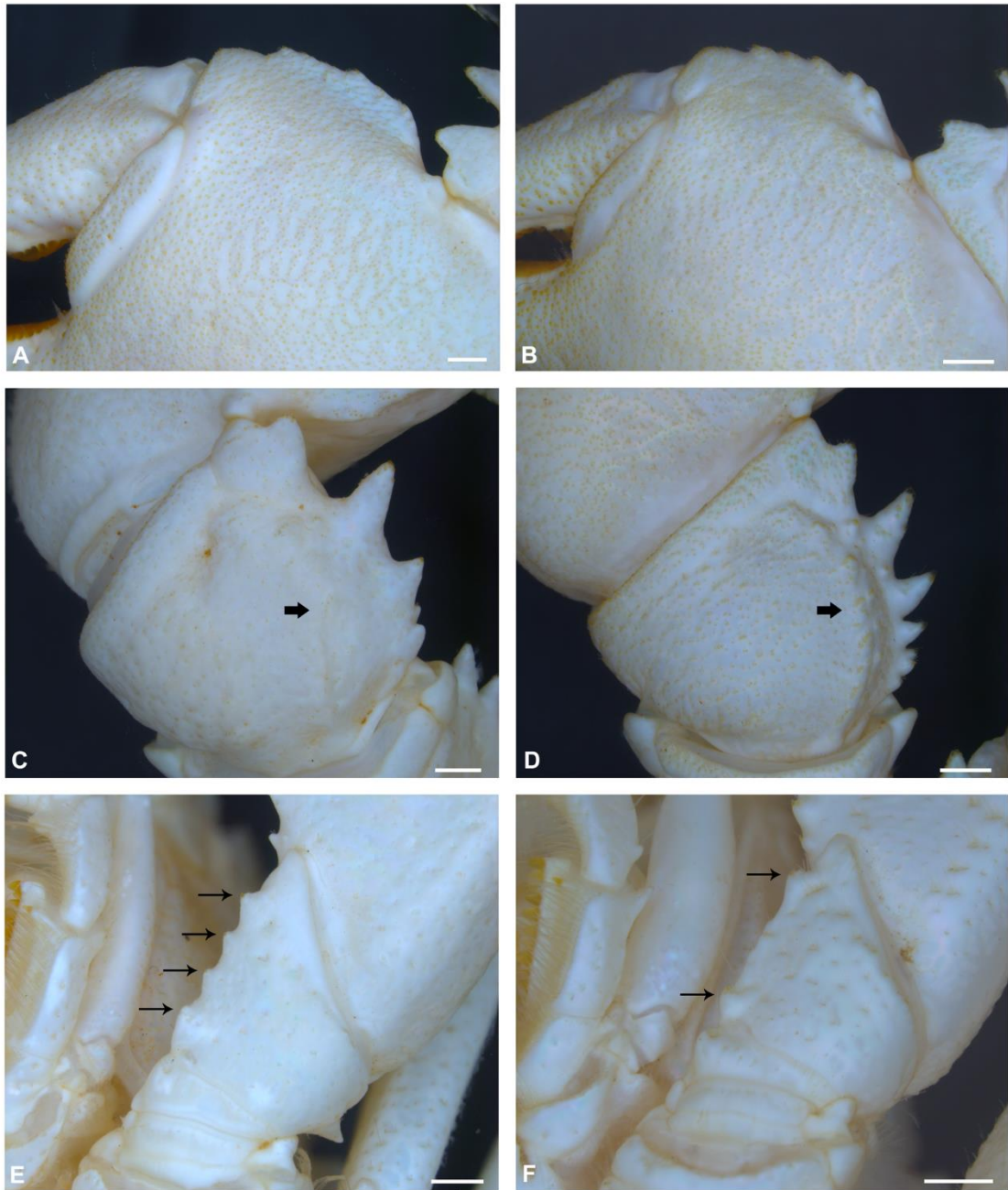


Figure 7. A, C, E, *Aegla marginata* s. str., male holotype, CLE 18.80 mm (MHNCI 759). B, D, F, *Aegla quilombola* n. sp., CLE 15.70 mm (MZUSP 34809). A, B, Palmar crest of the major cheliped. C, D, Carpus of the major cheliped. E, F, Ischium of the major cheliped. Note in C and D the low carpal ridges of the major cheliped in *A. marginata* as opposed to the more pronounced condition in *Aegla quilombola* n. sp.. Note in E and F the different density of tubercles at cheliped ischii (higher in *A. marginata* than in *A. quilombola* n. sp.). Scale bars: 1.0 mm.

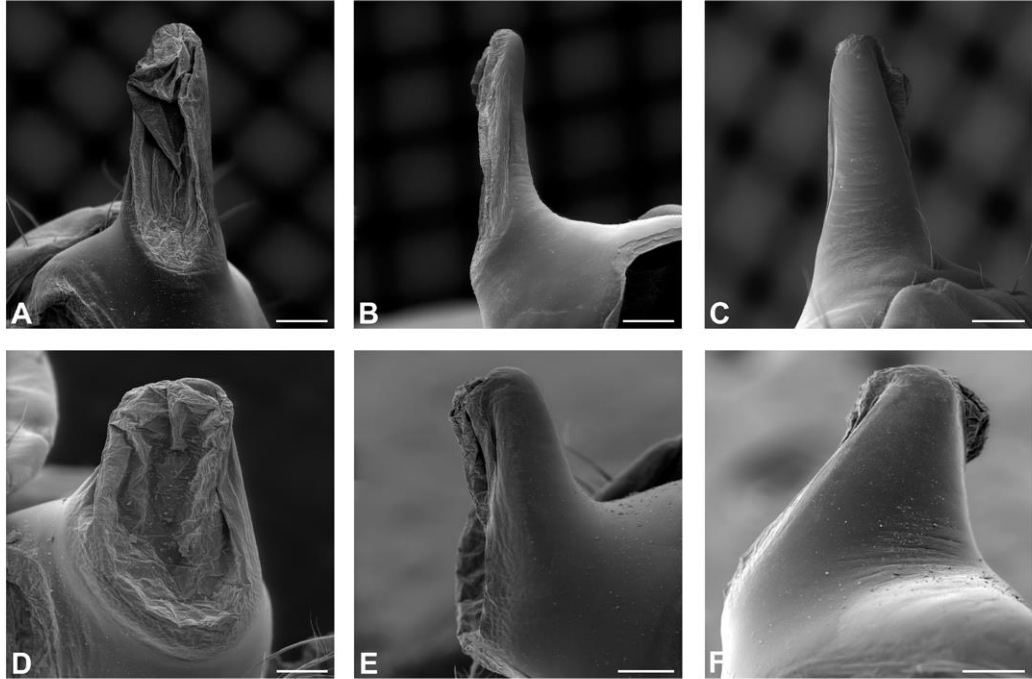


Figure 8. A–F, Sexual tube. A–C, *Aegla marginata* s. str., male topotype, CLE 16.35 mm (MZUSP 34808). D–F, *Aegla quilombola* n. sp. male paratype, CLE 9.46 mm (MZUSP 34812). A, D, Dorsal view. B, E, Lateral view. C, F, Ventral view. Scale bars: A–C: 200 μ m; D–F: 100 μ m.

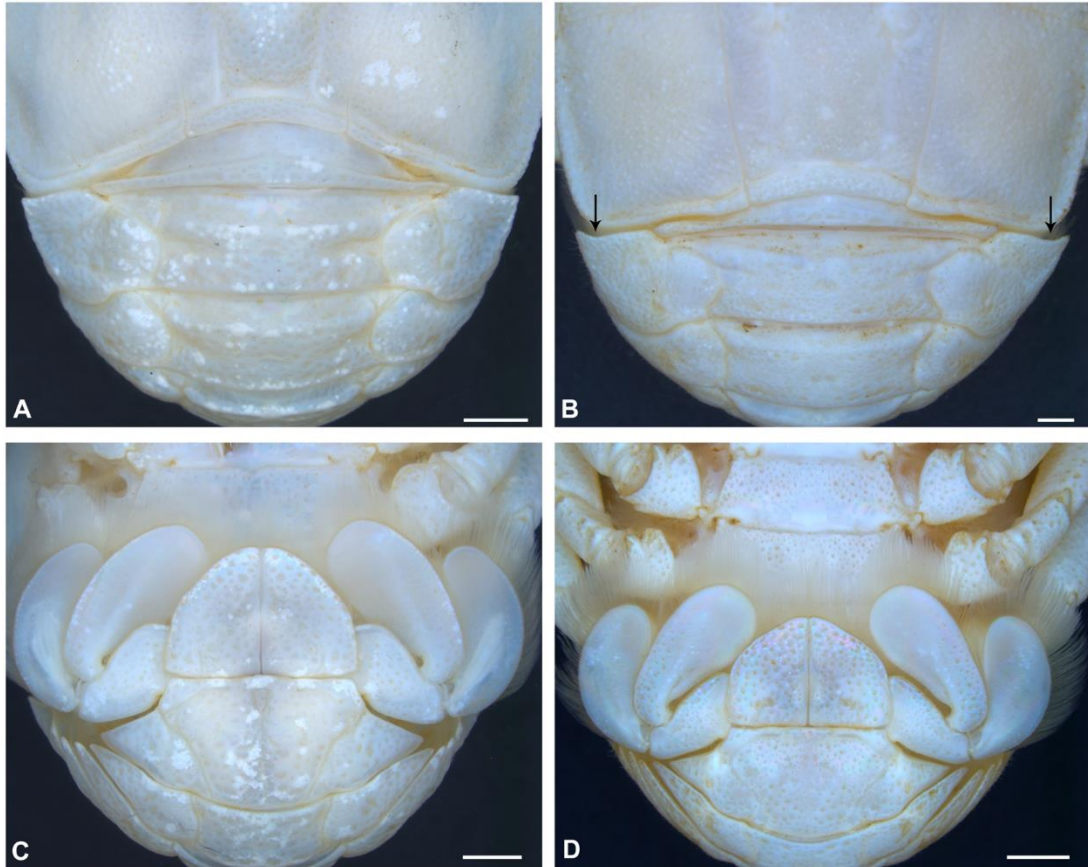


Figure 9. A, C, *Aegla marginata* s. str., male holotype, CLE 18.80 mm (MHNCI 759). B, E, *Aegla quilombola* n. sp., male holotype, CLE 15.70 mm (MZUSP 34809). A, B, Posterior and anterior regions of carapace and abdomen in dorsal view. C, D, Fifth and sixth abdominal segments, uropods and telson. Note in B that curvature in the anterior margin of the second abdominal segment is more pronounced in *A. quilombola* n. sp.(arrows). Scale bars: A, C, D = 2.0 mm; B = 1.0 mm.

Acknowledgements

We thank Mônica de Toledo-Piza (IBUSP) for providing work space in her laboratory, Ênio Mattos and Phillip Lenktaits (IBUSP) for helping with the SEM

techniques and imaging, Odete Lopes (MHNCI) for making the holotype of *Aegla marginata* available for study. JCBM thanks FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) for funding her Doctoral fellowship (Proc. 2012/16083-0). MT thanks CNPq (301806/2010-1) for supporting studies on the systematics of decapod crustaceans.

References

- Bond-Buckup, G. & L. Buckup. 1994. A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia*, 32(4): 159–346.
- Bond-Buckup, G.; C.G. Jara; M. Pérez-Losada; L. Buckup & K. Crandall. 2008. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595:267–273. doi: 10.1007/s10750-007-9022-4
- Boos, H.; G. Bond-Buckup; L. Buckup; P.B. Araújo; C. Magalhães; M.P. Almeirão; R.A. Santos & F.L. Mantelatto. 2012. "Checklist of the Crustacea from the state of Santa Catarina, Brazil." *Check List* 8, nº 6: 1020–1046.
- Bueno, S.L.S.; R.M. Shimizu & S.S. Rocha. 2007. Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4): 553–559.
- Bueno, S.L.S.; R.M. Shimizu & J.C.B. Moraes. *In press*. A Remarkable Anomuran: The taxon *Aegla* Leach, 1820. Taxonomic remarks, distribution, biology, diversity and conservation. In: Kawai T. & Cumberlidge N. (Eds.), *A Global Overview of*

- the Conservation of Freshwater Decapod Crustaceans*, Springer International Publishing AG, Cham, Switzerland, pp. not available.
- Feldmann, R.M. 1984. *Haumuriaegla glaessneri* n. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglidae) from Haumurian (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 27: 379–385.
- Feldmann, R.M.; F.J Vega; S.P. Applegate & G.A. Bishop. 1998. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology*, 72: 79–90.
- Fernandes, C.S.; R.A. Gregati & M.E. Bichuette. 2011. The first record of external abnormalities in the subterranean *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Crustacea: Decapoda: Aeglidae), from a karst area of Southeastern Brazil. *Subterranean Biology*, 8: 33–38.
- Fernandes, C.S.; S.L.S. Bueno & M.E. Bichuette. 2013. Distribution of cave-dwelling *Aegla* spp. (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from the Alto Riberia Karstic Area in Southeastern Brazil based on Geomorphological evidence. *Journal of Crustacean Biology*, 33(4): 567–575.
- Giri, F. & P. Collins. 2014. Clinal variation in carapace shape in the South American freshwater crab, *Aegla uruguayana* (Anomura: Aeglidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(4): 914–930. DOI: 10.1111/bij.12382
- IUCN, 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>.
- Maia, K.P.; S.L.S. Bueno & E. Trajano. 2013. Ecologia populacional e conservação de eglídeos (Crustacea: Decapoda: Aeglidae) em cavernas da área cárstica do Alto Ribeira, em São Paulo. *Revista da Biologia*, 10(2): 40–45.

- Marchiori, A.B.; M.L. Bartholomei-Santos & S. Santos. 2014. Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 112: 31–39.
- Marchiori, A.B.; R. Fornel & S. Santos. 2015. Morphometric variation in allopatric populations of *Aegla platensis* (Crustacea: Decapoda: Anomura): possible evidence for cryptic speciation. *Zoomorphology*, 134: 45–53. DOI 10.1007/s00435-014-0242-7
- Martin, J.W. & L.G. Abele. 1988. External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 453: 1–46.
- Moraes, J.C.B.; M. Terossi; R.C. Buranelli; M. Tavares; F.L. Mantelatto & S.L.S. Bueno. Submitted. Morphological and molecular data reveal the cryptic diversity among populations of *Aegla paulensis* (Decapoda, Anomura, Aeglidae), with descriptions of four new species and comments on dispersal routes and conservation status. *Zootaxa*.
- Oyanedel, A.; C. Valdovinos; N. Sandoval; C. Moya; G. Kiessling; J. Salvo & V. Olmos. 2011. The southernmost freshwater anomurans of the world: Geographic distribution and new records of Patagonian aeglids (Decapoda: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*, 31(3): 396–400.
- Pérez-Losada, M.; C.G. Jara; G. Bond-Buckup & K.A. Crandall. 2004. Molecular systematics and biogeography of the southern South American freshwater “crabs” *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) using multiple heuristic tree search approaches. *Systematic Biology*, 53: 767–780.

- Rocha, S.S. & S.L.S. Bueno. 2004. Crustáceos decápodes de água doce com ocorrência no Vale do Ribeira de Iguape e rios costeiros adjacentes, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(4): 1001–1010.
- Rodrigues, W. & N.J. Hebling. 1978. Estudos biológicos em *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1877 (Decapoda, Anomura). *Revista Brasileira de Biologia*, 38: 383–390.
- Santos, S.; G. Bond-Buckup; M. Pérez-Losada; C.G. Jara; K.A. Crandall & L. Buckup. 2010. New records and description of a new species of Aeglidae (Crustacea: Anomura) from river basins in Southern Brazil. *Nauplius*, 18(1): 79–86.
- Santos, S.; G. Bond-Buckup; L. Buckup; M. Pérez-Losada; M. Finley & K.A. Crandall. 2012. Three new species of *Aegla* (Anomura) freshwater crabs from the Upper Uruguay River hydrographic basin in Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 32: 529–540. <http://dx.doi.org/10.1163/193724012X635935>
- Santos, S.; C.G. Jara; M.L. Bartholomei-Santos; M. Pérez-Losada & K.A. Crandall. 2013. New species and records of the genus *Aegla* Leach, 1820 (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from the West-Central region of Rio Grande do Sul, Brazil. *Nauplius*, 21(2): 211–223.
- Santos, S.; G. Bond-Buckup; L. Buckup; M.L. Bartholomei-Santos; M. Pérez-Losada; C.G. Jara & K.A. Crandall. 2015. Three new species of Aeglidae (*Aegla* Leach, 1820) from Paraná state, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 35(6): 839–849. <http://dx.doi.org/10.1163/1937240X-00002376>
- Schmitt, W.L. 1942. The species of *Aegla*, endemic South-American fresh-water crustaceans. *Proceedings of the United States National Museum*, 91(3132): 431–520. <http://dx.doi.org/10.5479/si.00963801.91-3132.431>

- Silva, A.R.; M.R. Wolf & A.L. Castilho. 2016. Reproduction, growth and longevity of the endemic South American crab *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 60(1): 59–72.
- Trevisan, A.; M.Z. Marochi; M. Costa; S. Santos & S. Masunari. 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*, 20(1): 75–86.
- Türkay, M. 1972. Neue Höhlendekapoden aus Brasilien (Crustacea). *Revue Suisse de Zoologie*, 79(1) : 415–419. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.part.97133>

Capítulo 3

Morfologia externa dos tubos sexuais em espécies do gênero *Aegla*, Leach 1820 (Decapoda, Anomura, Aeglidae)

Introdução

O quinto par de pereópodes em Anomura MacLeay, 1838 é reduzido e pode ou não estar guardado dentro da câmara abdominal formada pela flexão do abdome ou inserido na câmara branquial (Martin & Abele, 1986). Durante o período reprodutivo, por exemplo, as fêmeas utilizam o quinto par de pereópodes para limpar os ovos que estão carregando (Bauer, 1981, 1989; Martin & Felgenhauer, 1986).

Em *Aegla* Leach, 1820, esses apêndices possuem uma pequena quela formada entre um dácilo reduzido e um pequeno dedo fixo formado por um prolongamento do própodo (Martin & Abele, 1988). Além da diminuta quela, outra particularidade tem destaque nas famílias Aeglidae Dana, 1852, Coenobitidae Dana, 1851 e Paguridae Latreille, 1802: as coxas do quinto par de pereópodes apresentam dimorfismo entre machos e fêmeas, sendo que os machos possuem uma projeção externa com finalidade reprodutiva (McLaughlin *et al.*, 2007; Tudge & Lemaitre, 2004). Para a família Aeglidae, Martin & Abele (1988) descrevem a coxa dos machos como um segmento dilatado composto, em posição ventromesial, por um processo em forma de colher que contém internamente a porção distal do vaso deferente.

Poucos são os trabalhos publicados sobre o quinto pereópode dos eglídeos e suas respectivas estruturas. Estela C. Lopretto foi quem provavelmente estudou mais detalhadamente a coxa do quinto pereópode masculino de *Aegla* Leach, 1820. Sempre com base em Microscopia Óptica e envolvendo espécies com ocorrência no território argentino, a autora reconheceu e descreveu diferentes estruturas nas espécies estudadas (Lopretto, 1979, 1980a, 1980b, 1981).

Talvez o seu trabalho mais abrangente seja aquele em que apresenta uma chave de identificação, para nove espécies e três subespécies, baseada exclusivamente em caracteres do quinto pereópode masculino. Além disso, é disponibilizado um glossário com os nomes das seções da coxa e outras estruturas, bem como a descrição de cada uma delas (Lopretto, 1980b).

No campo da Sistemática, Schuldt *et al.* (1988) foram os pioneiros em estudos filogenéticos com espécies de *Aegla* com base em caracteres morfológicos. Nesse estudo, composto por três espécies e quatro subespécies válidas até então, os autores contemplam o quinto par de pereópodes masculinos em quatro dos doze caracteres considerados no estudo, sendo eles relacionados com o tamanho do tubo sexual (estados: reduzido e bem desenvolvido) e com os graus de cerdação em três diferentes partes da coxa (estados: cerdas ausentes, em quantidade mediana ou abundantes).

Como mencionado anteriormente, os tubos sexuais dos machos de *Aegla* podem ser comparados aos gonopódios (primeiro pleópode modificado) de outros crustáceos machos, em relação à sua função de transferência de espermatozoides. Algumas espécies de Anomura e Brachyura, por exemplo, apresentam os gonopódios e os segundos pleópodes modificados e ornamentados com cerdas, espinhos, escamas, bolsas, dobras ou projeções, ocorrendo ao longo do apêndice e, principalmente, em sua extremidade, surgindo desde os primeiros estágios juvenis e podendo ficar cada vez

mais complexos até a chegada da fase adulta (Bolla Jr. *et al.*, 2008; Moraes *et al.*, 2011; Hendrickx & Visauta-Girbau, 2013; Lemaitre & Tavares, 2015). Para Aeglidae, entretanto, os tubos sexuais nunca foram estudados sob esse aspecto e sua morfologia detalhada permanece, até então, desconhecida.

Com base no exposto, é perceptível a necessidade de estudos mais abrangentes sobre o quinto pereópode de machos eglídeos, tanto em relação ao aumento do número de espécies estudadas quanto em relação às abordagens com maior grau de detalhamento especificamente dos tubos sexuais, e ainda, por exemplo, sobre a pequena quela formada na porção final desse apêndice.

Objetivo

O objetivo deste trabalho foi apresentar a morfologia externa dos tubos sexuais e dos dácilos dos quintos pereópodes dos machos de 38 espécies do gênero *Aegla* por meio de imagens obtidas em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV).

Além do interesse em conhecer a morfologia dos tubos, essas informações foram obtidas com a intenção de serem utilizadas em matrizes de caracteres morfológicos para estudos filogenéticos.

Material & Métodos

Machos adultos tiveram o quinto pereópode removido, preparado e analisado em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) a fim de se obter imagens em diferentes ângulos e graus de detalhamento, cuja resolução adequada não é possível em Microscopia Óptica.

Um total de 38 espécies de *Aegla* tiveram seus machos adultos analisados. O quinto pereópode do lado esquerdo de cada animal foi desidratado com etanol em séries graduais (70% - 90% - 100%, por três vezes de 10 minutos em cada concentração), seco até o ponto crítico (*Critical Point Dryer Balzers CPD 030*), e revestido com ouro (*Sputter Coater, Balzers SCD 050*) (Fig. 1C).

Os apêndices dissecados foram observados e fotografados nos microscópios eletrônicos de varredura (*DSM 940 Zeiss* e *Sigma 300 VP Zeiss*) do Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Foram observados (i) o tamanho, a forma e a presença de ornamentações do tubo sexual; (ii) a presença de cerdas na superfície ventral da coxa (chamada de “cuerpo central anular-ventral – ccav”, por Lopretto, 1980b) (Fig. 1B), (iii) a presença de cerdas próximo à articulação com a base (região chamada de “apófisis ventral del cuerpo central anular-ventral – av”, por Lopretto, 1980b) (Fig. 1B) e (iv) a densidade de cerdas presentes na superfície externa do dátilo do quinto pereópode.

Os indivíduos analisados tiveram o cefalotórax medido em relação à Largura Máxima da Carapaça (LMC), onde é medida uma linha reta transversal ente os dois pontos mais distantes nas margens laterais da carapaça e ao Comprimento da Carapaça

sem rostro (CCs), obtido traçando uma linha reta longitudinal desde o ponto mediano da margem posterior da carapaça até o ponto mediano de um dos seios orbitais do animal.

Todo o material utilizado proveio de animais recém-coletados e mantidos em coleção própria do Laboratório de Carcinologia no Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade (IBUSP) ou de exemplares depositados na área de Carcinologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), na coleção de crustáceos eglídeos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e na coleção do Museu Nacional (MNRJ).

Resultados

Foram analisados os tubos sexuais, coxas e dácilos do quinto pereópode (P5) de machos de 38 espécies de *Aegla* descritas ou em fase de descrição.

Os tubos sexuais de todas as espécies analisadas apresentaram uma face ventral convexa e calcificada e uma face dorsal membranosa, menos calcificada. Além disso, a extremidade desses tubos apresentou-se lisa, ou seja, sem ornamentações como espinhos, cerdas ou bolsas.

Os dácilos apresentaram-se sempre com uma forma alongada e achatada formando uma pequena quela com a extensão distal do própodo (dedo fixo), sendo que o grau de cerdação variou entre as espécies, como descrito a seguir.

Descrições por espécie analisada:

***Aegla brevipalma* Bond-Buckup & Santos, 2012**

(Figura 2)

Material examinado: UFRGS 3010 (parátipos) – Rio Matador e afluente paralelo a BR 282 com ponte, km 136, Bom retiro, Santa Catarina, coordenadas geográficas: 27°49'02" S, 049°33'15" O, altitude: 875 m, 25.x.2000, col.: C. Jara, M. Pérez-Losada, A. Bueno e G. Bond-Buckup; exemplar número 04 [LMC = 14,10 mm, CCs = 14,39 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D23.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado (Fig. 2B), com extremidade levemente inclinada lateralmente (Figs. 2A, 2B, 2D) e levemente torcido longitudinalmente (Fig. 2C). Coxa com uma cerda curta na superfície ventral (Fig. 2E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 2A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 2F).

***Aegla camargoi* Buckup & Rossi, 1977**

(Figura 3)

Material examinado: UFRGS 3839 – Rio Cachoeira, Bacia do Rio Pelotas, Bom Jardim da Serra, Rio Grande do Sul, PROBIO 33, coordenadas geográficas: 28°18'26,9" S, 049°37'1,4" O, altitude: 1276 m, 17.x.2005, col.: G. Bond-Buckup, A. Zimmer e D. Barcelos; exemplar número 02 [LMC = 20,37 mm, CCs = 20,88 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D27.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado (Figs. 3B, 3D), levemente torcido longitudinalmente (Figs. 3C, 3E). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 3A, 3E). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 3F).

***Aegla castro* Schmitt, 1942**

(Figura 4)

Material examinado: LEEUSP 111 – Itatinga, São Paulo, 27.ix.2007, col.: B.F. Takano; exemplar número 05 [LMC = 15,54 mm, CCs = 15,27 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D9.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado, levemente inclinado lateralmente (Figs. 4B–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 4A, 4E). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 4F).

***Aegla cavernicola* Türkay, 1972**

(Figura 5)

Material examinado: LEEUSP 036 – Gruta das Areias, Iporanga, São Paulo, 17.ii.1992, col.: N. Moracchioli; exemplar número 01 [LMC = 19,04 mm, CCs = 18,66 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D10.

Hábitat: Ambiente subterrâneo. Espécie estigobionte.

Descrição: Tubo sexual encurtado (Figs. 5A–D), levemente inclinado lateralmente (Fig. 5D). Coxa com uma cerda curta na superfície ventral (Fig. 5E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 5A). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 5F).

***Aegla franca* Schmitt, 1942**

(Figura 6)

Material examinado: LEEUSP 153 (lote 02) – Fazenda Barro Preto, Claraval, Minas Gerais, coordenadas geográficas: 20°18'47" S, 047°16'37" O, 18.xi.2005, col.: S.L.S. Bueno; exemplar número 05 [LMC = 16,28 mm, CCs = 16,71 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D8.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado (Fig. 6B), com extremidade inclinada lateralmente e levemente torcido longitudinalmente (Figs. 6A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 6A, 6E). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 6F).

***Aegla japi* Moraes, Tavares & Bueno, submetido**

(Figura 7)

Material examinado: MZUSP 34375 – Córrego do Clube Monte Horebe, Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°13'57,2" S, 046°55'29.8" O, altitude: 881 m, 11.vi.2014, col.: J.C.B. Moraes e S.L.S. Bueno; exemplar número 05

[LMC = 14,40 mm, CCs = 15,20 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D22.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 7A–D). Coxa com duas cerdas curtas na superfície ventral (Fig. 7E) e duas cerdas médias próximo à articulação com a base (Figs. 7A–B). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 7F).

***Aegla jaragua* Moraes, Tavares & Bueno, submetido**

(Figura 8)

Material examinado: MZUSP 34378 – Córrego Pai Zé, Parque Estadual do Jaraguá, São Paulo, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°27'27,9" S, 046°45'32,3" O, altitude: 790 m, 14.ix.2007, col.: F.P.A. Cohen, B.F. Takano e S.L.S. Bueno; exemplar número 05 [LMC = 14,25 mm, CCs = 14,39 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D2.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 8A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 8A, 8E). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 8F).

***Aegla jarai* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 9)

Material examinado: UFRGS 3953 – Rio Águas Pretas (rio com estrada para Ponte Alta), bacia Rio Canoas, Otacílio Costa, Santa Catarina, PROBIO 67, coordenadas geográficas: 27°26'18,2" S, 050°9'52,9" O, altitude: 892 m, 18.xii.2004, col.: G. Bond-Buckup, A. Quadros, C. Sokolowicz e F. Bavaresco; exemplares número 01 [LMC = 25,06 mm, CCs = 25,61 mm] e 02 [LMC = 24,89 mm, CCs = 25,30 mm], dissecados P5 com tubo sexual, códigos dos *stubs*: D31 e D42, respectivamente.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado com extremidade levemente inclinada lateralmente (Figs. 9A–D). Coxa com cinco cerdas na superfície ventral (Fig. 9E) e duas cerdas curtas próximo à articulação com a base. Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 9F).

***Aegla jundiai* Moraes, Tavares & Bueno, submetido**

(Figura 10)

Material examinado: MZUSP 13490 – Serra do Japi–Guaxinduva–Jaguacoara, Jundiaí, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°17'21,7" S, 046°56'24,7" O, ponto 10, 08.ii.2000, col.: F. Kiyohara e E. Mossolin; maior exemplar macho [LMC = 10,91 mm, CCs = 11,92 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D39.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 10A–D). Coxa com três cerdas na superfície ventral (Fig. 10E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 10A). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 10F).

***Aegla laevis* Latreille, 1818**

(Figura 11)

Material examinado: MZUSP 9778 – Chile, G. Bond-Buckup det., 1991; exemplar número 01 [LMC = 20,55 mm, CCs = 20,64 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D35.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 11A–D). Coxa com três cerdas curtas na superfície ventral (Fig. 11E) e com um conjunto de cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 11A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 11F).

***Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015**

(Figura 12)

Material examinado: MZUSP 34403 – Riacho da Gruta da Lancinha (código SBE: PR_6), Rio Branco do Sul, Paraná, coordenadas geográficas: 25°10'14,2" S, 049°17'31,9" O, altitude: 810 m, 25.x.2012, col.: J.C.B. Moraes, A. Trevisan e S.L.S. Bueno; exemplar número 05 [LMC = 11,71 mm, CCs = 11,83 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D1.

Hábitat: Epígeo e subterrâneo.

Descrição: Tubo sexual alongado inclinado em direção ventral e com extremidade inclinada lateralmente (Figs. 12A–D). Coxa com cinco cerdas médias na superfície ventral (Fig. 12E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 12A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 12F).

***Aegla lata* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 13)

Material examinado: UFRGS 1296P (ex – MHNCI 1296) – Fazenda Santa Rita, Ponta Grossa, Paraná, 16.xii.1981, col.: S.G. Lima; exemplar único [LMC e CCs não medidos, exemplar com carapaça danificada], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D25.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado retilíneo e com extremidade levemente torcida (Figs. 13 A–D). Coxa com duas cerdas médias na superfície ventral (Fig. 13E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig.13A). Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 13F).

***Aegla leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 14)

Material examinado: LEEUSP 019 – Gruta dos Paiva, Fazenda Intervalles, Iporanga, São Paulo, 08.x.1990, col.: N. Moracchioli; exemplar número 04 [LMC = 12,80 mm, CCs = 13,19 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D11.

Hábitat: Ambiente subterrâneo. Espécie estigobionte.

Descrição: Tubo sexual encurtado e curvado em direção ventral (Figs. 14 A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 14A, 14E). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 14F).

***Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi, 1977**

(Figura 15)

Material examinado: LEEUSP 120 – Rio Silveiras, Bom Jesus, Rio Grande do Sul, 16.viii.2003, col.: G. Bond-Buckup; exemplar número 02 [LMC = 20,09 mm, CCs = 20,39 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D15.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 15 A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 15A, 15E). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 15F).

***Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 16)

Material examinado: MZUSP 34808 – Córrego do Santuário Nhundiaquara, Porto de Cima, Morretes, Paraná, coordenadas geográficas: 25°25'33,9" S, 048°53'25,4" O, altitude: 72,2 m, 14.iv.2014, col.: S.L.S. Bueno, J.C.B. Moraes e J.R. Debastiani Júnior; exemplar número 05 [LMC = 16,13 mm, CCs = 16,35 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D20.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente inclinado lateralmente (Figs. 16A–D). Coxa com cinco cerdas na superfície ventral (Fig. 16E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 16A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 16F).

***Aegla microphthalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 17)

Material examinado: LEEUSP 117 – Caverna Santana, Iporanga, São Paulo, 30.iii.2007, col.: Jurandir; exemplar único [LMC = 9,16 mm, CCs = 9,64 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D13.

Hábitat: Ambiente subterrâneo. Espécie estigobionte.

Descrição: Tubo sexual encurtado e torcido longitudinalmente (Figs. 17A–D). Coxa sem cerdas na superfície ventral (Fig. 17E) e com uma cerda média próximo à articulação com a base (Fig. 17A). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 17F).

***Aegla muelleri* Bond-Buckup & Buckup, 2010**

(Figura 18)

Material examinado: UFRGS 2980 (parátipos) – Cascata do rio Passa Quatro, bacia do rio Itajaí, Monte Castelo, Santa Catarina, CRUSTA 021, coordenadas geográficas: 26°28'14" S, 050°11'59" O, altitude: 733 m, 24.x.2000, col.: C. Jara, M. Pérez-Losada, A. Bueno e G. Bond-Buckup; exemplar número 04 [LMC = 12,45 mm, CCs = 11,66 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D24.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual encurtado e levemente curvado em direção ventral (Figs. 18A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 18A, 18E). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 18F).

***Aegla neuquensis* Schmitt, 1942**

(Figura 19)

Material examinado: MZUSP 700 – Patagônia, ???.1897, col.: Biceqo; exemplar número 02 [LMC = 11,20 mm, CCs = 12,26 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D36.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente curvado em direção ventral (Figs. 19A–D). Coxa com duas cerdas médias na superfície ventral (Figs. 19D–E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 19A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 19F).

***Aegla oblata* Bond-Buckup & Santos, 2012**

(Figura 20)

Material examinado: UFRGS 3916 (parátipos) – Córrego Engenho Velho, bacia rio Caveiras, Painel, Santa Catarina, PROBIO 14, coordenadas geográficas: 27°54'12,8" S, 050°4'19,6" O, 30.ix.2004; exemplar número 01 [LMC = 15,49 mm, CCs = 16,18 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D26.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado, levemente inclinado em direção ventral e torcido longitudinalmente (Figs. 20A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 20A, 20E). Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 20F).

***Aegla odebrechtii* Müller, 1876**

(Figura 21)

Material examinado: MNRJ 3999 – Rio Roseira, bacia do rio Uruguai, Concordia, Estrada Porto União, 19.ix.1977, col.: expedição MZUSP & USMN; exemplar número 01 [LMC = 11,67 mm, CCs = 12,48 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D34.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 21A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 21A, 21E). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 21F).

***Aegla papudo* Schmitt, 1942**

(Figura 22)

Material examinado: MNRJ 1434 – Rio Aconcágua, Chile, ??x.1955, col.: E. Someza; exemplar macho único [LMC = 17,18 mm, CCs = 18,59 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D38.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente torcido longitudinalmente (Figs. 22A–D). Coxa com pelo menos sete cerdas na superfície ventral (Fig. 22E mostrando duas delas em detalhe) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 22A). Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 22F).

***Aegla parana* Schmitt, 1942**

(Figura 23)

Material examinado: S/N – Palmital, União da Vitória, Paraná, 18.xi.2010, col.: A.L. Castilho; exemplar número 03 [LMC = 26,83 mm, CCs = 26,37 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D32.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente torcido longitudinalmente (Figs. 23A–D). Coxa com um conjunto de cerdas de tamanhos variados na superfície ventral (Fig. 23E) e com um conjunto de cerdas longas próximo à articulação com a base (Fig. 23A). Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 23F).

***Aegla parva* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 24)

Material examinado: UFRGS 1176 (parátipo) – Rio dos Macacos com PR-483, bacia do rio Iguaçu, Jacutinga, Paraná, 22.vii.1988, col.: L. Buckup e G. Bond-Buckup; exemplar número 04 [LMC = 12,60 mm, CCs = 13,64 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D14.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual encurtado e retilíneo (Figs. 24A–D). Coxa com três cerdas na superfície ventral (Fig. 24E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 24A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 24F).

***Aegla paulensis* Schmitt, 1942**

(Figura 25)

Material examinado: MZUSP 34368 – Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, São Paulo, 17.iv.2005; exemplar número 04 [LMC = 11,50 mm, CCs = 12,20 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D3.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente inclinado em direção ventral (Figs. 25A–D). Coxa com uma camada de cerdas diminutas e uma cerda média na superfície ventral (Fig. 25E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 25A). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 25F).

***Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977**

(Figura 26)

Material examinado: LEEUSP 136 (lote 01) – Fazenda Santa Rita, São Pedro, São Paulo, coordenadas geográficas: 22°31'26,6" S, 047°56'37,6" O, 29.vii.2008, col.: B.F. Takano, S.L.S. Bueno e F.P.A. Cohen; exemplar número 07 [LMC = 16,37 mm, CCs = 17,46 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D5.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e com extremidade levemente torcida longitudinalmente (Figs. 26A–D). Coxa com duas cerdas na superfície ventral (Fig. 26E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 26A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 26F).

***Aegla pomerana* Bond-Buckup & Buckup, 2010**

(Figura 27)

Material examinado: UFRGS 3262 (parátipos) – Campo Alegre, Joinville, Santa Catarina, ??i.2002; exemplar número 01 [LMC = 19,22 mm, CCs = 19,11 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D29.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 27A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral (Fig. 27E) quanto próximo à articulação com a base (Figs. 27A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 27F).

***Aegla quilombola* Moraes, Tavares & Bueno, em preparação**

(Figura 28)

Material examinado: MZUSP 34812 – Rio Bocaina, Parque Estadual Intervales, São Paulo, 03.iv.2001, col.: C. Magalhães, E. Mossolin e F. Kiyohara; exemplar número 02 [LMC = 9,12, CCs = 9,46 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D12.

Hábitat: Ambientes epígeo e subterrâneo. Espécie estigófila.

Descrição: Tubo sexual encurtado e retilíneo (Figs. 28A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral (Fig. 28E) quanto próximo à articulação com a base (Fig. 28A). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 28F).

***Aegla rosanae* Campos Júnior, 1998 (revalidada em Moraes *et al.*, submetido)**

(Figura 29)

Material examinado: MZUSP 34369 – Nascente do córrego Benfica, Piquete, São Paulo, coordenadas geográficas: 22°35'43,8" S, 045°13'35,1" O, altitude: 630 m, 07.xii.2012, col.: J.C.B. Moraes e S.L.S. Bueno; exemplar número 02 [LMC = 16,14 mm, CCs = 15,52 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D4.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente curvado em direção ventral (Figs. 29A–D). Coxa com uma cerda na superfície ventral (Fig. 29E) e cinco cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 29A). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa.

***Aegla schmitti* Hobbs III, 1979**

(Figura 30)

Material examinado: LEEUSP 267 (lote 01) – Rio Betari, Bairro da Serra, Iporanga, São Paulo, coordenadas geográficas: 24°33'01,7" S, 048°40'52,4" O, altitude: 185 m, 27.x.2008, col.: B.F. Takano, A. Feigol e S. Secutti; exemplar número 05 [LMC = 22,98 mm, CCs = 22,78 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D7.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente inclinado lateralmente (Figs. 30A–D). Coxa com três cerdas na superfície ventral (Fig. 30E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 30A). Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 30F).

***Aegla singularis* Ringuelet, 1948**

(Figura 31)

Material examinado: UFRGS 3232 – Rio Divisa, Condor (próximo a Panambi), Rio Grande do Sul, SBA1624 (Helmintologia), 19.xii.2001, col.: F. Vilela (Ecologia); exemplares número 01 [LMC = 30,07 mm, CCs = 27,80 mm] e 02 [LMC = 28,86 mm, CCs = 26,91 mm], dissecados P5 com tubo sexual, códigos dos *stubs*: D30 e D41, respectivamente.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual encurtado e levemente torcido longitudinalmente (Figs. 31A–D). Coxa com um conjunto de cerdas (aproximadamente vinte) na superfície ventral (Fig. 31E) e com conjunto de cerdas (aproximadamente dez) próximo à articulação com a base (Fig. 31A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 31F).

***Aegla spinipalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 32)

Material examinado: UFRGS 0618 (parátipos) – Guaporé-Oeste, Rio Grande do Sul, 16.iii.1980, leg. Padre Aleixo; exemplar número 01 [LMC = 21,92 mm, CCs = 21,38 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D28.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 32A–D). Coxa com duas cerdas na superfície ventral (Fig. 32E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 32A). Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 32F).

***Aegla spinosa* Bond-Buckup & Buckup, 1994**

(Figura 33)

Material examinado: UFRGS 3929 – Rio Pericó, bacia do rio Pelotas, São Joaquim, Santa Catarina, PROBIO 25, coordenadas geográficas: 28°11'58,5" S, 049°45'54,9" O, altitude: 1265 m, 02.x.2004, col.: G. Bond-Buckup, C. Sokolowicz e F. Bavaresco; exemplar número 01 [LMC = 24,03 mm, CCs = 23,69 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D33.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente curvado em direção ventral (Figs. 33A–D). Coxa com duas cerdas na superfície ventral (Fig. 33E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 33A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 33F).

***Aegla strinatii* Türkay, 1972**

(Figura 34)

Material examinado: LEEUSP 043 – Rio fora da Caverna do Diabo, Eldorado, São Paulo, 18.xi.1991, col.: N. Moracchioli; exemplar número 04 [LMC = 15,41 mm, CCs = 16,40 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D6.

Hábitat: ambiente subterrâneo e epígeo. Espécie estigófila.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente curvado em direção ventral (Figs. 34A–D). Coxa com uma cerda na superfície ventral (Fig. 34E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 34A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 34F).

***Aegla vanini* Moraes, Tavares & Bueno, submetido**

(Figura 35)

Material examinado: MZUSP 34372 – Ribeirão Venerando, Estação Biológica de Boraceia, Salesópolis, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°39'09,0" S, 045°53'27,6" O, altitude: 849 m, 06.vi.2014, col.: J.C.B. Moraes e S.L.S. Bueno; exemplar número 03 [LMC = 14,53 mm, CCs = 14,63 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D21.

Hábitat: Epígeo.

Descrição: Tubo sexual alongado e retilíneo (Figs. 35A–D). Coxa com duas cerdas na superfície ventral (Fig. 35E) e com três cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 35A). Dáctilo do P5 com densidade baixa de cerdas na superfície externa (Fig. 35F).

***Aegla* sp. 1**

(Figura 36)

Material examinado: LEEUSP 321 – Gruta do Lago Subterrâneo, Iporanga, São Paulo, coordenadas geográficas: 24°19'34,1" S, 048°29'24,4" O, 19.ii.2011, col.: S.L.S. Bueno, A. Bueno e A. Camargo; exemplar número 03 [LMC = 19,58 mm, CCs = 20,57 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D16.

Hábitat: Ambiente subterrâneo. Espécie estigobionte.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente inclinado lateralmente (Figs. 36A–D). Coxa com oito cerdas na superfície ventral (Fig. 36E) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig. 36A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 36F).

***Aegla* sp. 2**

(Figura 37)

Material examinado: LEEUSP 197 – Caverna do Areado IV, núcleo Caboclos, PETAR, Iporanga, São Paulo, 08.vi.2012, col.: S.L.S. Bueno, P.I.C. Machado e A. Z. Ramin; exemplar número 04 [LMC = 26,37 mm, CCs = 27,39 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D17.

Hábitat: Ambiente subterrâneo. Espécie estigobionte.

Descrição: Tubo sexual alongado e torcido longitudinalmente (Figs. 37A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral (Figs. 37D, 37E) quanto próximo à articulação com a base (Fig. 37A). Dáctilo do P5 com densidade alta de cerdas na superfície externa (Fig. 37F).

***Aegla* sp. 3**

(Figura 38)

Material examinado: LEEUSP 322 – Gruta do Furo da Agulha, Núcleo Caboclos, PETAR, Iporanga, São Paulo, coordenadas geográficas: 24°23'23,3" S, 048°34'13,9" O, 21.viii.2010, col.: S.L.S. Bueno, F.P.A. Cohen e P.I. Chiqueto-Machado; exemplar número 10 [LMC = 21,20 mm, CCs = 21,81 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D18.

Hábitat: Ambiente subterrâneo. Espécie estigobionte.

Descrição: Tubo sexual alongado e levemente inclinado em direção ventral (Figs. 38A–D). Coxa com pelo menos seis cerdas na superfície ventral (Fig. 38E mostrando em detalhe uma das cerdas presentes) e sem cerdas próximo à articulação com a base (Fig.

38A). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 38F).

***Aegla* sp. 4**

(Figura 39)

Material examinado: LEEUSP 201 (lote 02) – Gruta Ribeirãozinho III, Bulhas D'água, Guapiara, São Paulo, 29.v.2006, col.: A. Camargo e F.P. Franco; exemplar número 03 [LMC = 19,09 mm, CCs = 19,35 mm], dissecado P5 com tubo sexual, código do *stub*: D19.

Hábitat: Ambiente subterrâneo. Espécie estigobionte.

Descrição: Tubo sexual encurtado e retilíneo (Figs. 39A–D). Coxa sem cerdas tanto na superfície ventral quanto próximo à articulação com a base (Figs. 39A, 39E). Dáctilo do P5 com densidade moderada de cerdas na superfície externa (Fig. 39F).

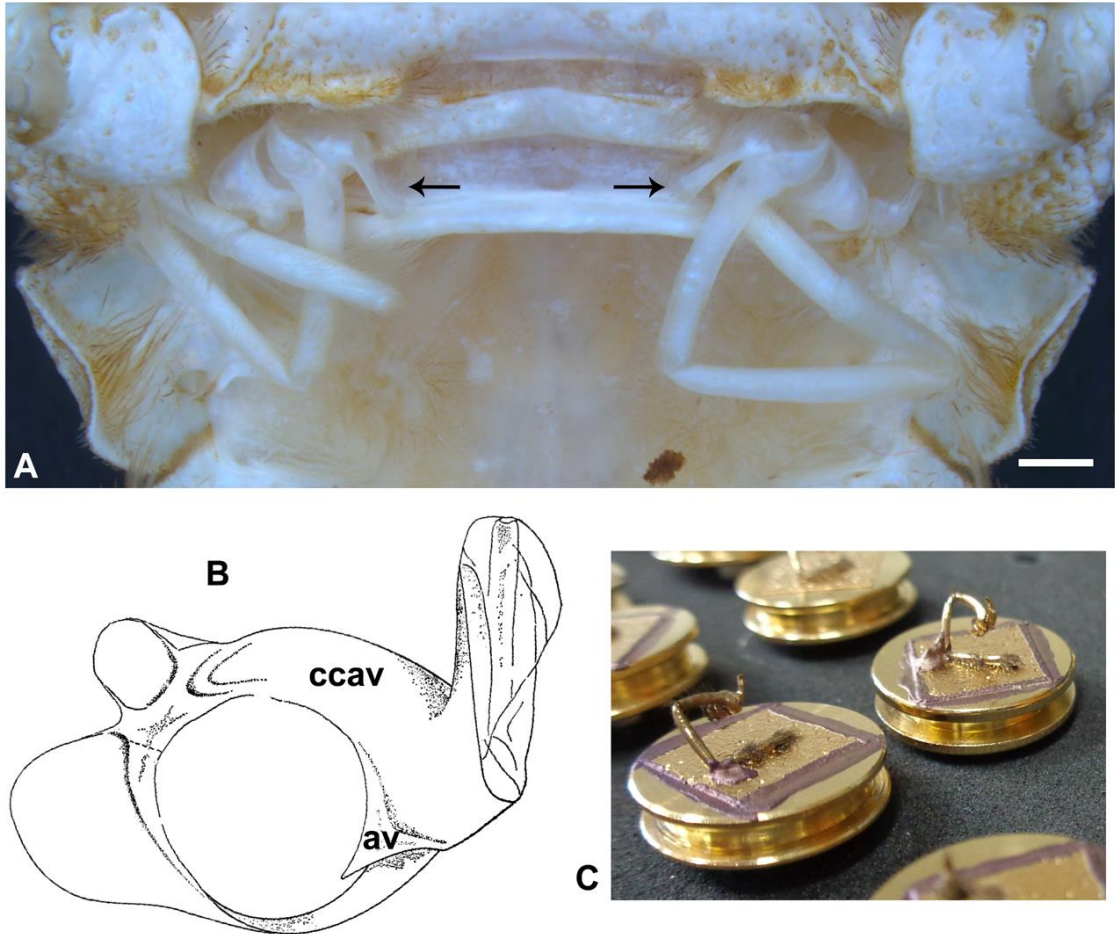


Figura 1. Material & Métodos. A) Vista ventral dos quintos pereópodes em posição natural num macho adulto de *Aegla marginata*. B) Esquema modificado de Lopretto (1980b) mostrando a superfície ventral da coxa e a região próximo da articulação com a base onde pode ocorrer a presença de cerdas. C) “Stubs” com quintos pereópodes dissecados, cobertos com ouro e prontos para análise em Microscópio Eletrônico de Varredura. Barra em A = 1,0 mm; ccav = “cuerpo central anular-ventral”; av = “apófisis ventral del cuerpo central anular-ventral”.

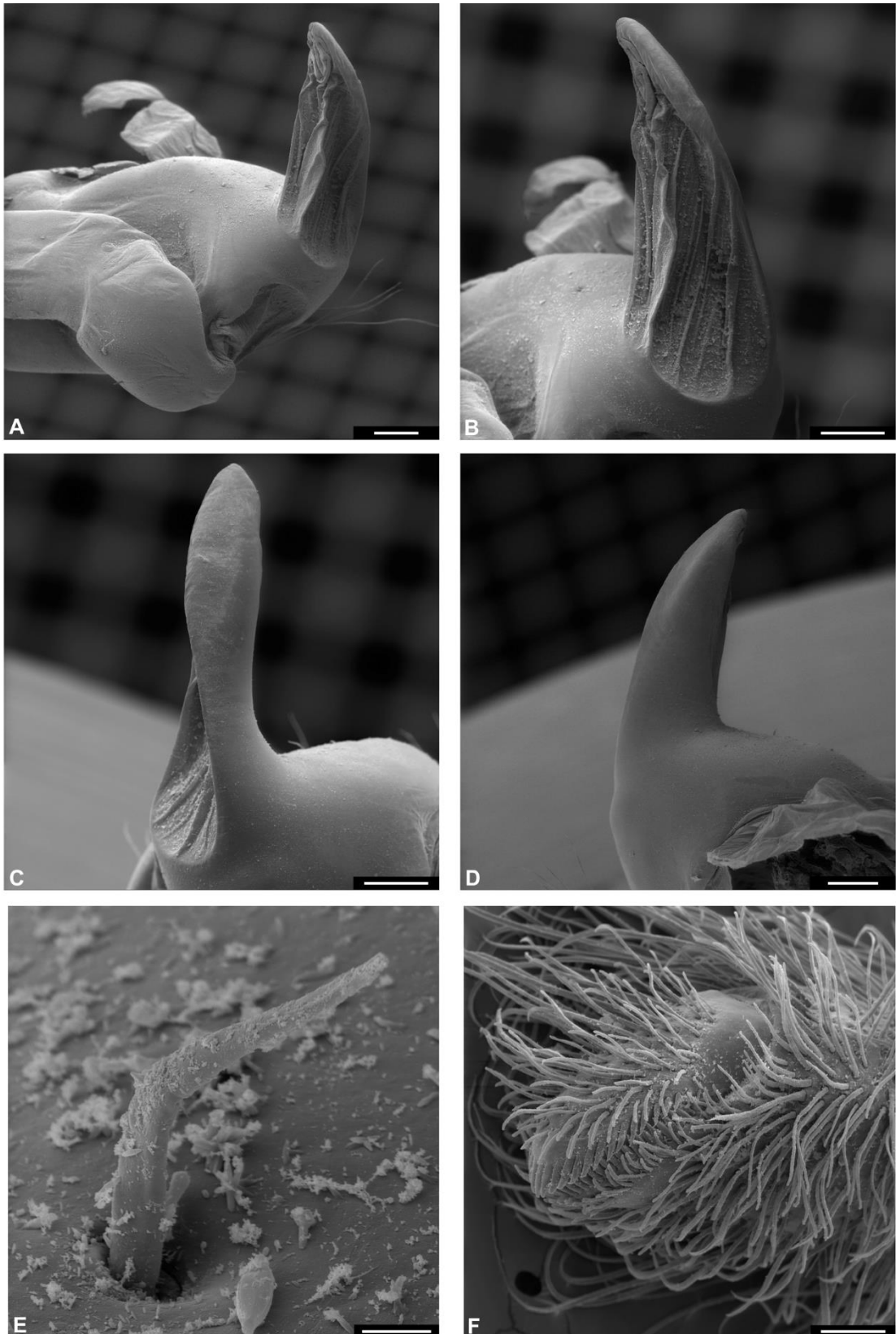


Figura 2. P5 de macho de *Aegla brevipalma*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Detalhe de cerda presente na superfície ventral da coxa. F) Vista lateral da queila diminuta. Barras: A–D = 200 μ m; E = 10 μ m; F = 100 μ m.

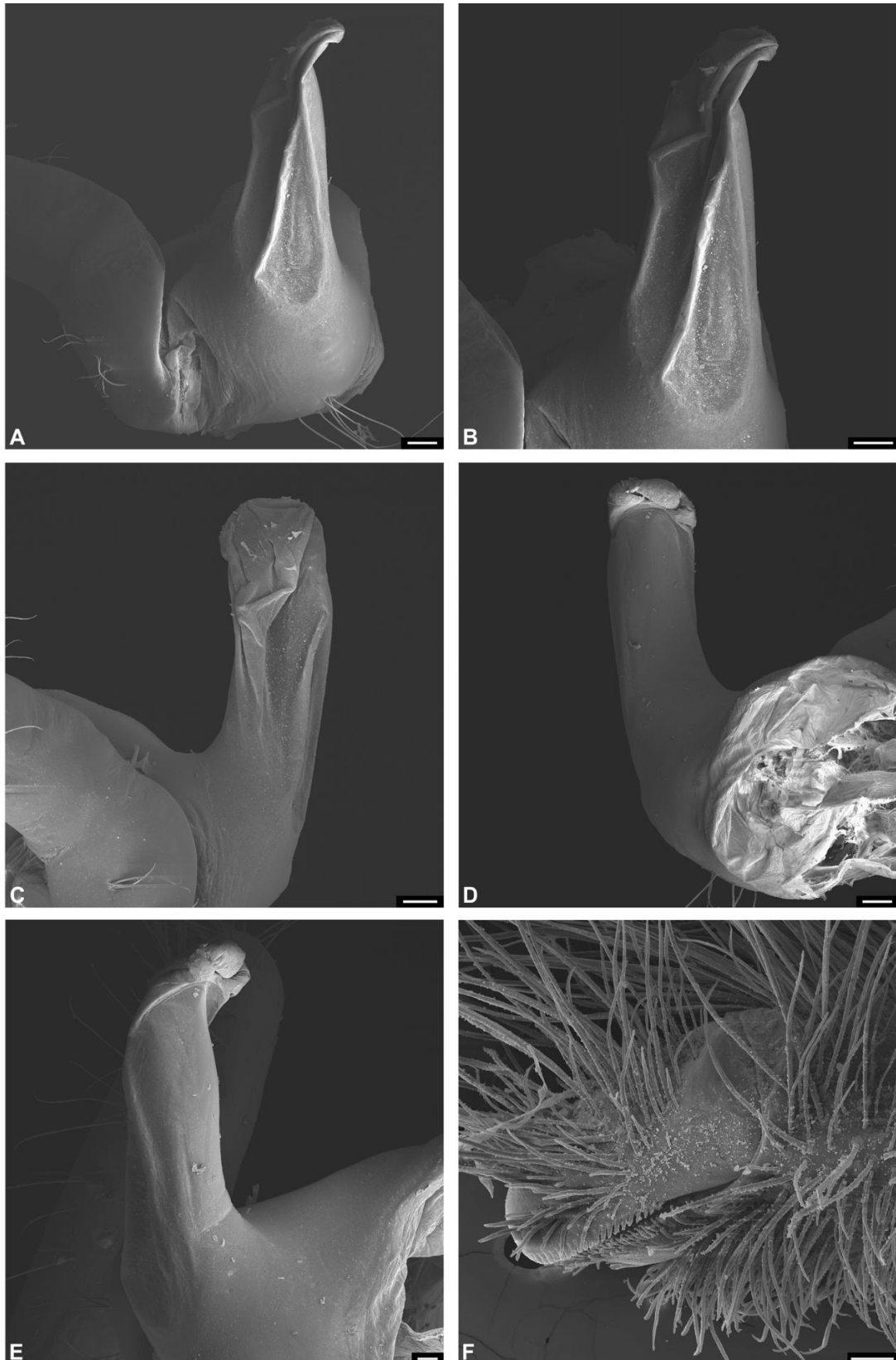


Figura 3. P5 de macho de *Aegla camargoi*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Vista lateral do tubo sexual mostrando superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da queila diminuta. Barras: A–D = 200 μm ; E, F = 100 μm .

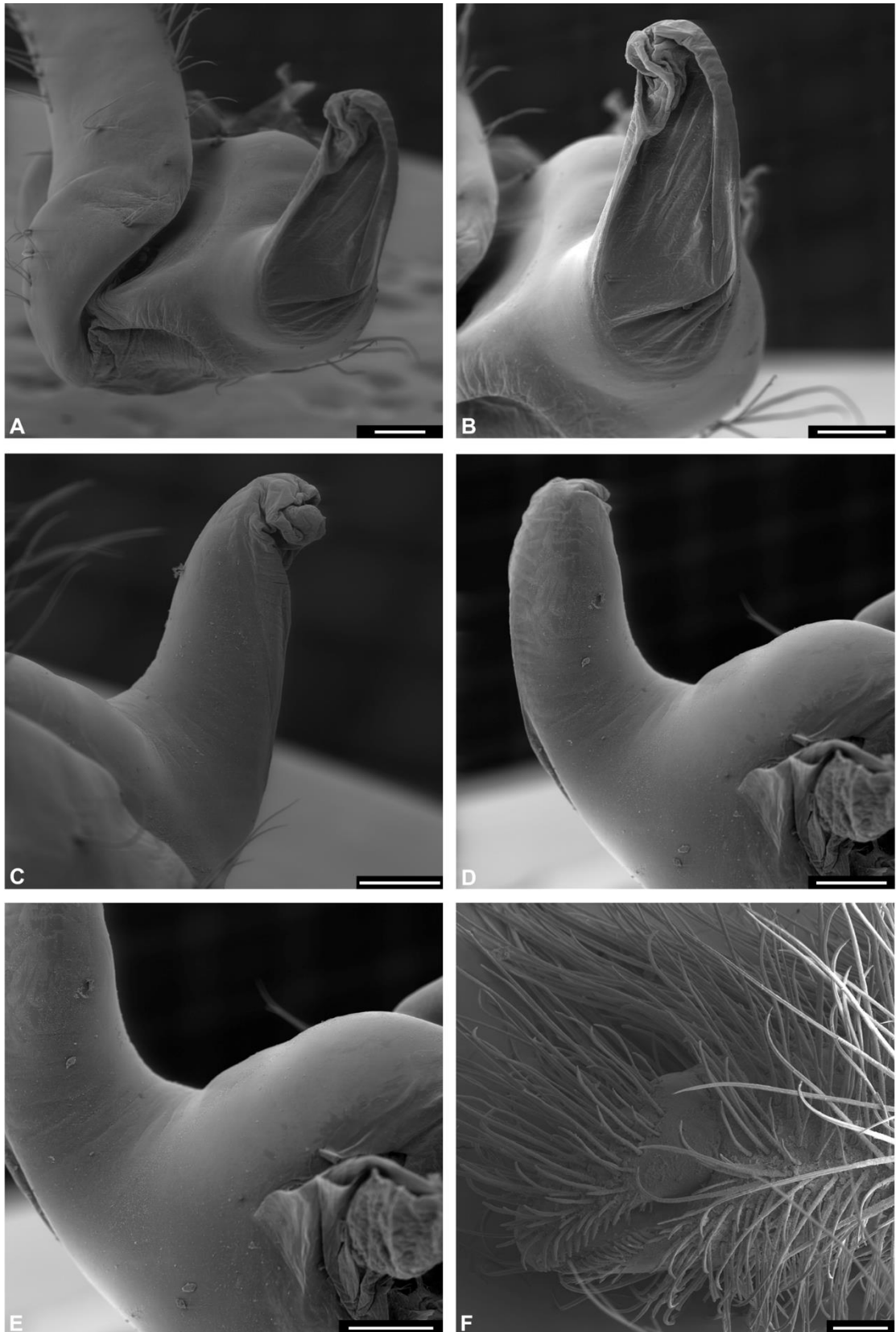


Figura 4. P5 de macho de *Aegla castro*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Vista ventral mostrando superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A–E = 200 μm ; F = 100 μm .

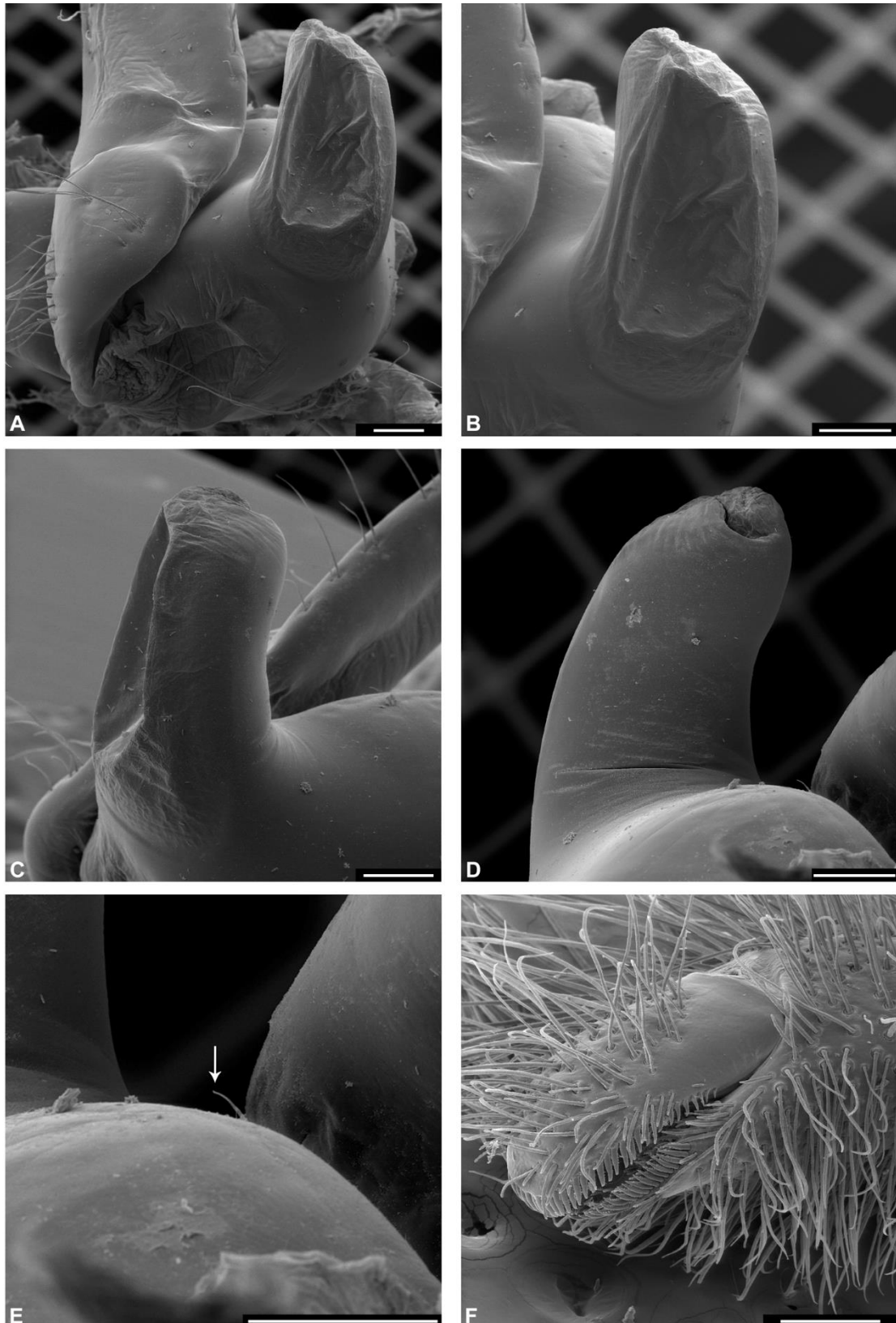


Figura 5. P5 de macho de *Aegla cavernicola*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerda. F) Vista lateral da queila diminuta. Barras: A–F = 200 μ m. Seta na imagem “E” aponta presença de uma cerda curta.

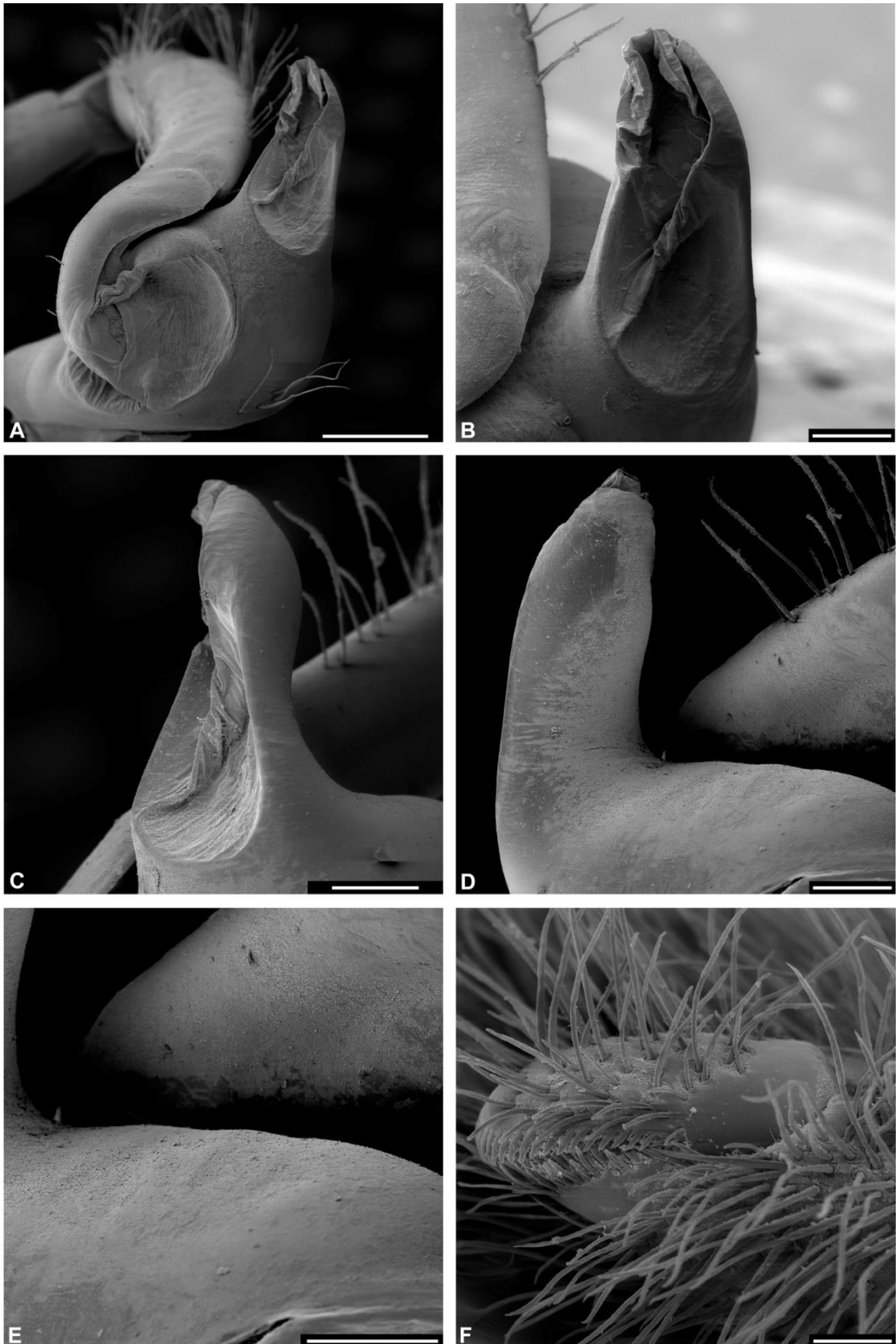


Figura 6. P5 de macho de *Aegla franca*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A = 500 μm ; B–E = 200 μm ; F = 100 μm .

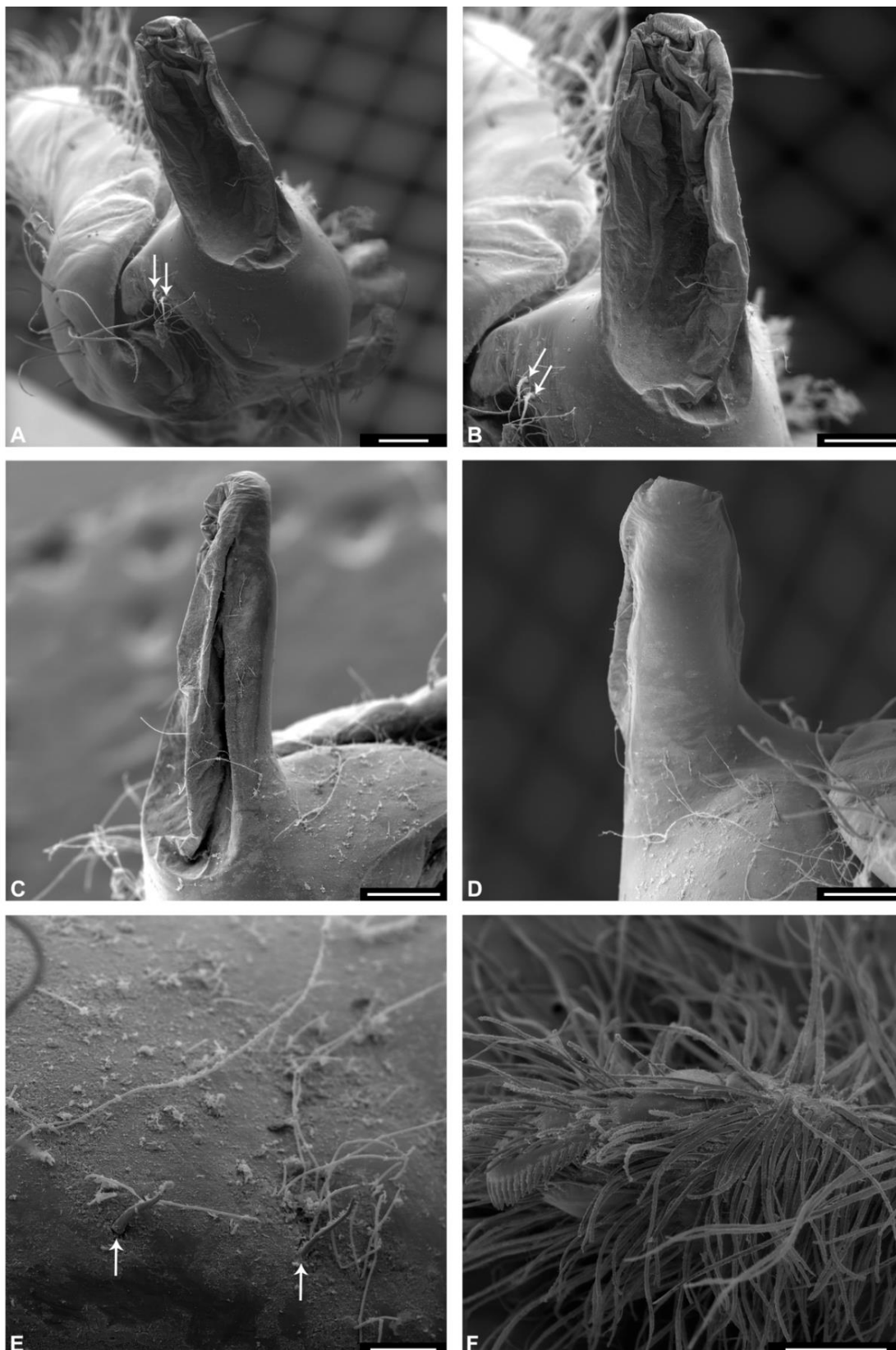


Figura 7. P5 de macho de *Aegla japi* n. sp., submetido. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com duas cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A–D, F = 200 μ m; E = 50 μ m. Setas nas imagens “A”, “B” e “E” indicam presença de cerdas.

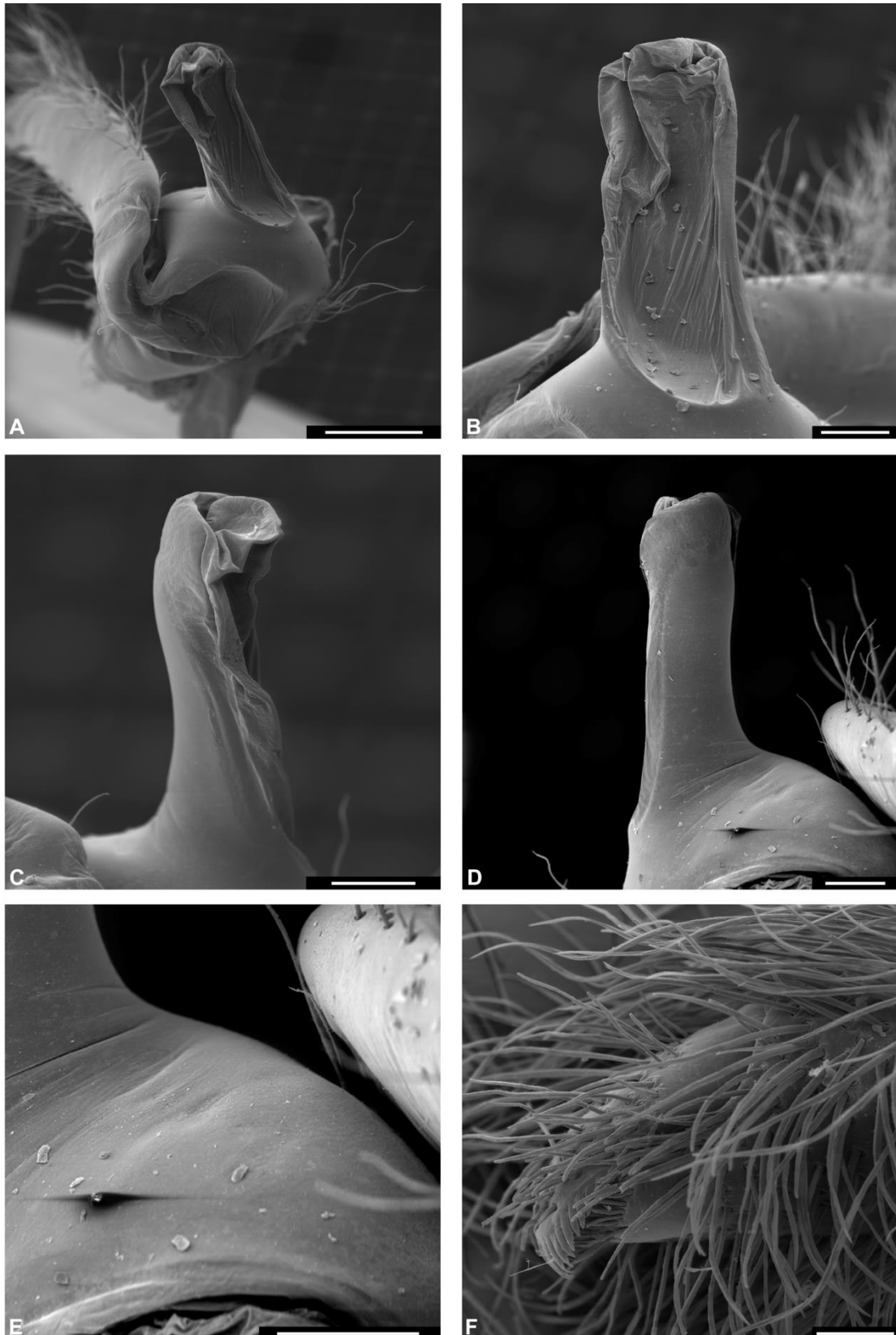


Figura 8. P5 de macho de *Aegla jaragua* n. sp., submetido. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da queela diminuta. Barras: A = 500 µm; B–E = 200 µm; F = 100 µm.

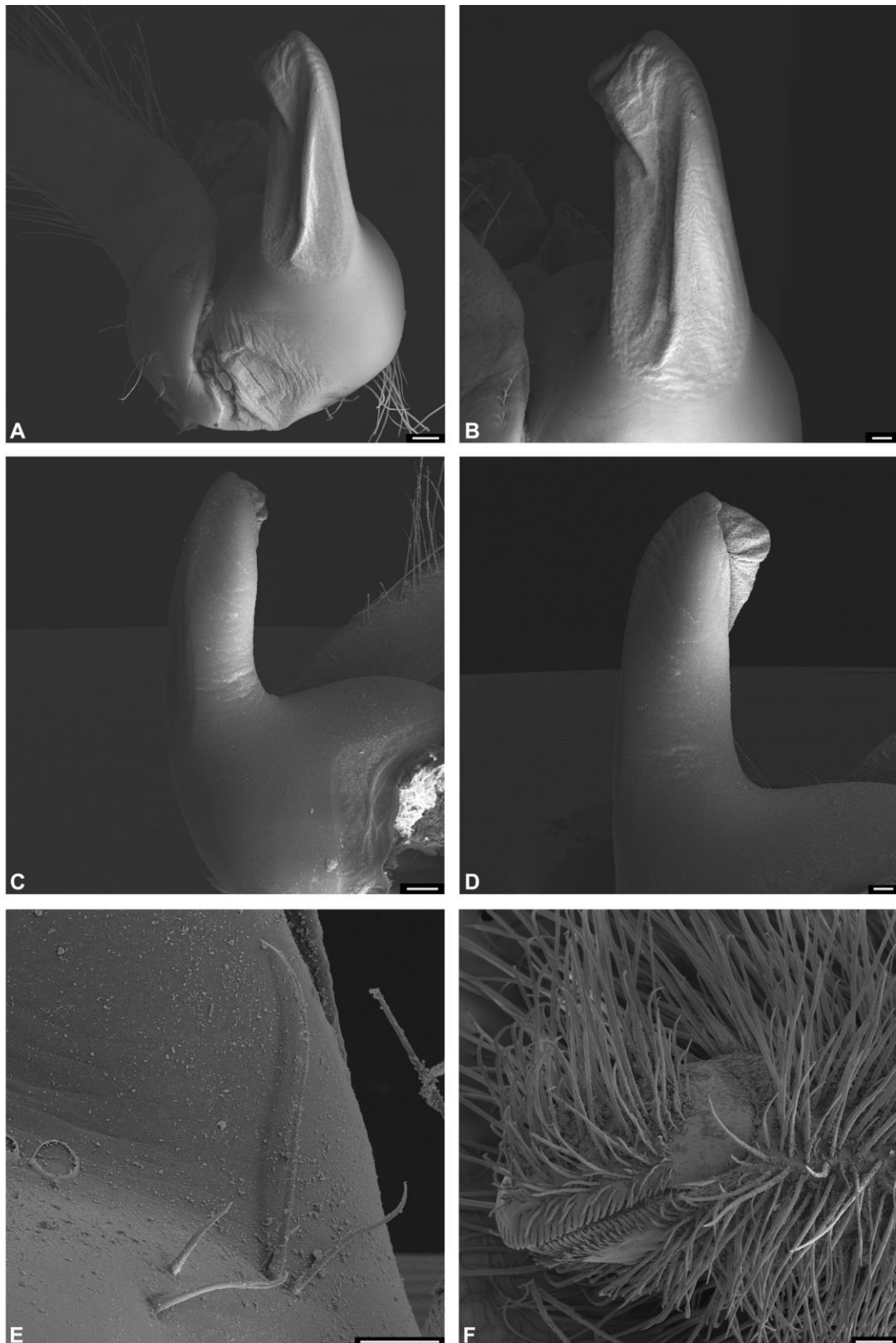


Figura 9. P5 de macho de *Aegla jarai*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da queela diminuta. Barras: A, C = 200 μm ; B, D, E, F = 100 μm . Setas na imagem “A” indicam presença de duas cerdas curtas.

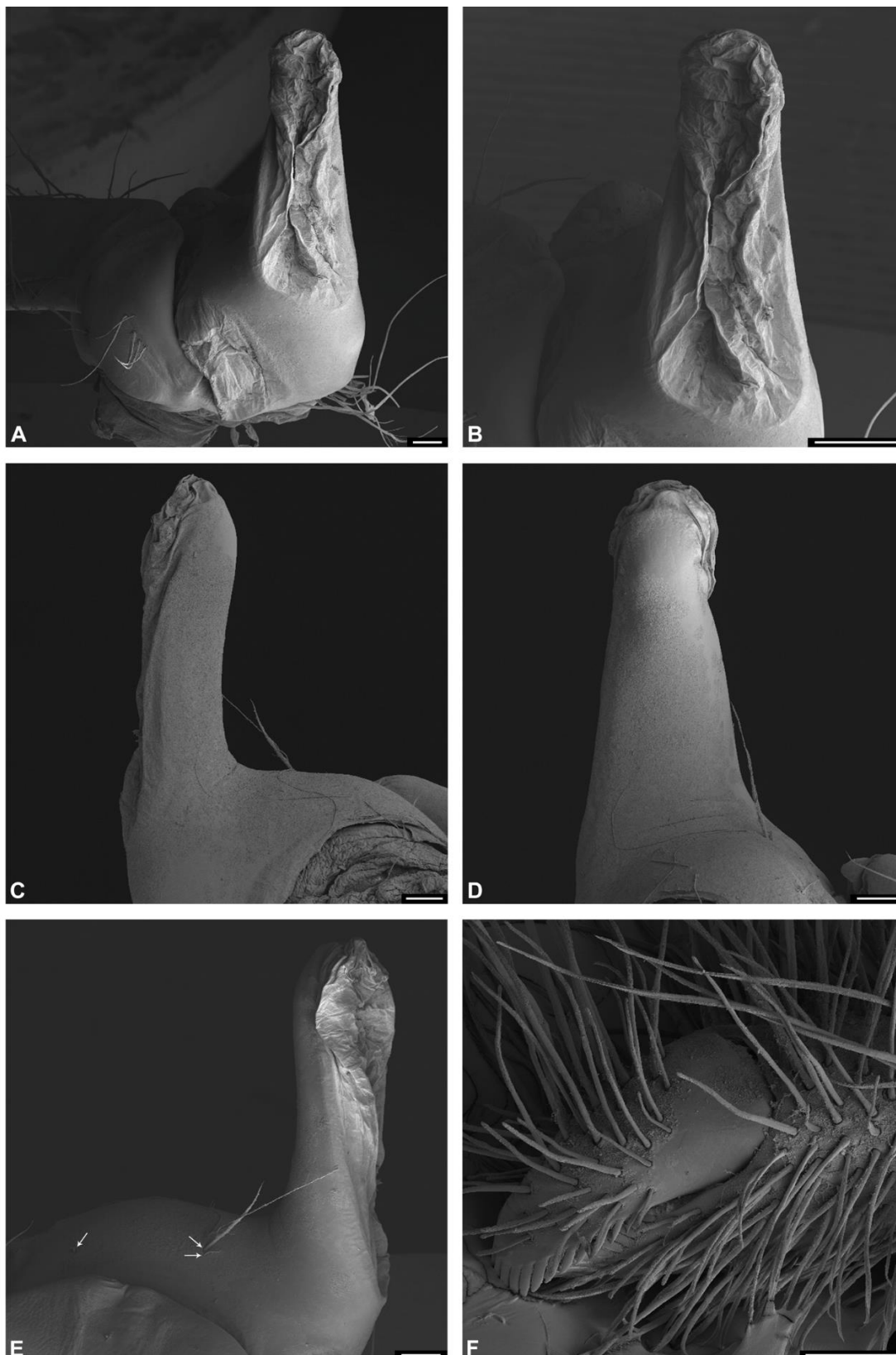


Figura 10. P5 de macho de *Aegla jundiai* n. sp., submetido. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Vista lateral do tubo sexual e da coxa com cerdas. F) Vista lateral da queela diminuta. Barras: A, C–F = 100 μ m; B = 200 μ m. Setas na imagem “E” apontam presença de três cerdas.

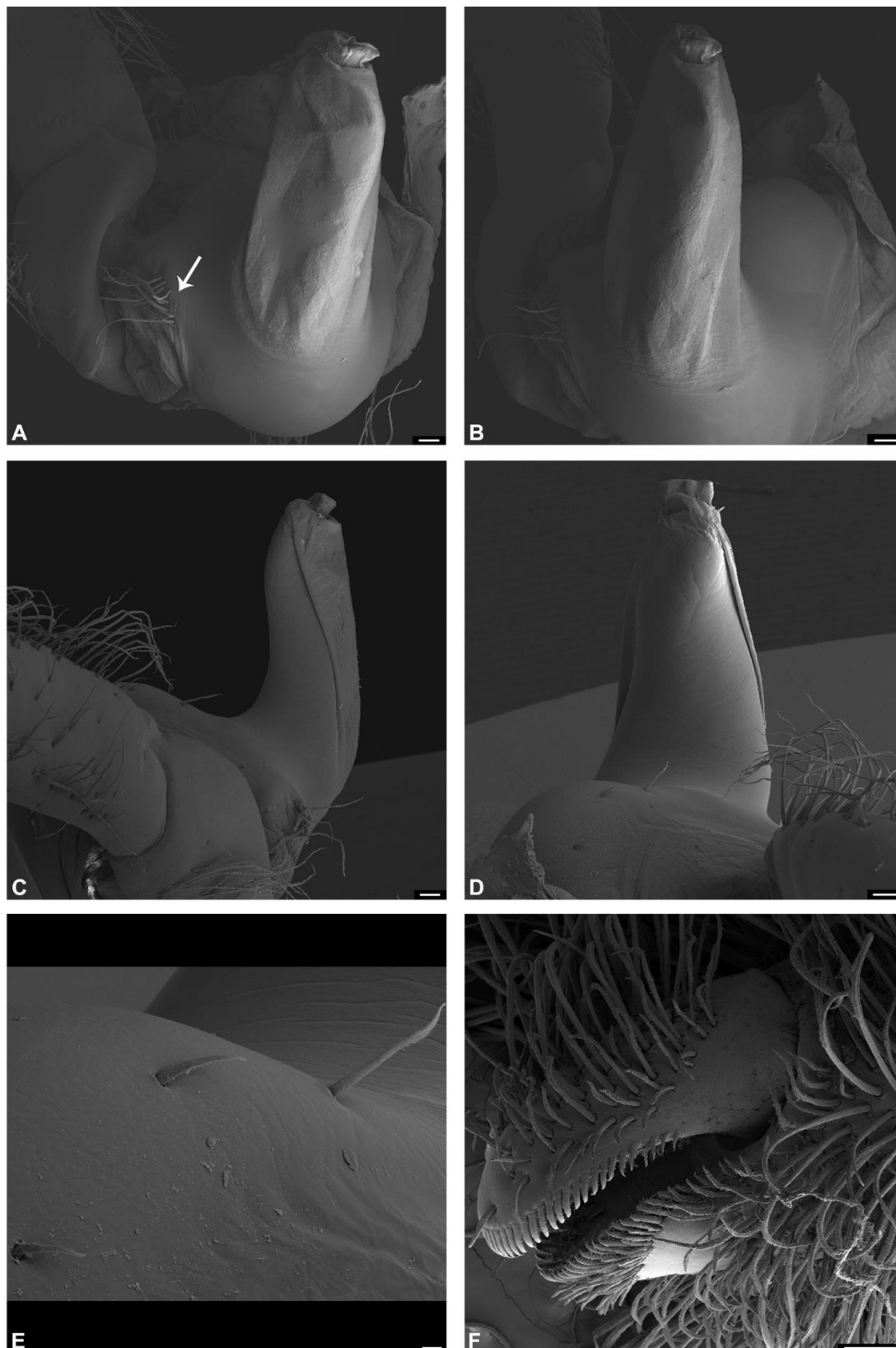


Figura 11. P5 de macho de *Aegla laevis*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com três cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A–D, F = 100 μm ; E = 20 μm . Seta na imagem “A” aponta conjunto de cerdas próximo à articulação com a base.

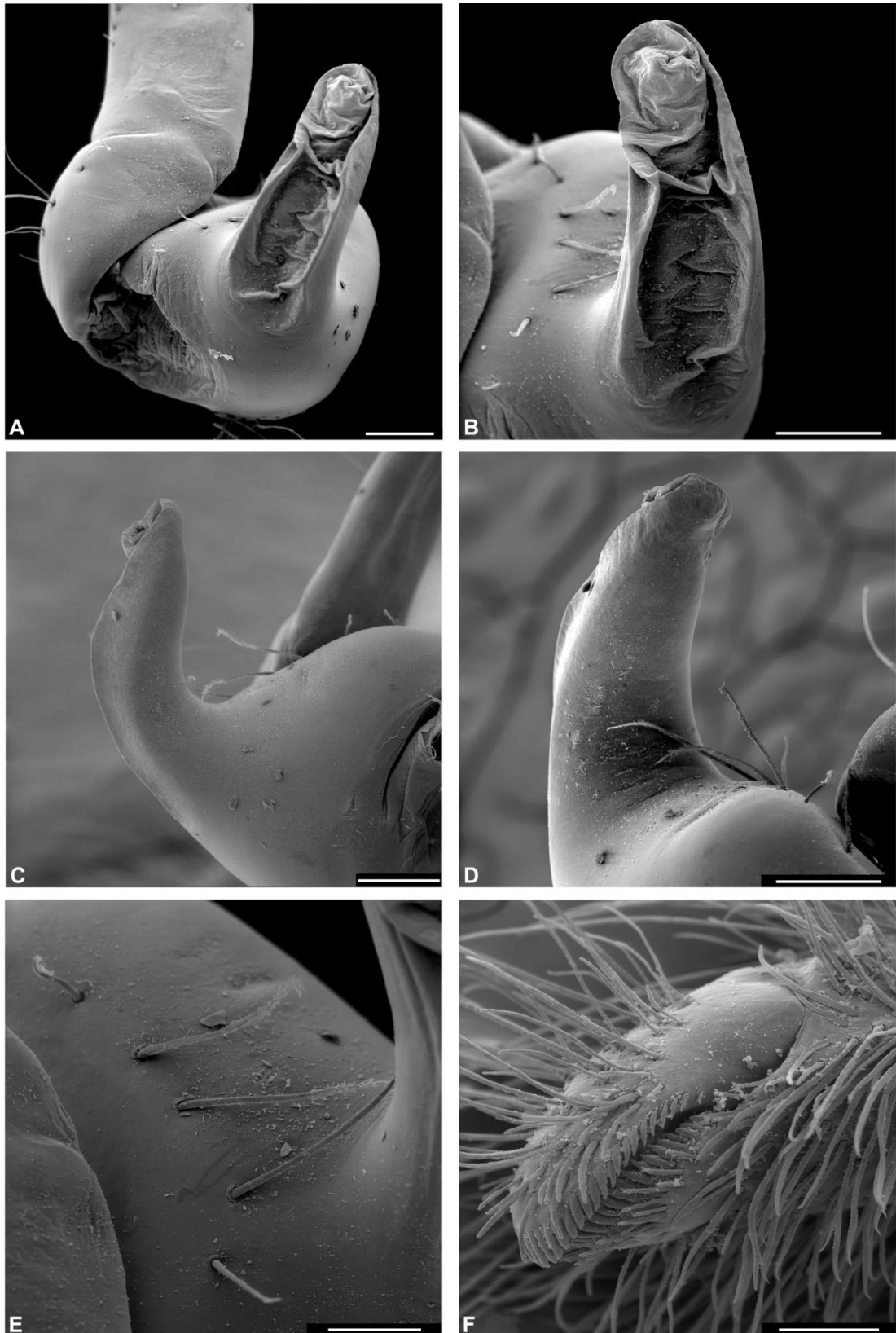


Figura 12. P5 de macho de *Aegla lancinhas*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cinco cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A–D = 200 μm ; E, F = 100 μm .

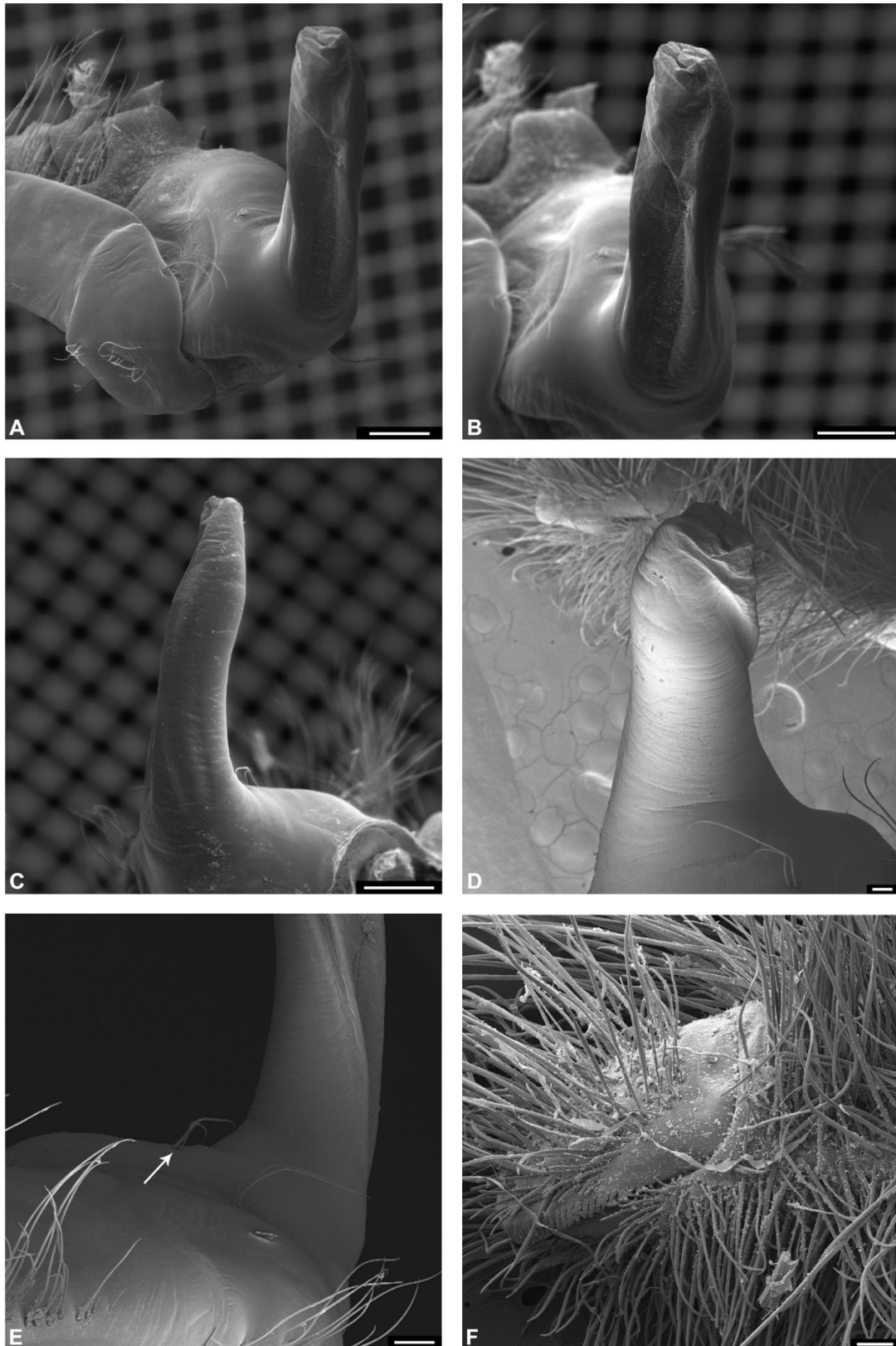


Figura 13. P5 de macho de *Aegla lata*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Vista lateral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A–C = 500 μm ; D, F = 100 μm ; E = 200 μm . Seta na imagem “E” indica presença de duas cerdas.

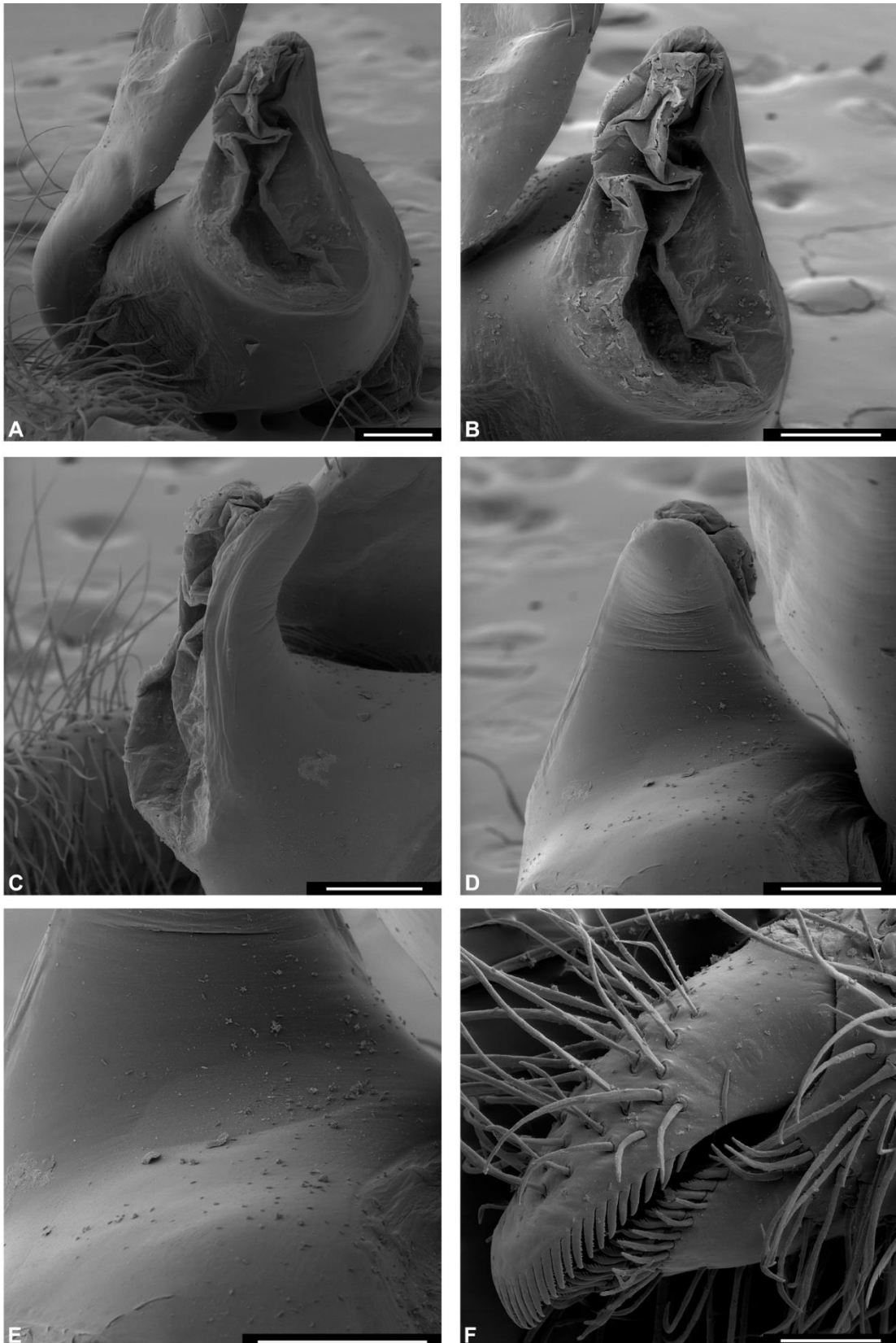


Figura 14. P5 de macho de *Aegla leptochela*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da queela diminuta. Barras: A – E = 200 μm ; F = 100 μm .

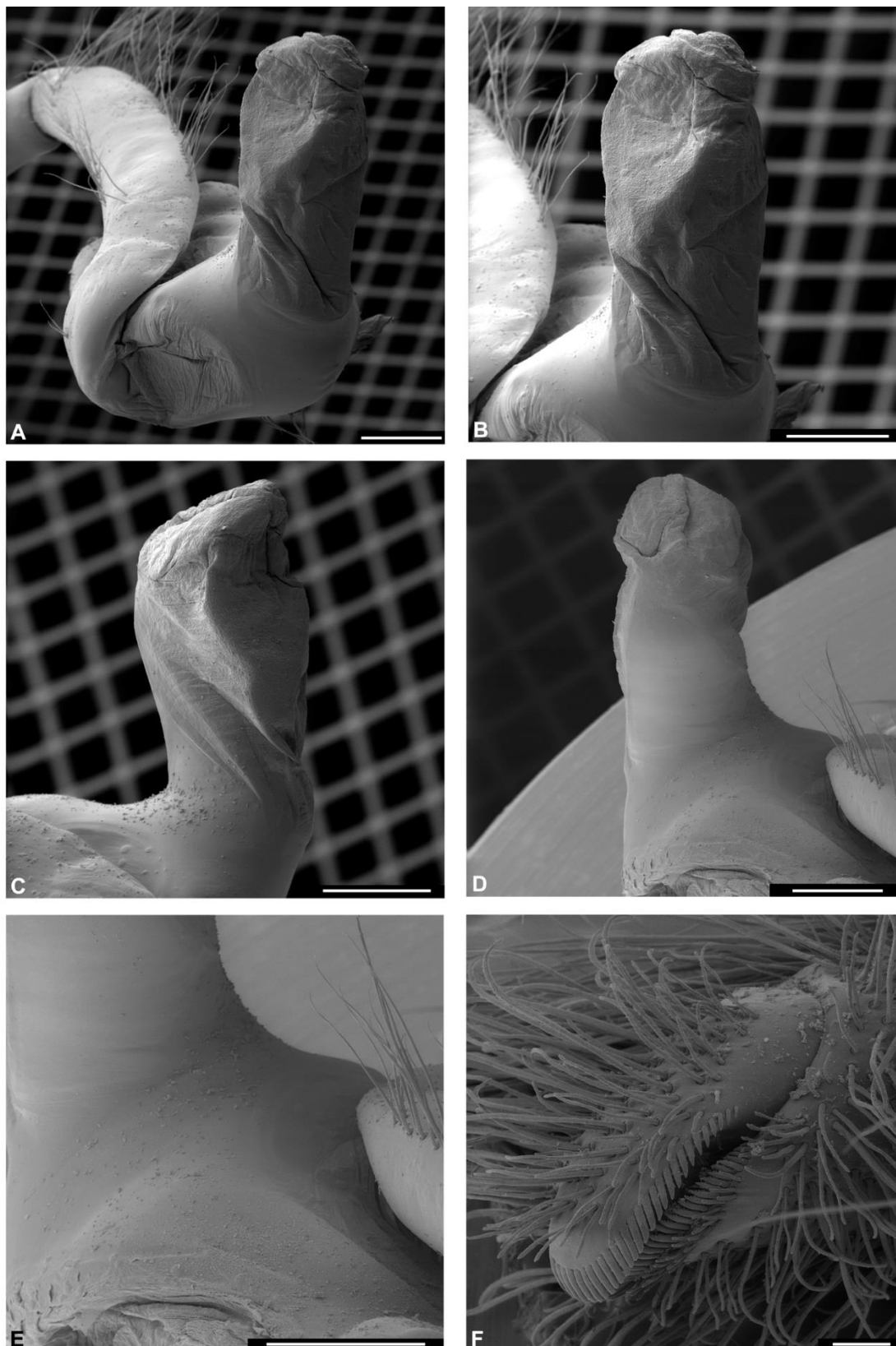


Figura 15. P5 de macho de *Aegla leptodactyla*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da queia diminuta. Barras: A–E = 500 μm ; F = 100 μm .

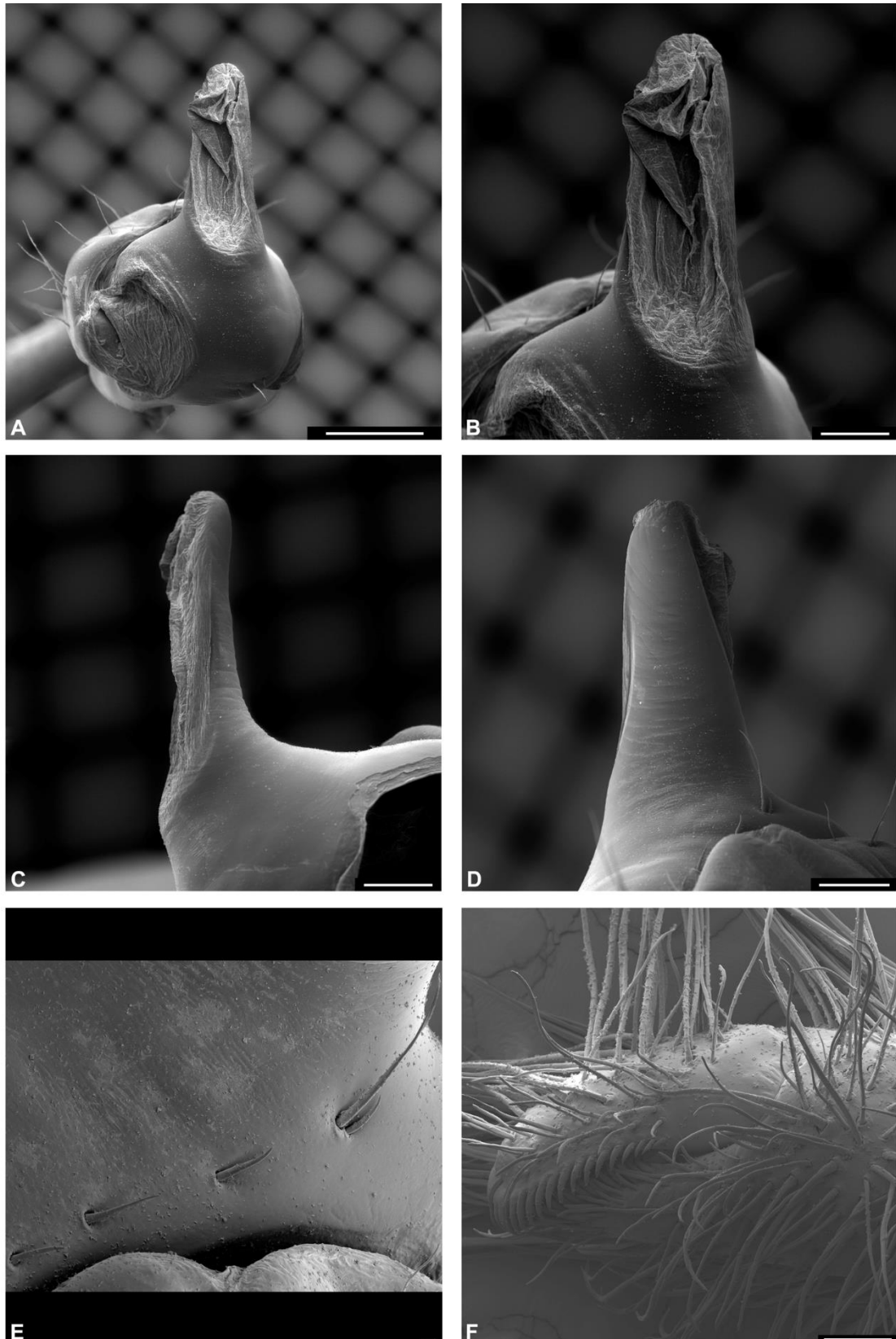


Figura 16. P5 de macho de *Aegla marginata* s. str.. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da queila diminuta. Barras: A = 500 μm ; B–D = 200 μm ; E = 20 μm ; F = 100 μm .

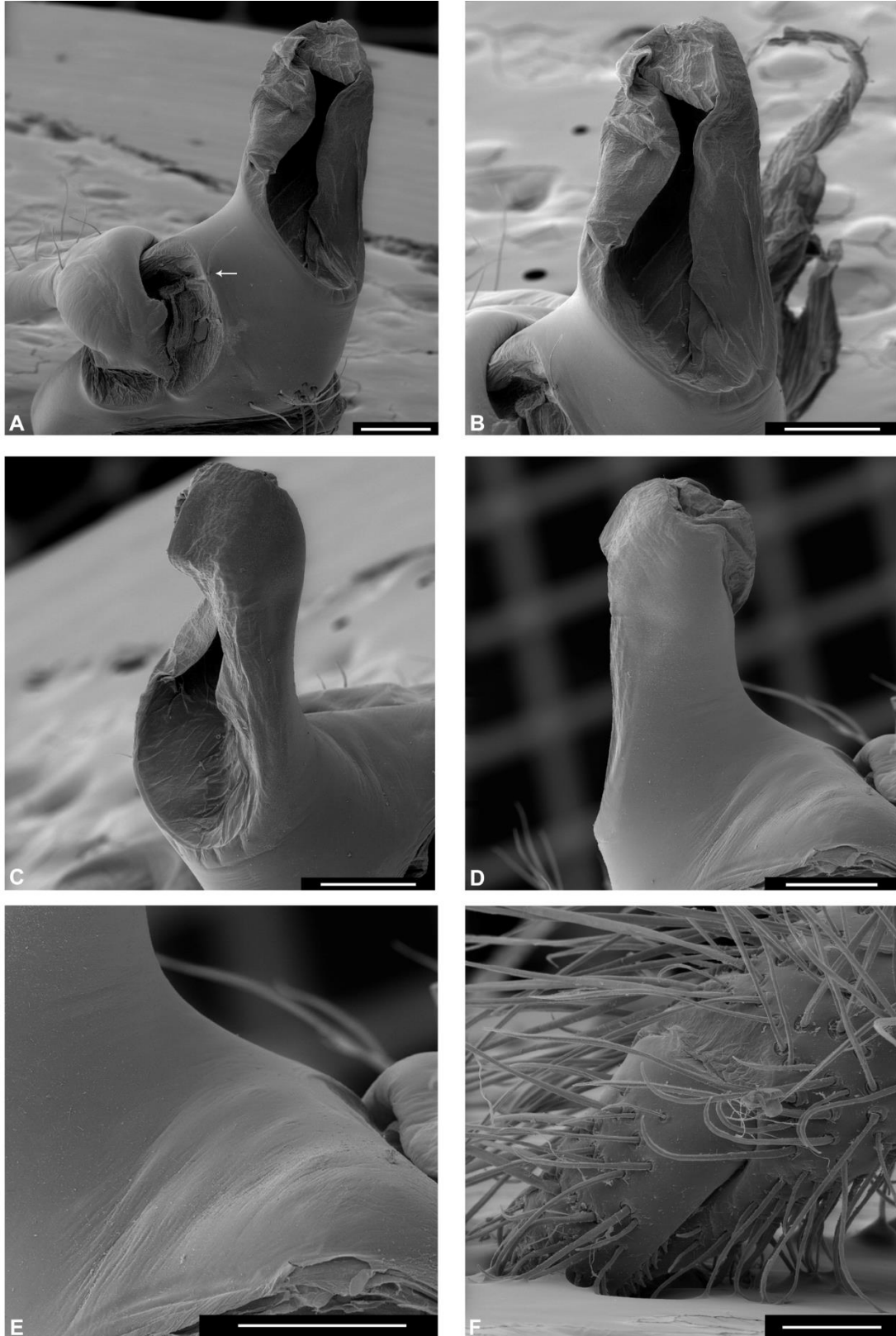


Figura 17. P5 de macho de *Aegla microphthalmalma*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral parcial da quela diminuta. Barras: A–E = 200 μm ; F = 100 μm . Seta na imagem “A” indica presença de uma cerda próximo à articulação com a base.

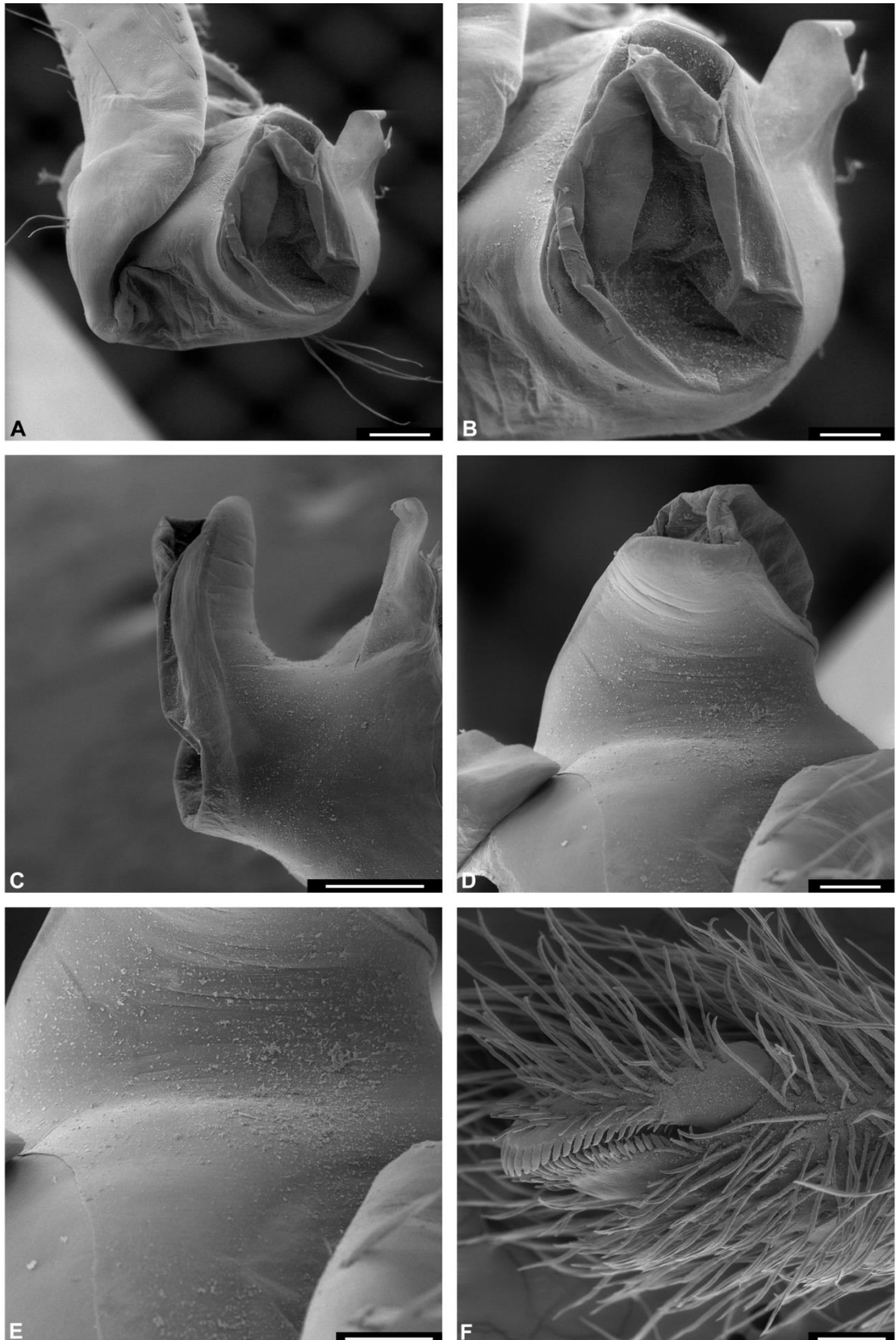


Figura 18. P5 de macho de *Aegla muelleri*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A, C = 200 μ m; B, D–F = 100 μ m.

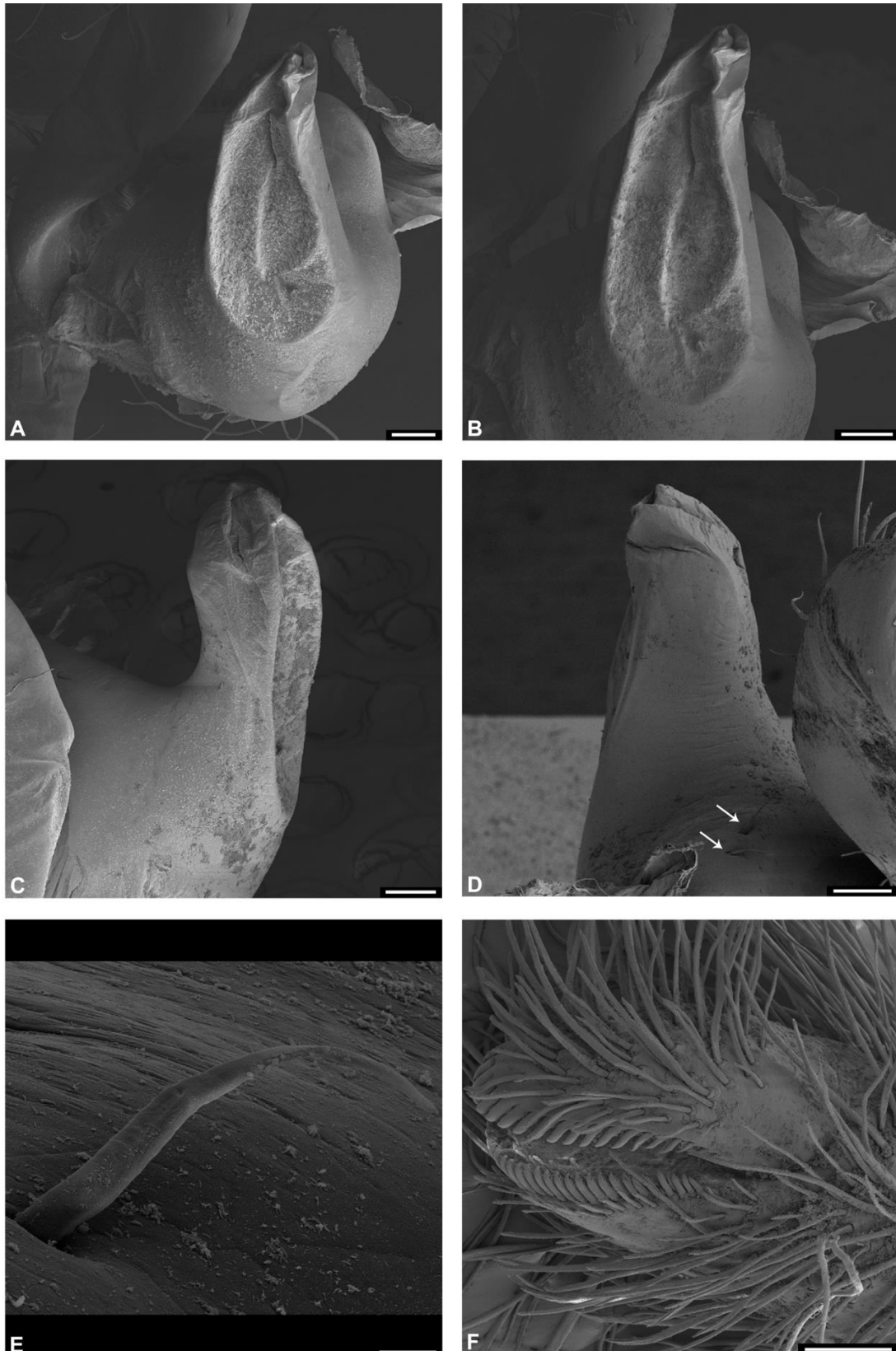


Figura 19. P5 de macho de *Aegla neuquensis*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Detalhe de cerda presente na superfície ventral da coxa. F) Vista lateral da quebra diminuta. Barras: A–D, F = 100 μm ; E = 10 μm . Setas na imagem “D” apontam duas cerdas na superfície ventral da coxa.

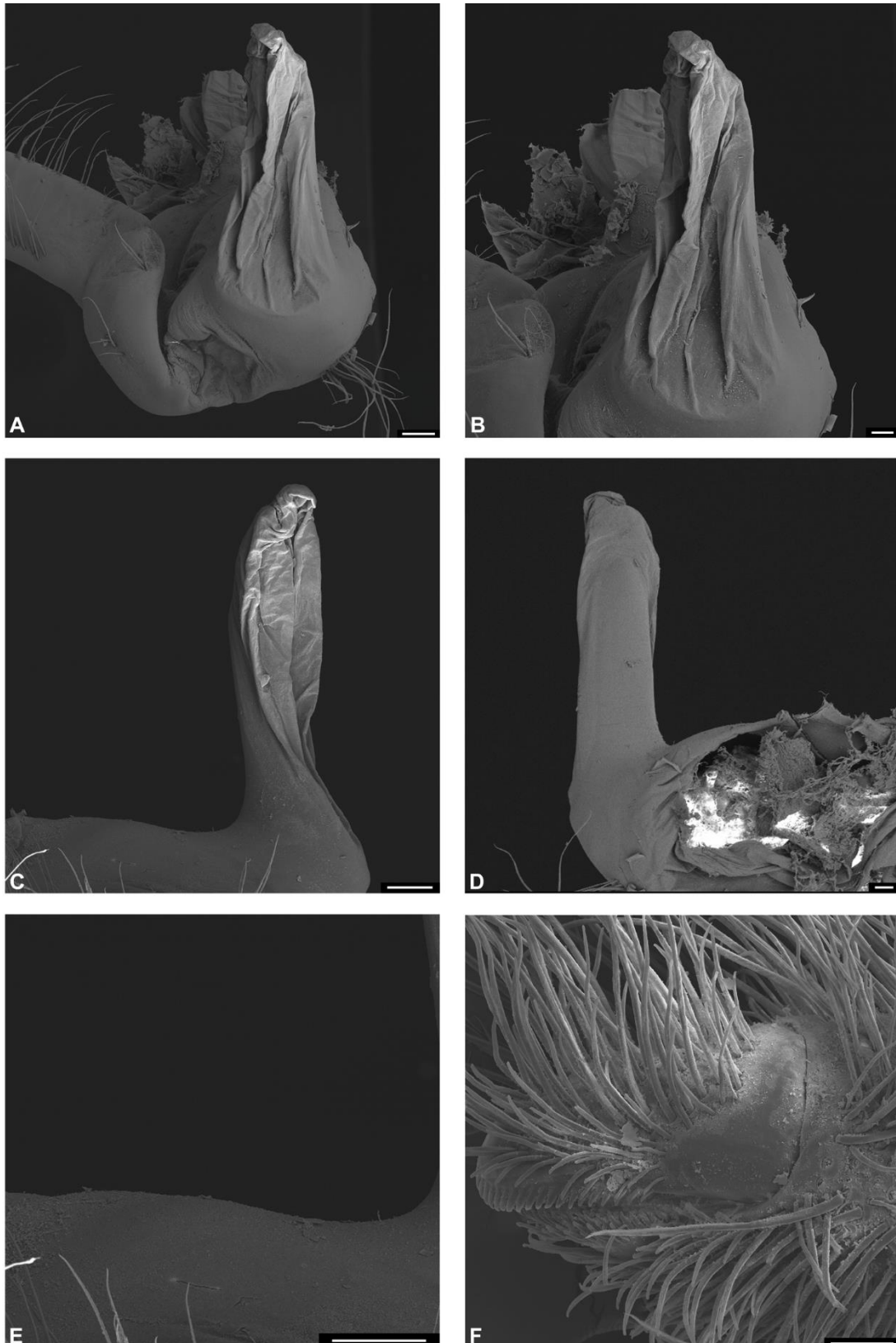


Figura 20. P5 de macho de *Aegla oblata*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Vista lateral da superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista látero-dorsal da quebra diminuta. Barras: A, C, E = 200 μm ; B, D, F = 100 μm .

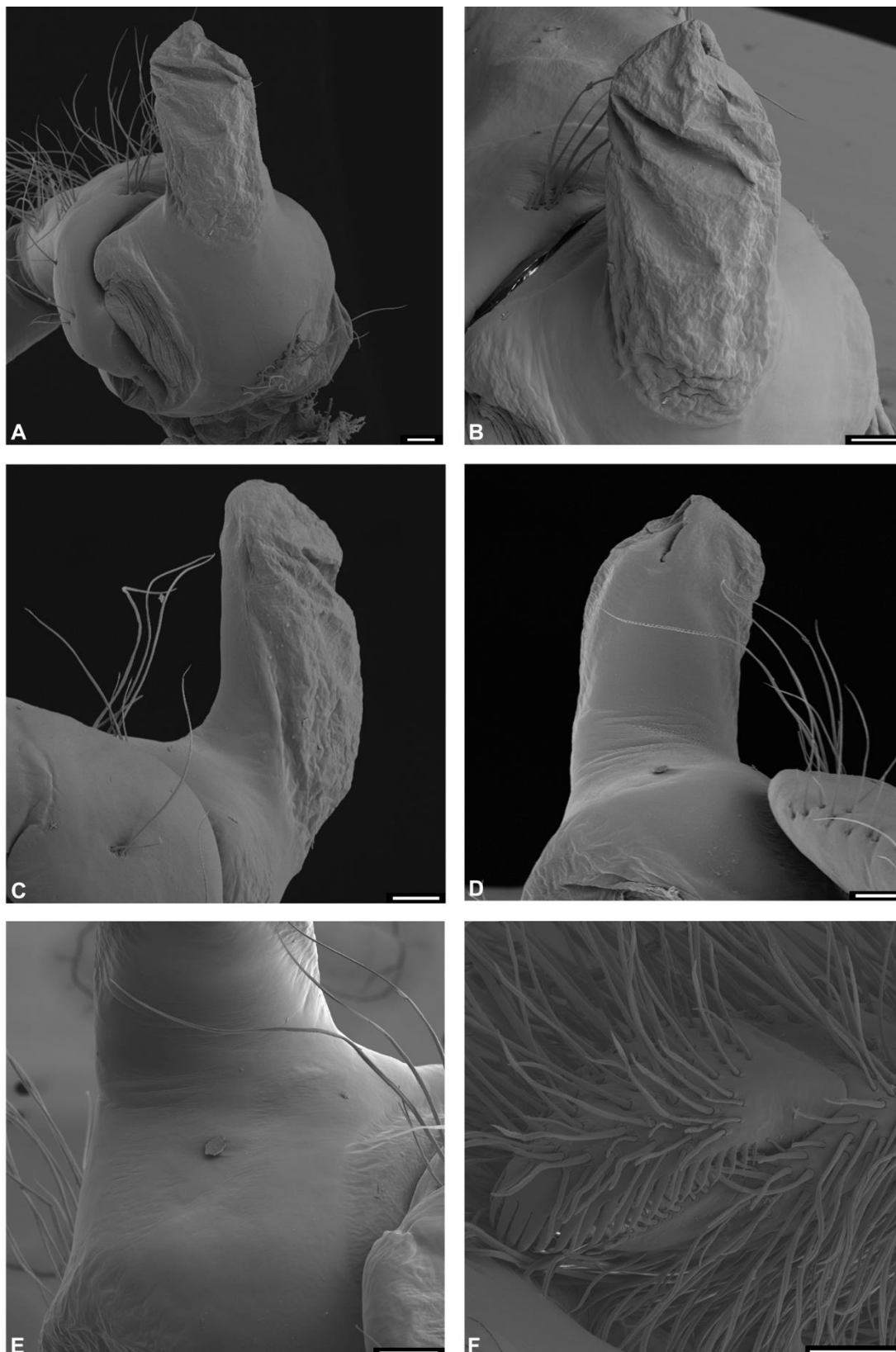


Figura 21. P5 de macho de *Aegla odebrechtii*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista látero-dorsal da queela diminuta. Barras: A – F = 100 μ m.

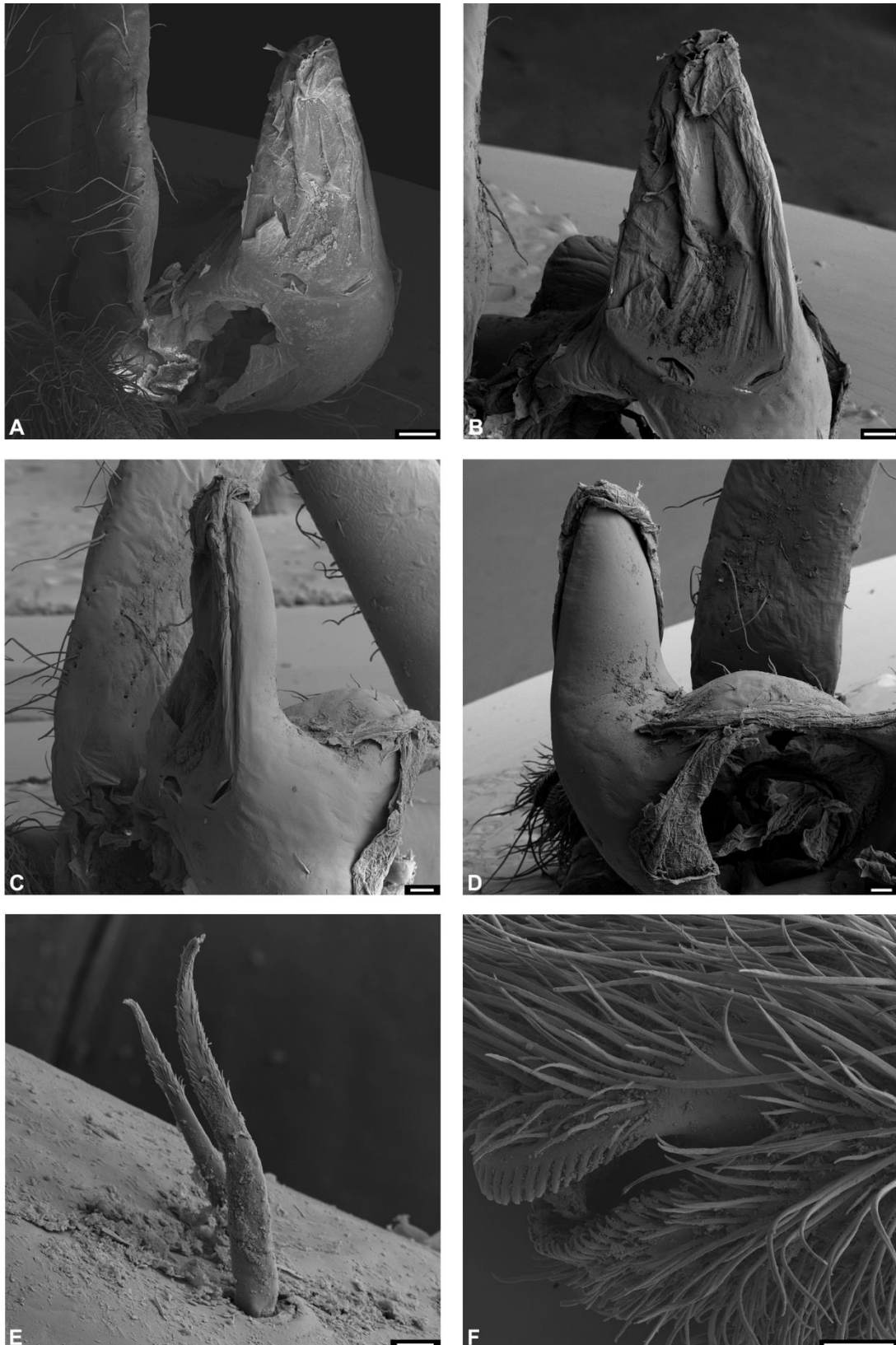


Figura 22. P5 de macho de *Aegla papudo*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Detalhe de duas cerdas presentes na superfície ventral da coxa. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A = 200 μm ; B–D, F = 100 μm ; E = 10 μm .

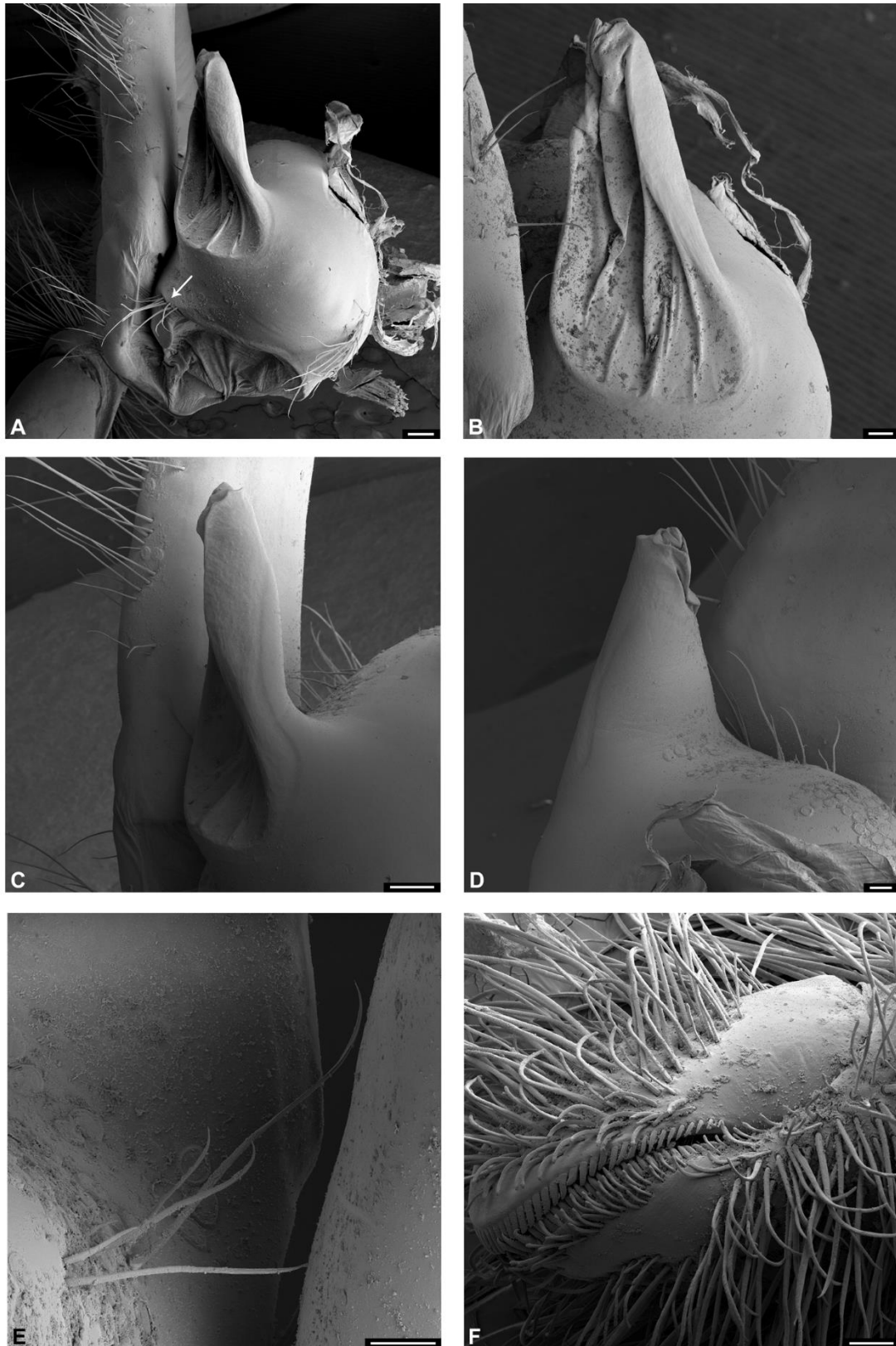


Figura 23. P5 de macho de *Aegla parana*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da queia diminuta. Barras: A, C = 200 μm ; B, D–F = 100 μm . Seta na imagem “A” mostra conjunto de cerdas.

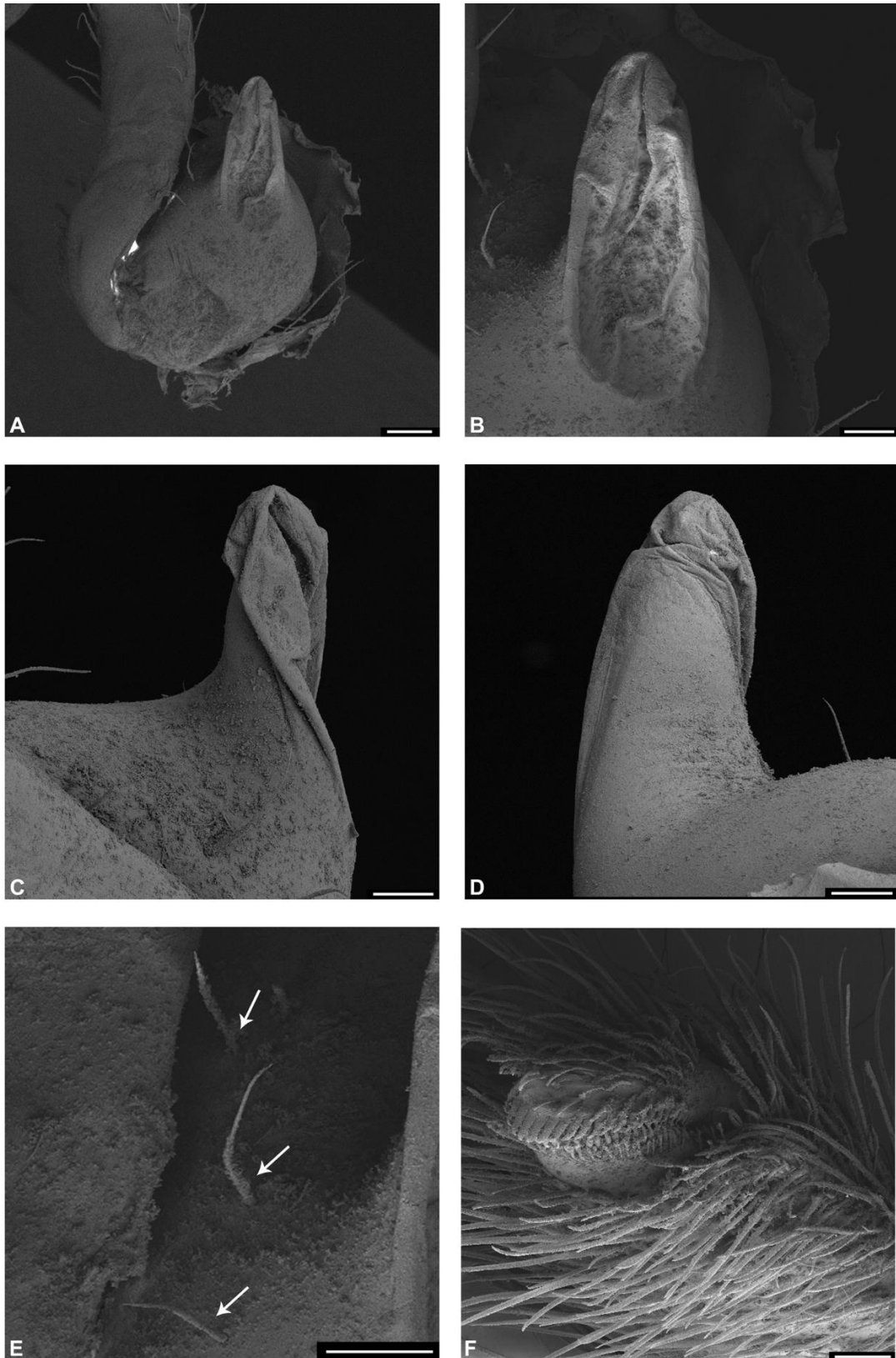


Figura 24. P5 de macho de *Aegla parva*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A = 200 μm ; B–F = 100 μm . Setas na imagem “E” apontam cerdas.

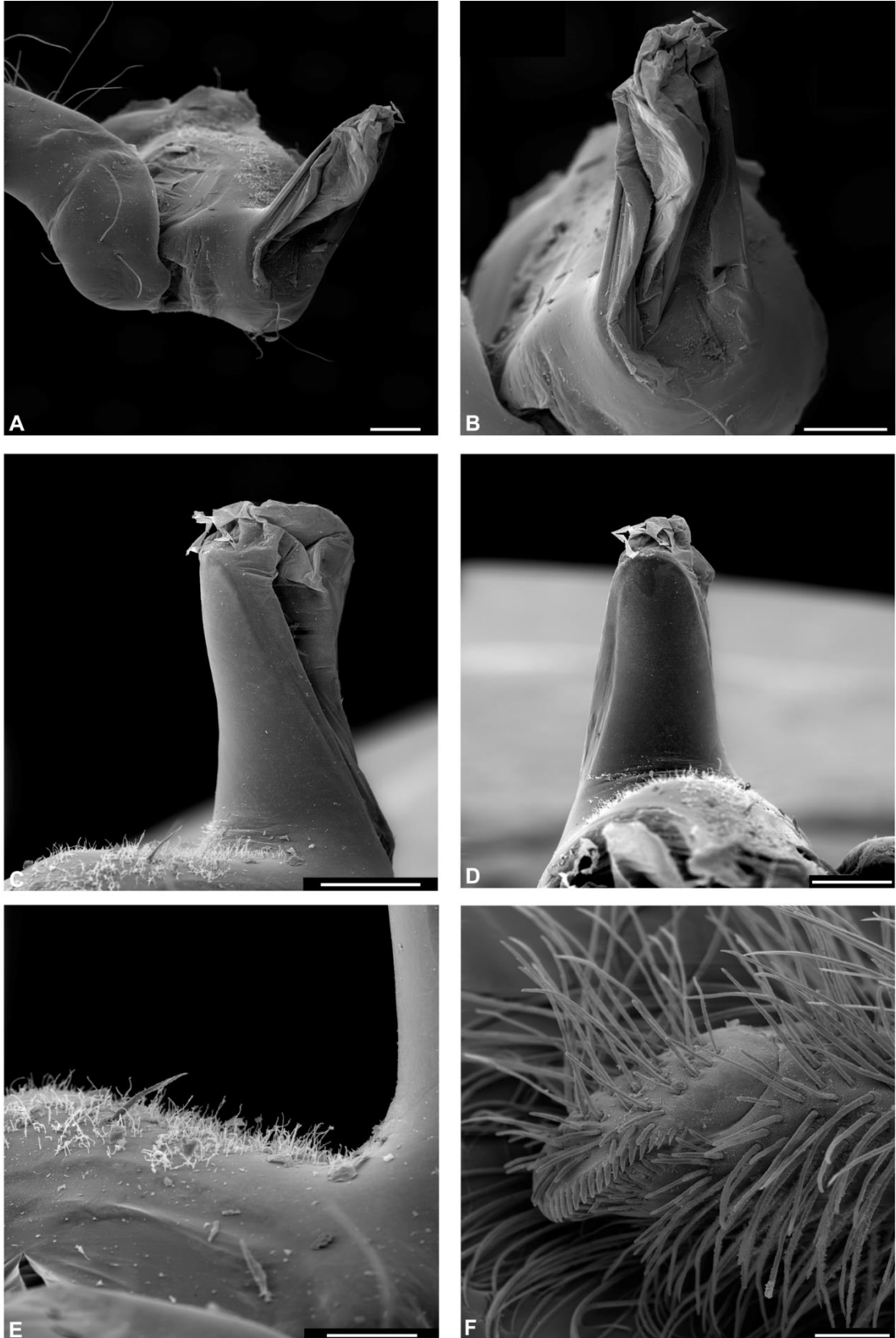


Figura 25. P5 de macho de *Aegla paulensis* s. str. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A–D = 200 μ m; E, F = 100 μ m.

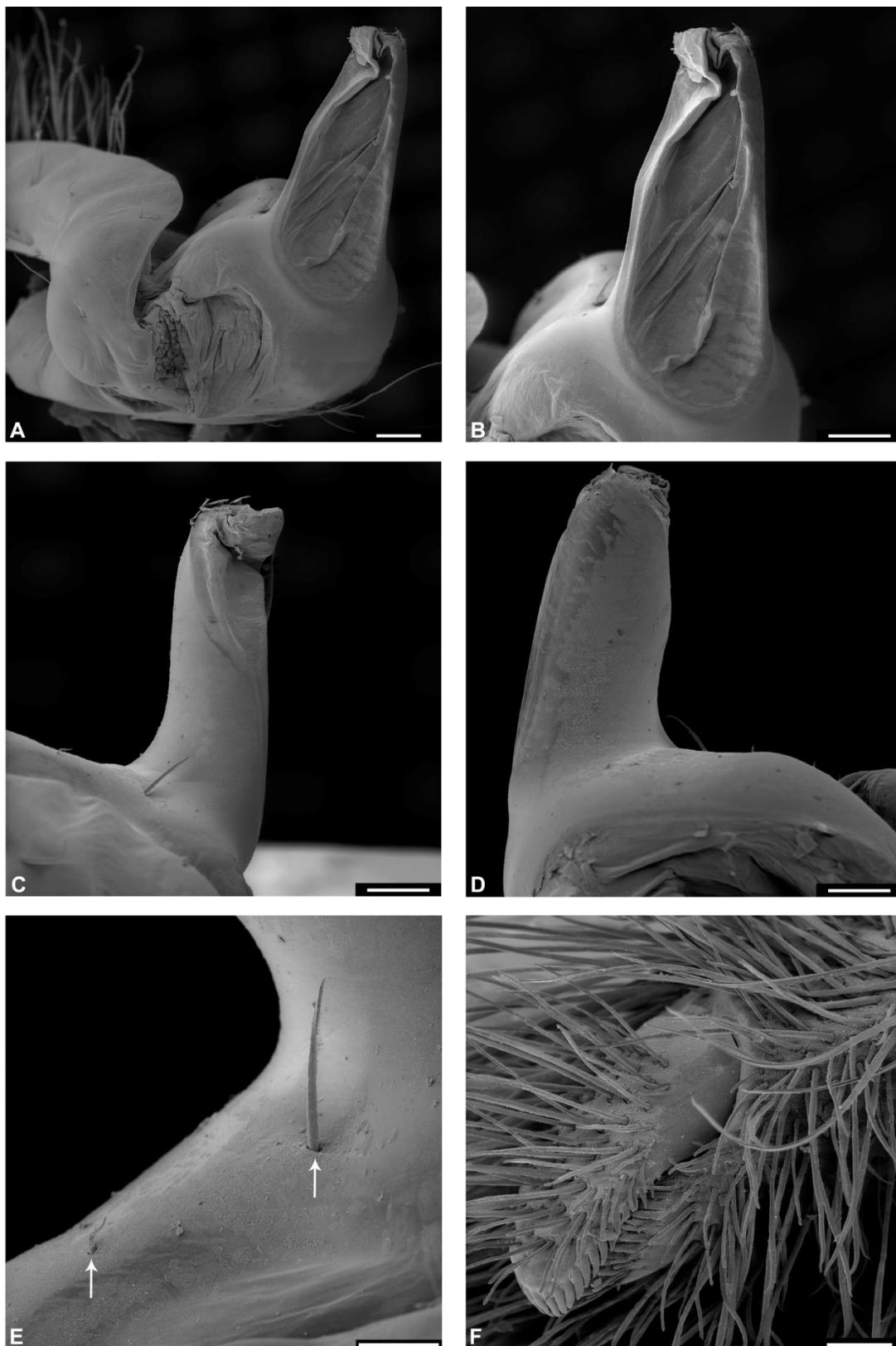


Figura 26. P5 de macho de *Aegla perobae*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com duas cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A–D = 200 μm ; E, F = 100 μm . Setas na imagem “E” indicam a presença de cerdas.

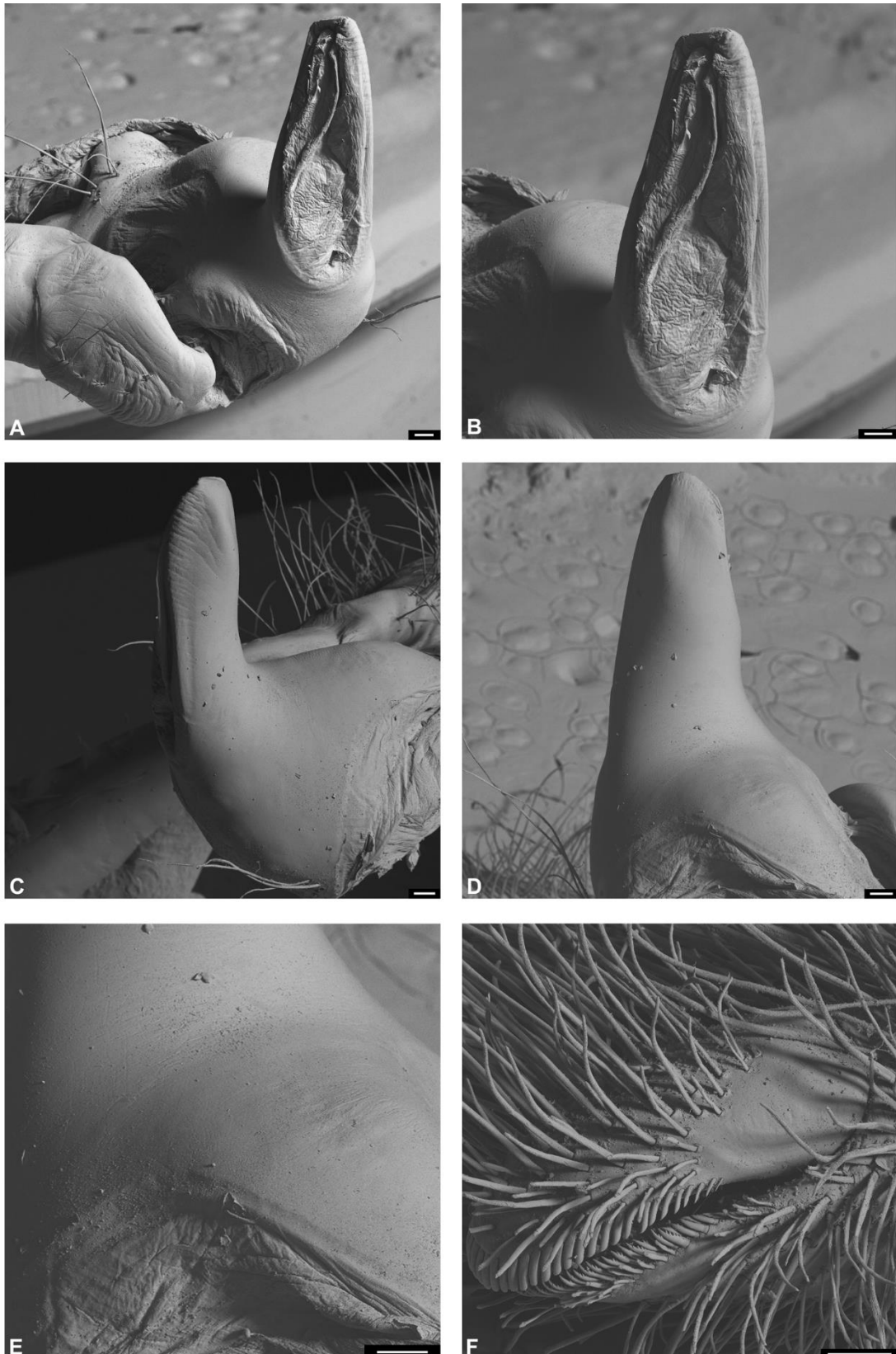


Figura 27. P5 de macho de *Aegla pomerana*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista látero-dorsal da queela diminuta. Barras: A–F = 100 μ m.

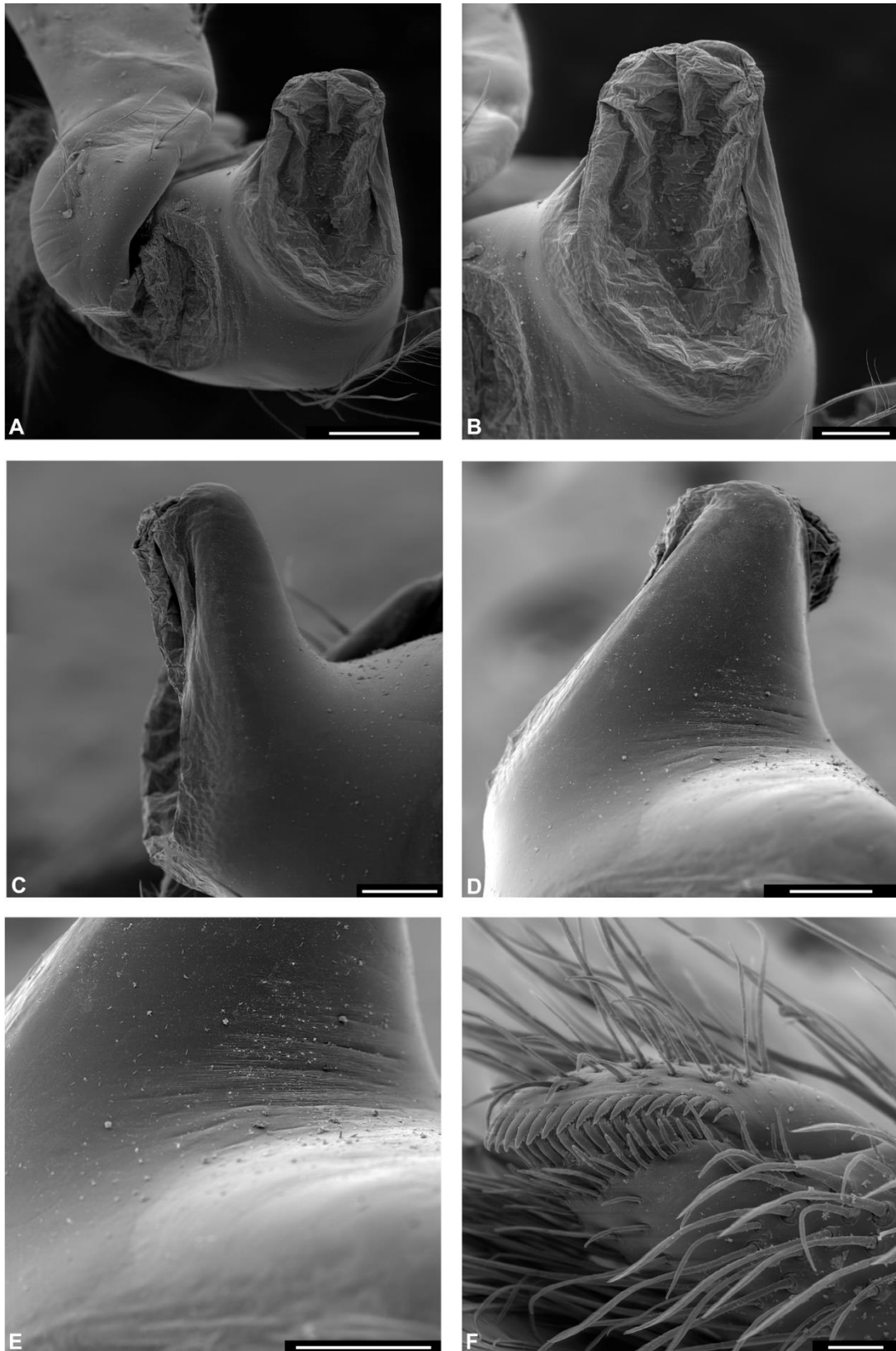


Figura 28. P5 de macho de *Aegla quilombola* n. sp., em preparação. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da queela diminuta. Barras: A = 200 μ m; B–E = 100 μ m; F = 50 μ m.

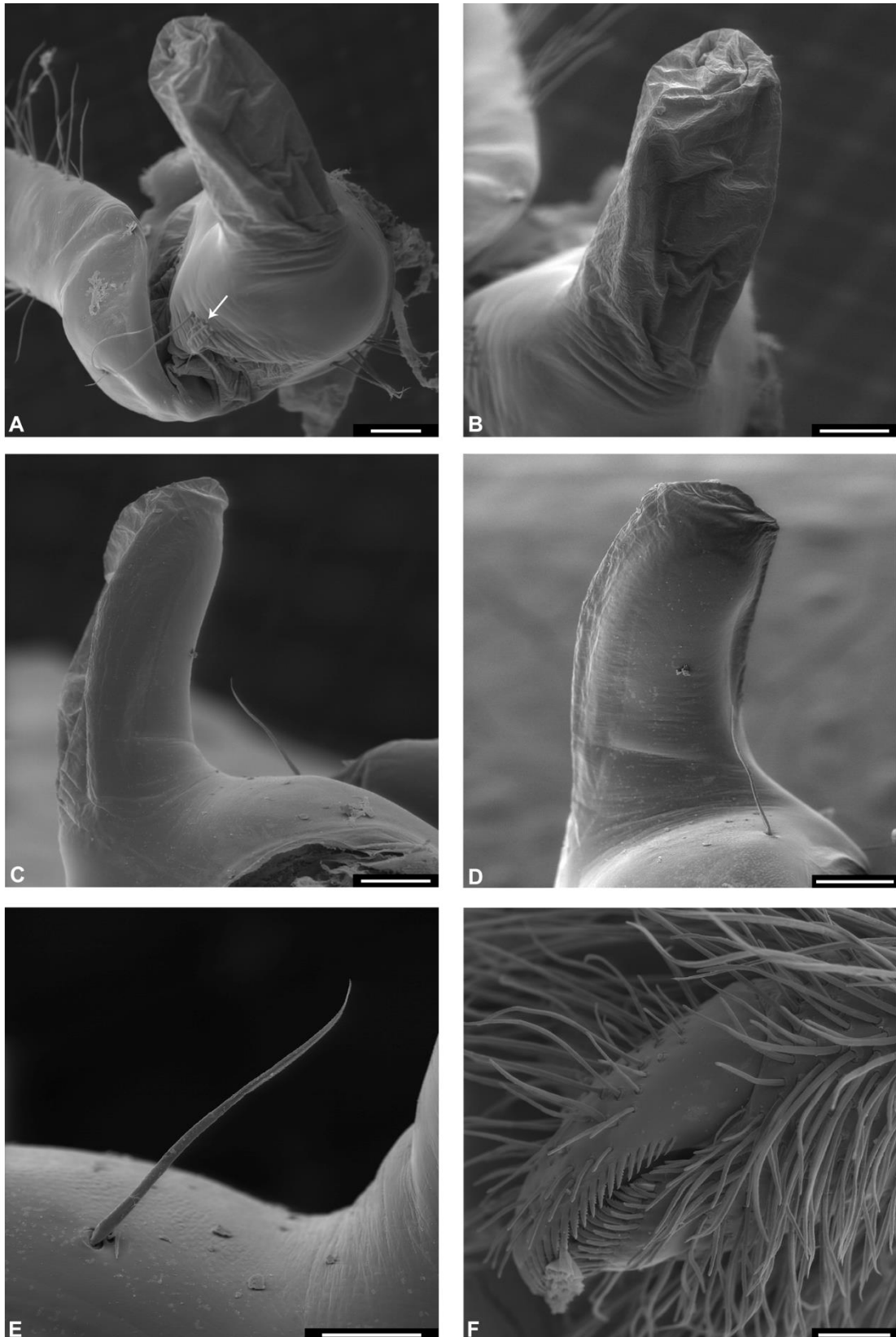


Figura 29. P5 de macho de *Aegla rosanae* revalidada, submetido. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerda. F) Vista lateral da queila diminuta. Barras: A–D = 200 μm ; E, F = 100 μm . Seta na imagem “A” aponta conjunto de cerdas.

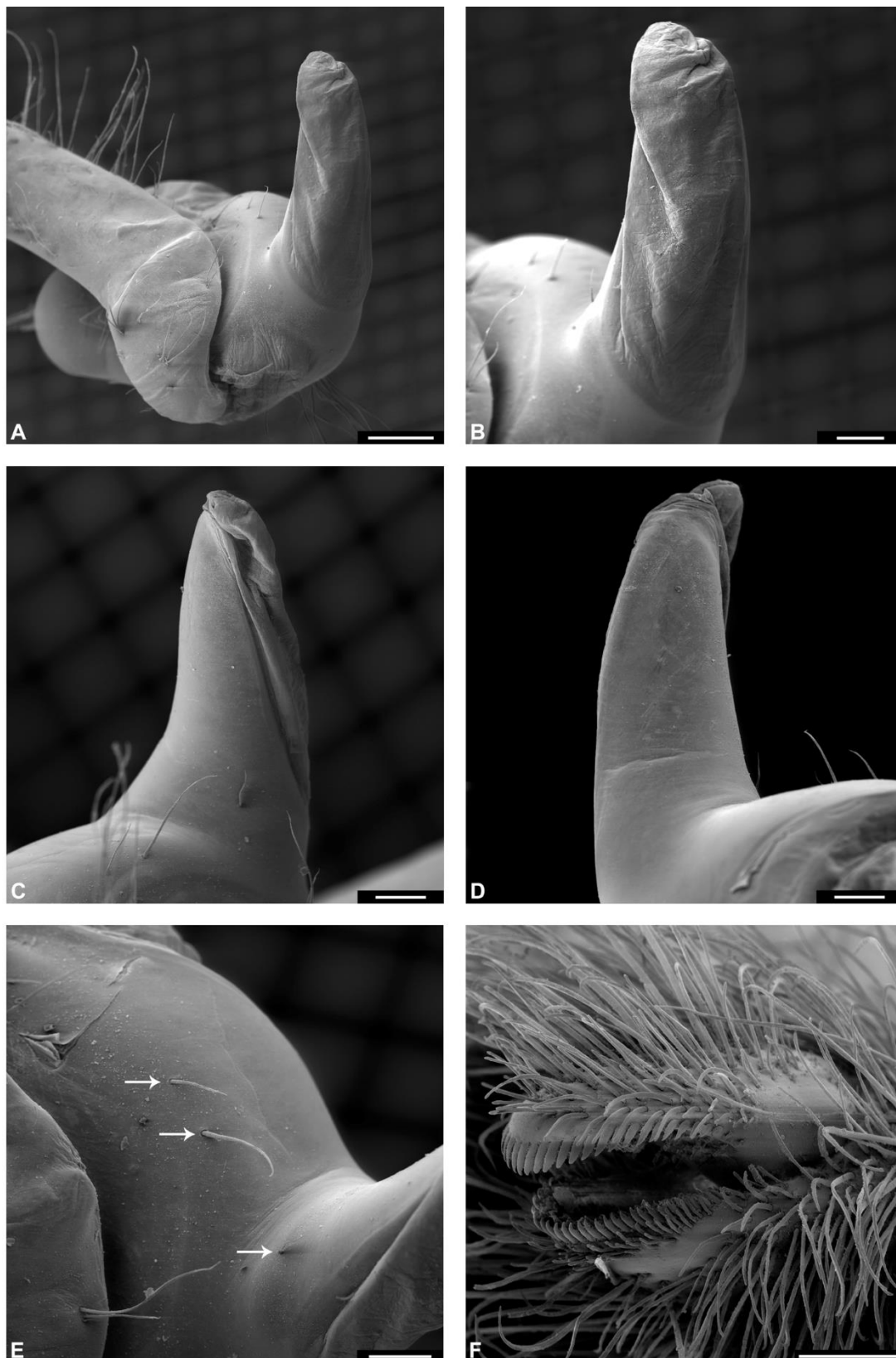


Figura 30. P5 de macho de *Aegla schmitti*. A) Vista látero-dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da queia diminuta. Barras: A = 500 μm ; B–F = 200 μm . Setas na imagem “E” indicam presença de três cerdas.

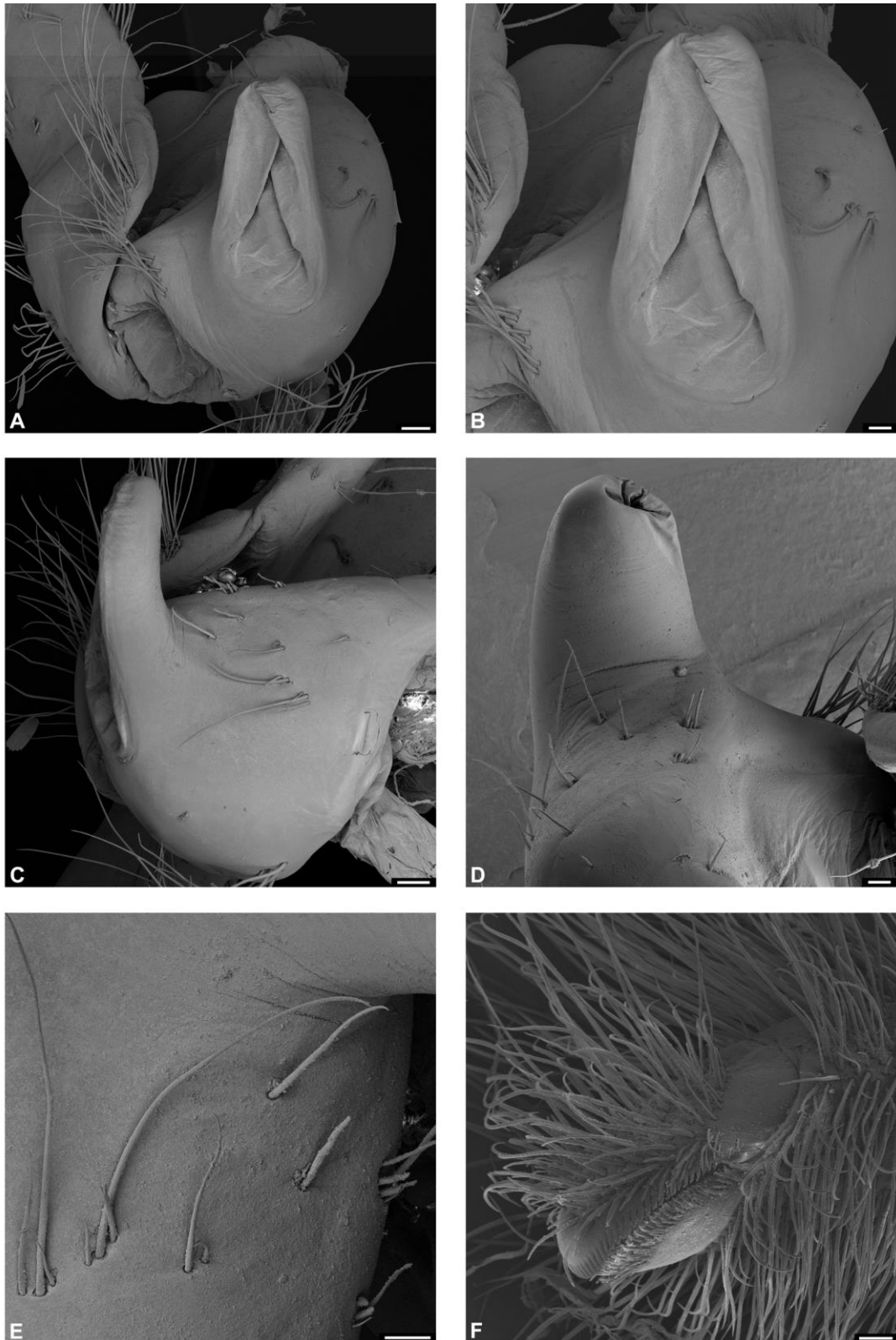


Figura 31. P5 de macho de *Aegla singularis*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A, C = 200 μm ; B, D, E, F = 100 μm . Setas nas imagens “A” e “B” apontam conjunto de cerdas.

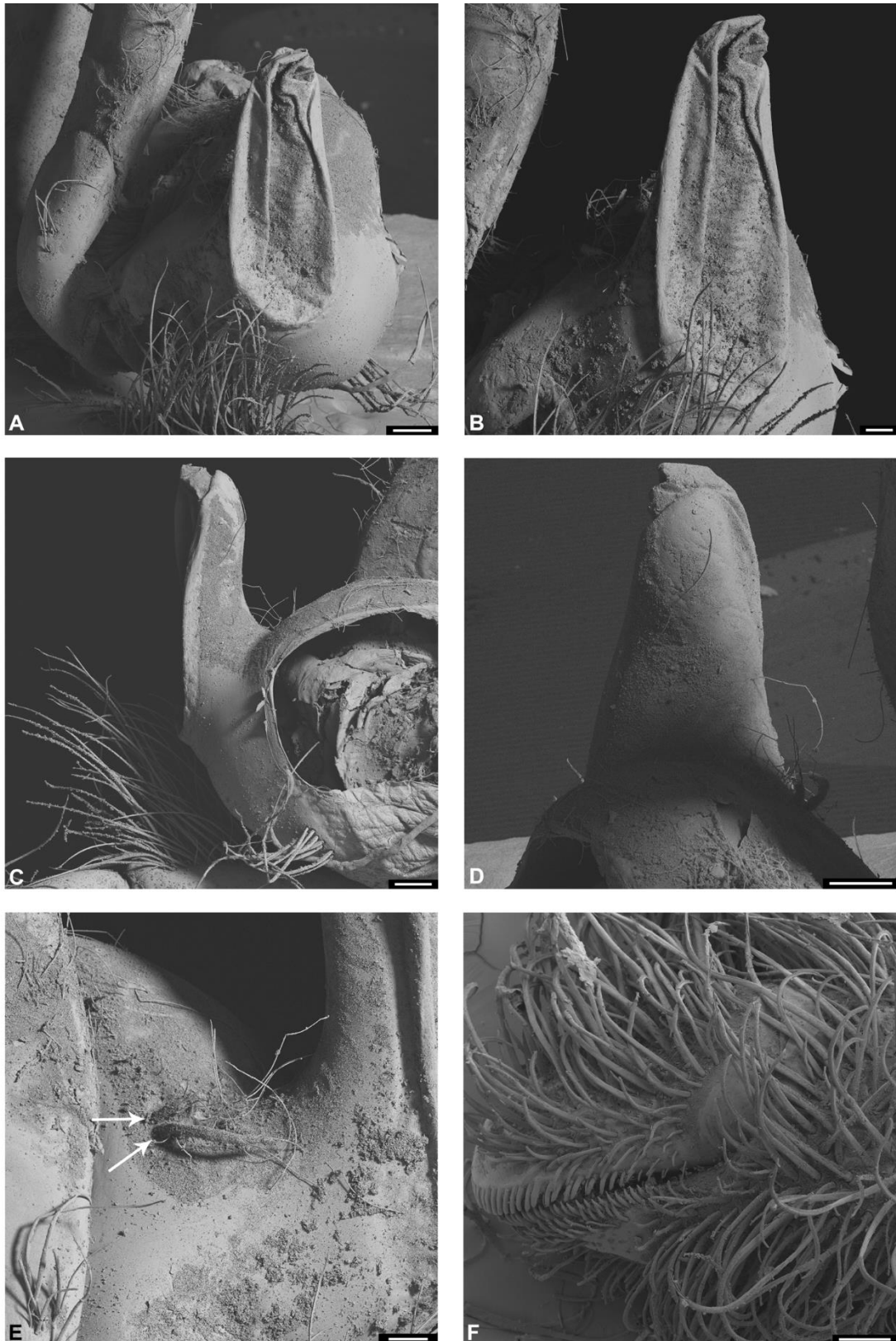


Figura 32. P5 de macho de *Aegla spinipalma*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista látero-dorsal da quela diminuta. Barras: A, C, D = 200 μm ; B, E, F = 100 μm . Setas na imagem “E” indicam presença de cerdas.

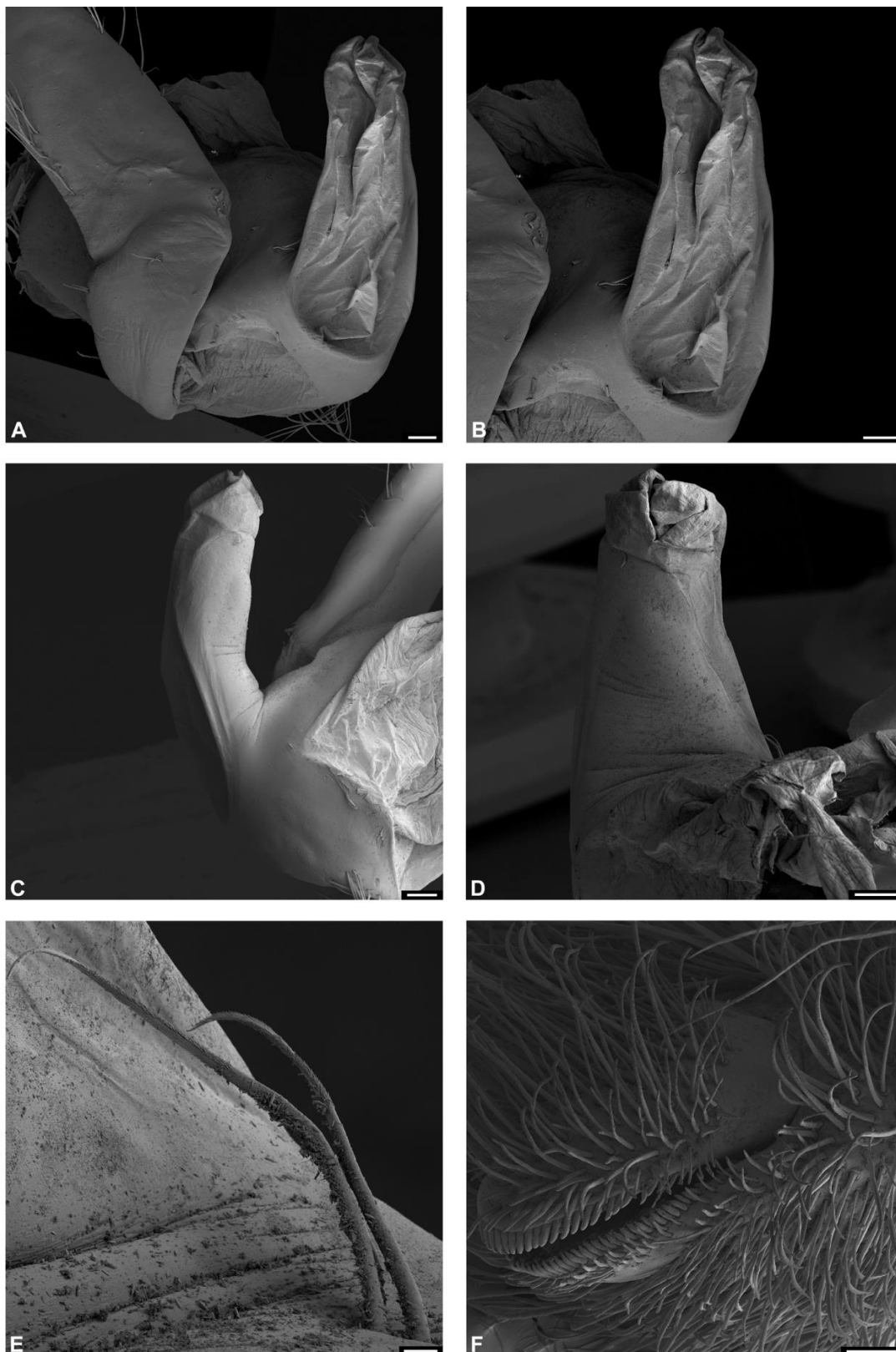


Figura 33. P5 de macho de *Aegla spinosa*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Detalhe de cerdas na superfície ventral da coxa. F) Vista látero-dorsal da quela diminuta. Barras: A–D = 200 μm ; E = 20 μm ; F = 100 μm .

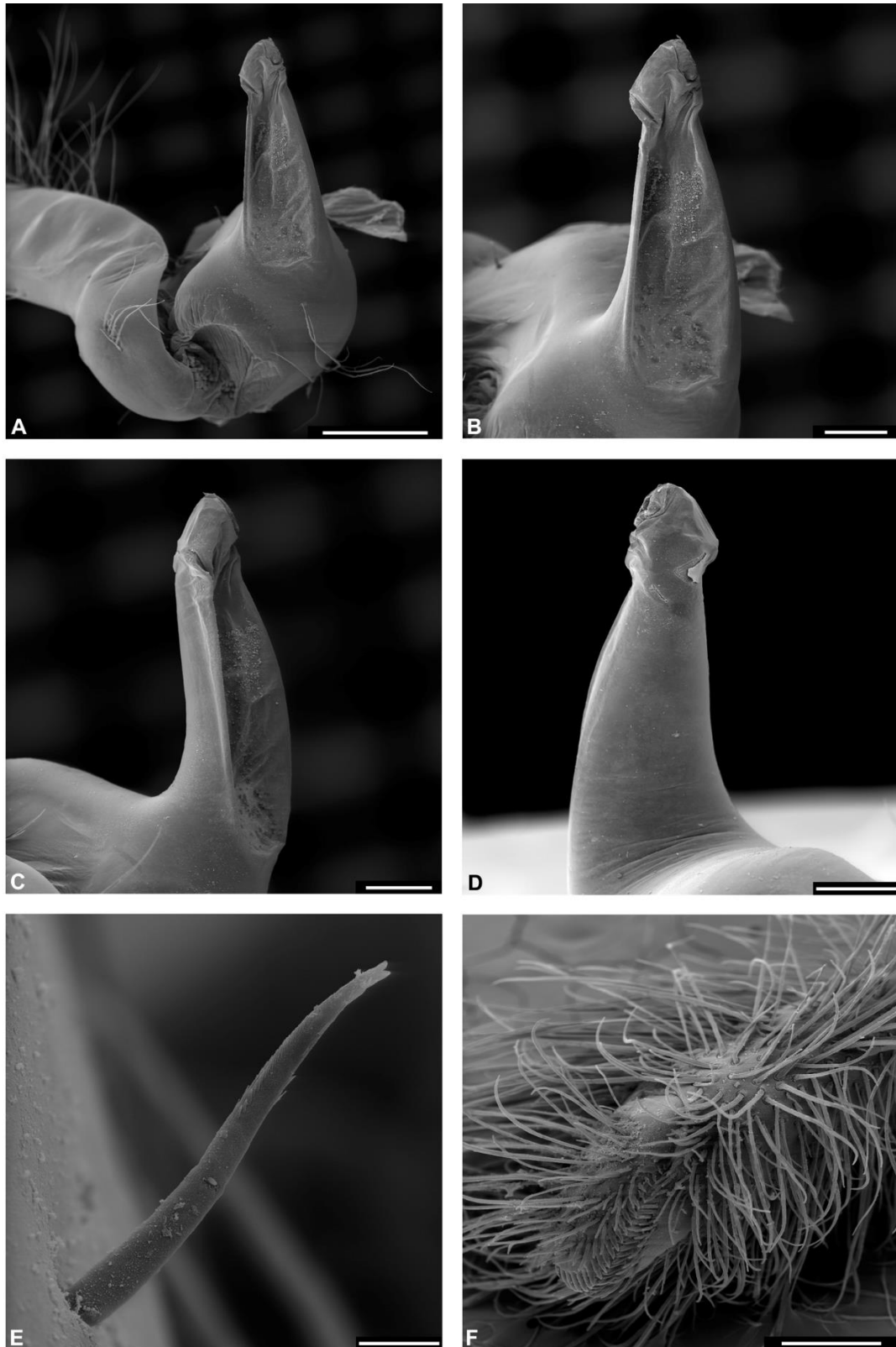


Figura 34. P5 de macho de *Aegla strinatii*. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Detalhe de cerda na superfície ventral da coxa. F) Vista látero-dorsal da quela diminuta. Barras: A = 500 μm ; B–D, F = 200 μm ; E = 20 μm .

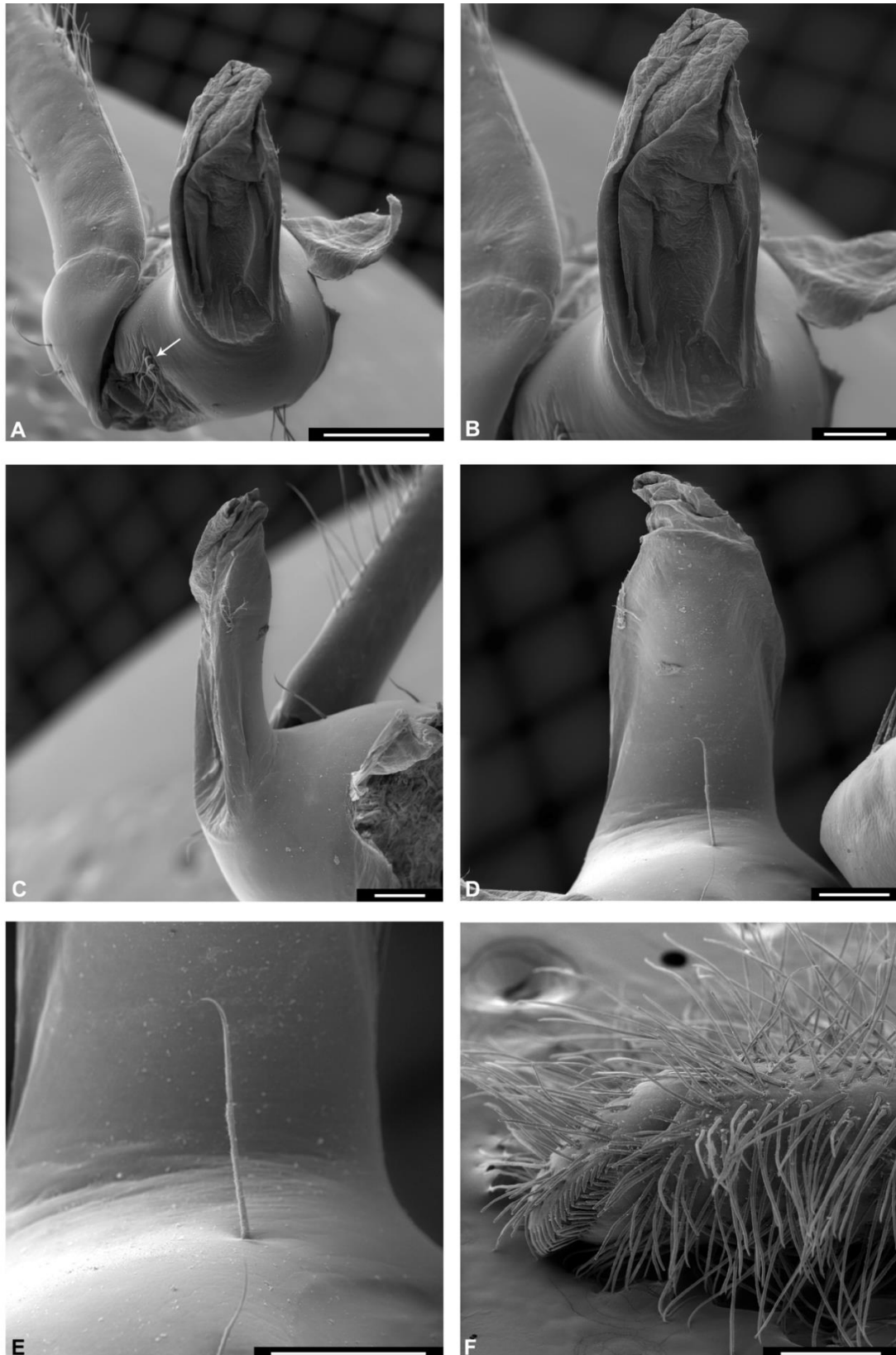


Figura 35. P5 de macho de *Aegla vanini* n. sp., submetido. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Detalhe de cerda na superfície ventral da coxa. F) Vista lateral da quela diminuta. Barras: A = 500 μ m; B–F = 200 μ m. Seta na imagem “A” indica conjunto de cerdas.

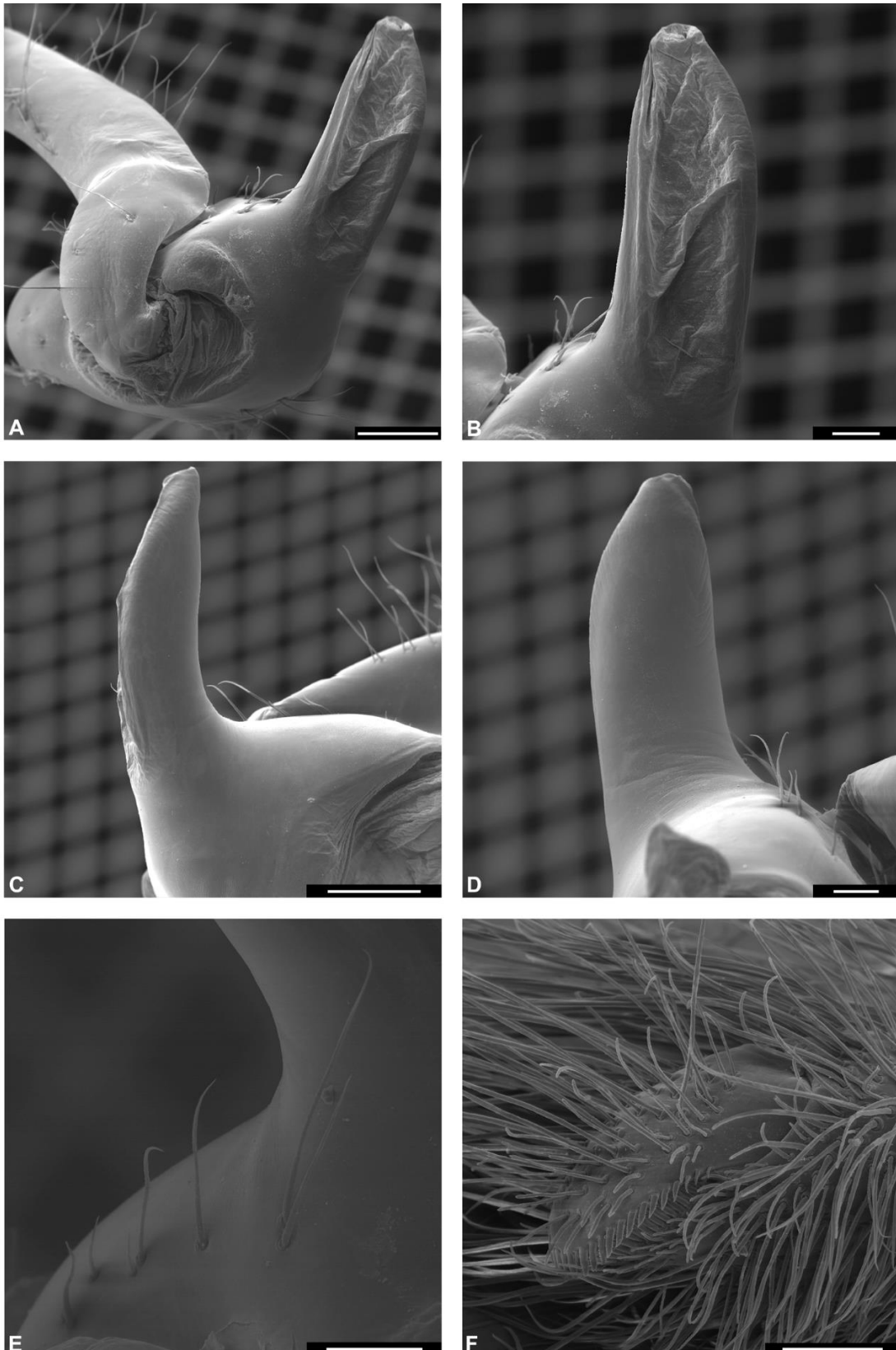


Figura 36. P5 de macho de *Aegla* sp. 1. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa com cerdas. F) Vista látero-dorsal da queela diminuta. Barras: A, C = 500 μ m; B, D – F = 200 μ m.

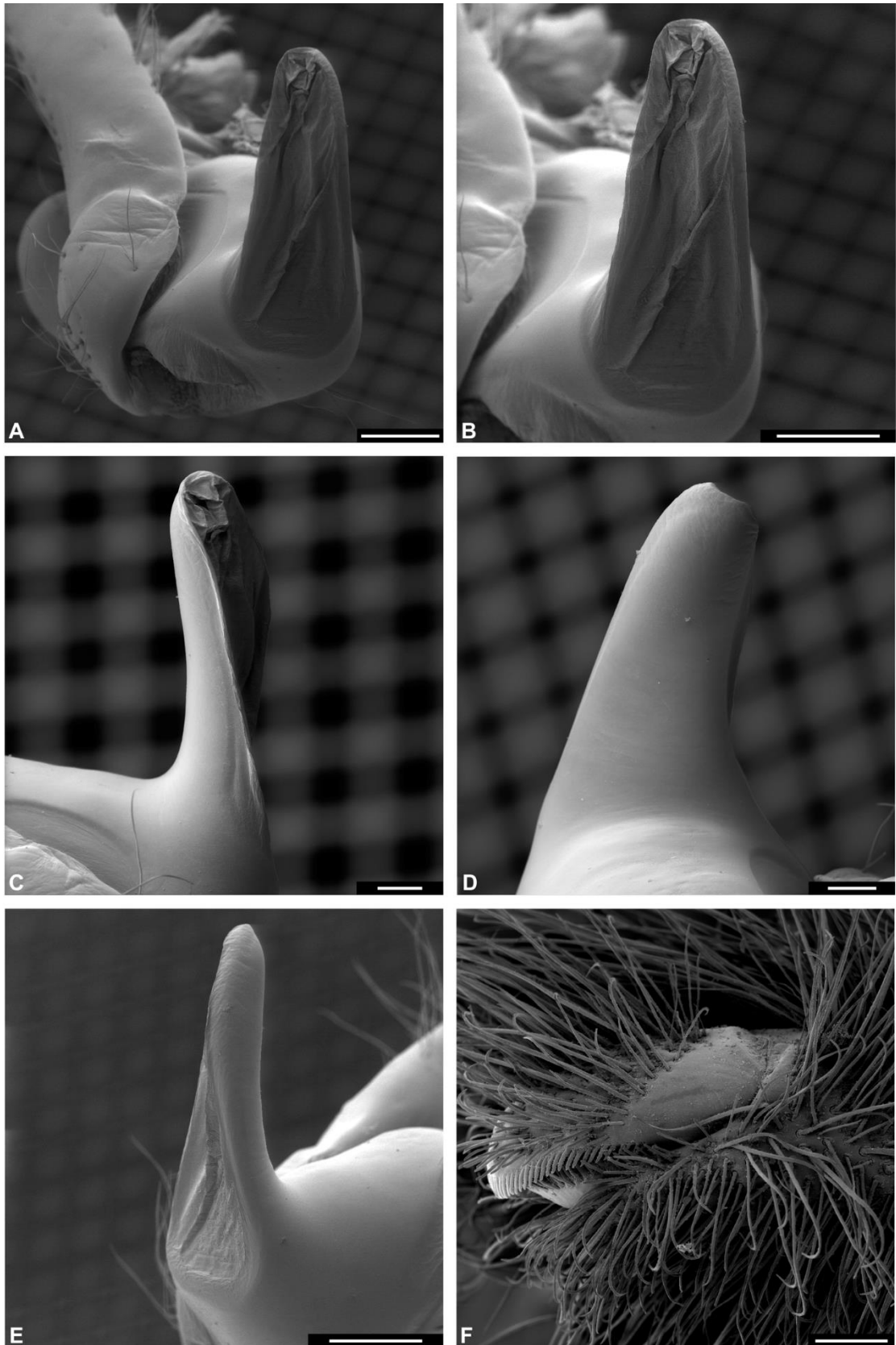


Figura 37. P5 de macho de *Aegla* sp. 2. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Vista látero-dorsal da coxa mostrando superfície sem cerdas. F) Vista lateral da queila diminuta. Barras: A, B, E = 500 μm ; C, D, F = 200 μm .

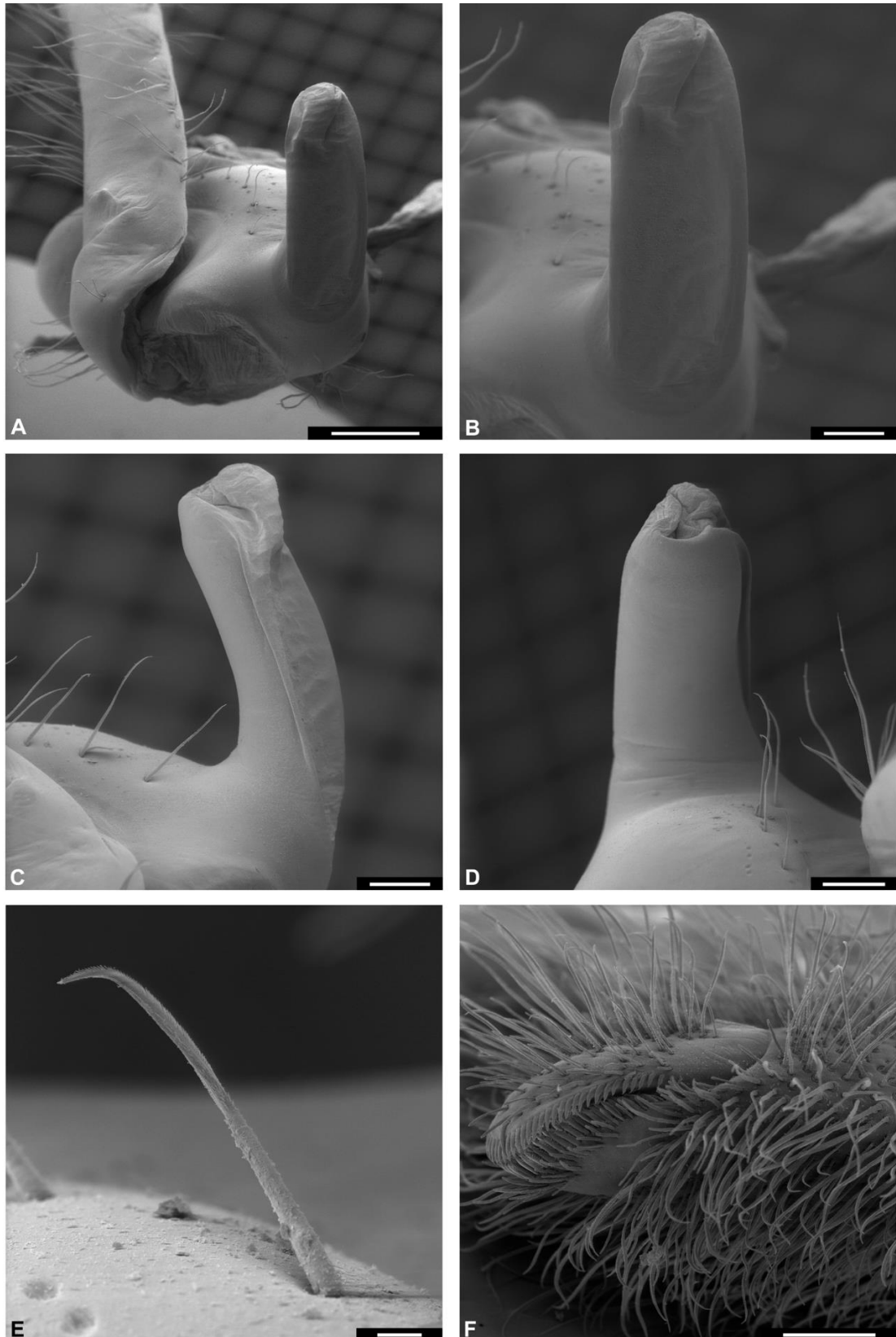


Figura 38. P5 de macho de *Aegla* sp. 3. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Detalhe de uma cerda presente na superfície ventral da coxa. F) Vista lateral da queela diminuta. Barras: A = 500 μ m; B–D, F = 200 μ m; E = 20 μ m.

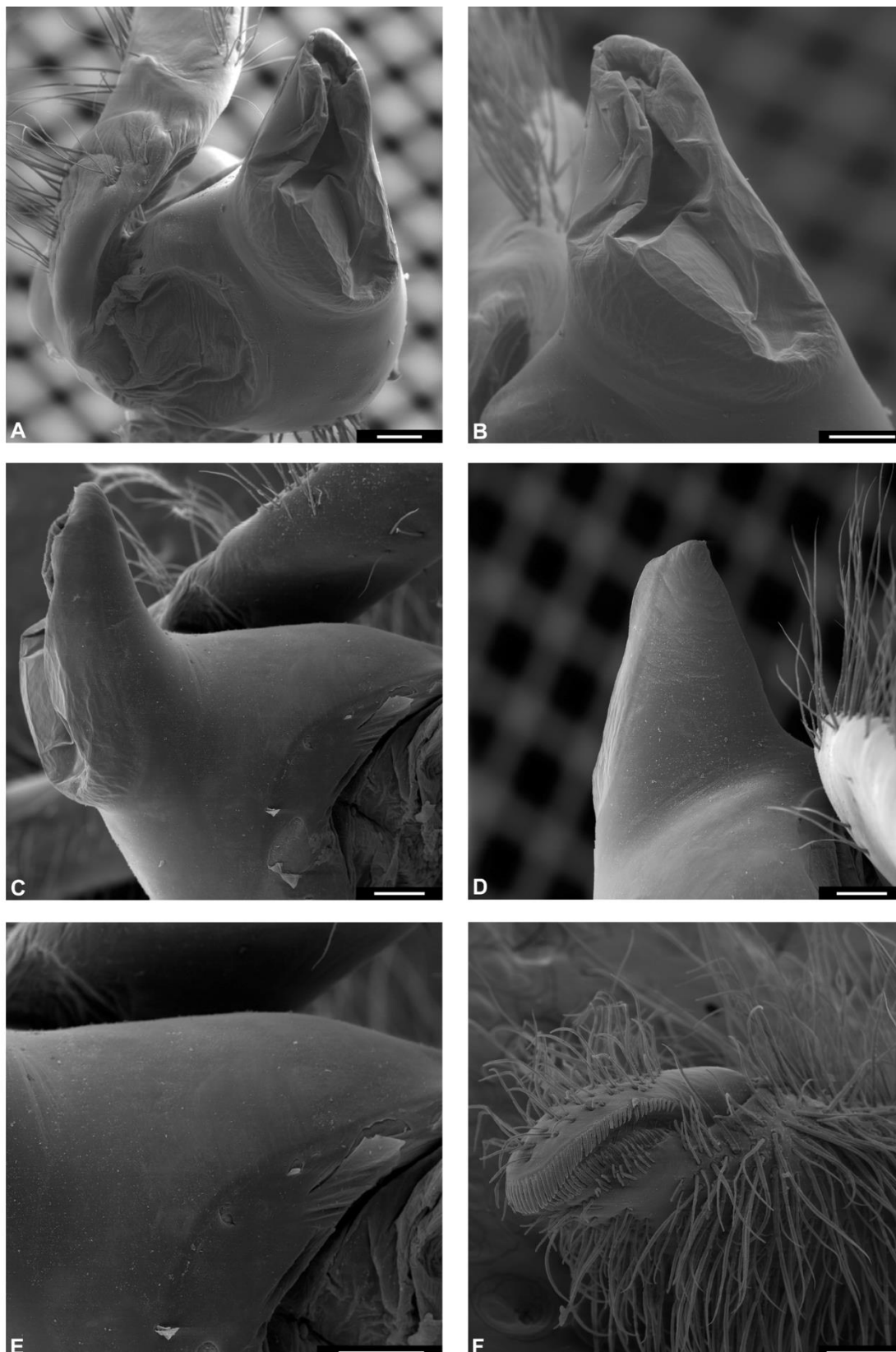


Figura 39. P5 de macho de *Aegla* sp. 4. A) Vista dorsal da coxa e da base. B) Vista dorsal do tubo sexual. C) Vista lateral do tubo sexual. D) Vista ventral do tubo sexual. E) Superfície ventral da coxa sem cerdas. F) Vista lateral da queela diminuta. Barras: A–F = 200 μ m.

Discussão

A análise do quinto pereópode em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) revelou grande especificidade de formas das estruturas e de quantidades de cerdas, sendo possível reconhecer cada espécie por meio de um conjunto exclusivo de características próprias, como apresentado nas descrições. Dessa maneira, taxonomicamente, os tubos sexuais podem servir como caracteres diagnósticos na identificação de espécies.

Entretanto, para estudos filogenéticos, não só diferenças e características exclusivas são buscadas entre as espécies, mas também as semelhanças que, em conjunto, podem separar ou unir grupos de espécies.

Lopretto (1980a) refere-se às morfologias das coxas como bons caracteres para diferenciar filogeneticamente as espécies argentinas, entretanto, uma análise cladística de fato nunca foi feita com base em seus estudos e conjunto de caracteres.

Quando se tenta comparar possíveis grupos de espécies formados pelas características morfológicas dos P5 com os grupos (clados) existentes, por exemplo, no estudo de filogenia com base em caracteres moleculares de Pérez-Losada *et al.* (2004), nota-se que não há correspondência. Nem mesmo as espécies mais basais como *Aegla papudo*, *A. laevis* e *A. neuquensis* apresentam algum caráter mais diferenciado em relação às demais espécies aqui estudadas.

Durante as atuais análises em MEV, a característica mais marcante encontrada refere-se ao comprimento do tubo sexual e separa as espécies em dois grupos principais. Para oito espécies analisadas (*Aegla cavernicola*, *A. leptochela*, *A. microphthalma*, *A.*

muelleri, *A. parva*, *A. quilombola*, *A. singularis* e *Aegla* sp. 4), os tubos são mais encurtados, enquanto que para as demais espécies os tubos se apresentam longos.

Dentre as espécies com tubo sexual mais curto, *Aegla cavernicola*, *A. microphthalma*, *A. parva* e *A. singularis* apresentam forma mais semelhante àquela das espécies com tubos alongados, ou seja, apesar de curtos os tubos sexuais são estreitos e cilíndricos (Figs. 5, 17, 24, 31). As formas mais modificadas ocorrem em *A. leptochela*, *A. muelleri*, *A. quilombola* e *Aegla* sp. 4, as quais possuem tubos sexuais extremamente encurtados e com as bases mais largas do que as extremidades (Figs. 14, 18, 28, 39).

A grande maioria das espécies estudadas (30 em 38) não possui cerdas próximo à “apófisis ventral del cuerpo central anular-ventral”. Dentre as oito espécies que apresentam uma ou mais cerdas nessa região, *Aegla laevis*, *A. parana* e *A. singularis* são as que possuem os números mais altos, desde oito cerdas na *A. parana* até mais de dez cerdas longas em *A. laevis* (Figs. 11A, 23A, 31A).

No que diz respeito a complexos de espécies, podemos notar que as espécies pertencentes a *Aegla paulensis* s. lat. (ver capítulo 1 para maiores detalhes) apresentaram diferenças entre si, apesar de o tubo sexual para todas serem do tipo alongado, tendo cada uma delas uma combinação própria de caracteres. Como exemplos de diferenças encontradas entre uma ou mais espécies do complexo *Aegla paulensis* podemos citar que (i) somente *Aegla japi* e *A. vanini* apresentaram cerdas próximo à articulação com a base, sendo duas e três cerdas, respectivamente (Figs. 7A, 35A); (ii) somente *A. lancinhas* apresentou uma quantidade moderada de cerdas na superfície externa no dátilo, todas as outras apresentaram densidade baixa (Fig. 12F); (iii) *Aegla japi*, *A. jaragua*, *A. jundiai* e *A. vanini* apresentaram tubo sexual retilíneo, ou seja, sem inclinação, torção ou curvatura significativas (Figs. 7, 8, 10, 35); e (iv) somente *Aegla lancinhas* apresentou cinco cerdas na superfície ventral da coxa,

enquanto as outras apresentaram de uma a três cerdas, ou nenhuma no caso de *A. jaragua* (Figs. 12E, 8E).

Para o Complexo *Aegla marginata* (ver capítulo 2 para maiores detalhes) também é possível diferenciar as duas espécies propostas: (i) *Aegla marginata* s. str. apresenta tubo sexual longo, estreito e levemente inclinado lateralmente, enquanto que o de *A. quilombola* é curto, largo e retilíneo (Figs. 16A–D, 28A–D); (ii) *Aegla marginata* s. str. possui uma fileira de cinco cerdas na superfície ventral da coxa, mas em *A. quilombola* cerdas estão ausentes nessa região (Figs. 16E, 28D, 28E) e (iii) *A. marginata* s. str. possui densidade moderada de cerdas da superfície externa do dátilo, enquanto que em *A. quilombola* a densidade é baixa (Figs. 16F, 28F).

Dessa maneira, é possível concluir que os tubos sexuais e as cerdas presentes nas coxas dos quintos pereópodes servem como bons caracteres diagnósticos em Taxonomia Alfa e encoraja-se que seu estudo seja feito e descrito para as demais espécies registradas na literatura, bem como para as futuras descrições de espécies ainda a serem reconhecidas.

Referências bibliográficas

- Bauer, R.T. 1981. Grooming behavior and morphology in the decapod Crustacea. *Journal of Crustacean Biology*, 1(2): 153–173.
- Bauer, R.T. 1989. Decapod crustacean grooming: functional morphology, adaptative value, and phylogenetic significance. *In*: Felgenhauer, B. E., Watling, L. &

- Thistle, A. B. (Ed), Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. *Crustacean Issues*, 6: 49–73.
- Bolla Jr., E.A.; Negreiros-Fransozo, M.L. & Fransozo, A. 2008. Juvenile development of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Crustacea: Decapoda: Portunidae), from megalopae obtained in the neuston. *Zootaxa*, 1788: 1–20.
- Hendrickx, M.E. & Visauta-GirBau, E. 2013. New record and description of the male gonopods of *Paeduma cylindraceum* (Bell, 1859) from the tropical eastern Pacific (Decapoda, Brachyura, Hexapodidae). *Zoosystema*, 35 (1): 89–96.
- Lemaitre, R. & Tavares, M. 2015. New taxonomic and distributional information on hermit crabs (Crustacea: Anomura: Paguroidea) from the Gulf of Mexico, Caribbean Sea, and Atlantic coast of South America. *Zootaxa*, 3994 (4): 451–506. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3994.4.1>
- Lopretto, E.C. 1979. Estudio comparativo del quinto par pereiópodos en los representantes del genero *Aegla* de la Patagonia Argentina (Crustacea Anomura). 25 (73): 9–22.
- Lopretto, E.C. 1980a. Análisis de las características del quinto pereiópodo en las especies de *Aegla* del grupo “*platensis*” (Crustacea Anomura Aeglidae). *Physis (Buenos Aires), Secc. B*, 39 (96): 37–56.
- Lopretto, E.C. 1980b. Clave para la determinación de las especies del genero *Aegla* de la República Argentina en base al estudio comparativo del quinto par de pereiópodos masculinos (Crustacea Anomura Aeglidae), *Limnobiós*, 1 (10): 431–436.
- Lopretto, E.C. 1981. Consideraciones sobre la estructura apendicular vinculada al dimorfismo sexual en los machos de las especies de *Aegla* del noroeste

- argentino (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Acta Zoologica Lilloana*, XXXVI: 15–35.
- Martin, J.W. & Abele, L.G. 1986. Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae), with comments on anomuran phylogeny. *Journal of Crustacean Biology*, 6 (3): 576–616.
- Martin, J.W. & Abele, L.G. 1988. External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 453: 1–46.
- Martin, J.W. & Felgenhauer, B.E. 1986. Grooming behaviour and the morphology of grooming appendages in the endemic South American crab genus *Aegla* (Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Journal of Zoology*, 209: 213–224.
- McLaughlin, P.A.; Lemaitre, R. & Sorhannus, U. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its “fall-out”. *Journal of Crustacean Biology*, 27 (1): 97–115.
- Moraes, J.C.B.; Negreiros-Fransozo, M.L. & Melo, G.A.S. 2011. Juvenile development of the crab *Bathyrhombila* sp. (Crustacea, Decapoda, Pseudorhombilidae) from megalopae obtained in the neuston. *Marine Biology Research*, 7 (2): 159–175. doi: 10.1080/17451000.2010.489754
- Tudge, C. & Lemaitre, R. 2004. Studies of male sexual tubes in hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Anomura, Paguroidea). I. Morphology of the sexual tube in *Micropagurus acantholepis* (Stimpson, 1858), with comments on function and evolution. *Journal of Morphology*, 259: 106–118.

Capítulo 4

Análise cladística de um grupo de espécies do gênero *Aegla* Leach, 1820 com base em caracteres morfológicos

Introdução

Os crustáceos da família Aeglidae Dana, 1852 são os únicos decápodes Anomura de águas continentais e habitam, exclusivamente, a América do Sul meridional. O único gênero da fauna atual, *Aegla* Leach, 1820, inclui atualmente 83 espécies e subespécies descritas (Morales *et al.*, submetido), cuja distribuição geográfica compreende desde o município de Claraval, Estado de Minas Gerais, Brasil (20°18'47"S, 047°16'37"W) até as ilhas Duque de York (50°37'S, 075°19'W), no Chile (Bueno *et al.*, 2007; Oyanedel *et al.*, 2011).

Diversos estudos taxonômicos, morfológicos e de distribuição geográfica têm sido realizados sobre os eglídeos (Schmitt, 1942; Martin & Abele, 1988; Bond-Buckup & Buckup, 1994; Pérez-Losada *et al.*, 2009; Bond-Buckup *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2010). Entretanto, informações filogenéticas baseadas na morfologia do grupo limitam-se, basicamente, aos trabalhos de Martin & Abele (1986), McLaughlin *et al.* (2007) e Pérez-Losada *et al.* (2002a) sobre a posição de Aeglidae na infraordem Anomura e ao trabalho pioneiro de Schuldt *et al.* (1988), no qual os autores propuseram um cladograma para sete espécies com ocorrência no Chile.

Aegla vem sendo objeto de estudos filogenéticos adicionais, com base exclusivamente em caracteres moleculares. Pérez-Losada *et al.* (2002b) investigaram as

relações de parentesco entre 16 das 19 espécies e subespécies do Chile e Pérez-Losada *et al.* (2004) publicaram a filogenia do gênero *Aegla*, utilizando 58 das 63 espécies e subespécies descritas, incluindo seis espécies não descritas na ocasião.

Pérez-Losada *et al.* (2004) reconheceram cinco grupos monofiléticos, denominados pelos autores de clados A, B, C, D e E. Os clados A e B, mais primitivos, são compostos por espécies com ocorrência no Chile e Argentina. Os clados C, D e E, incluem todas as espécies brasileiras, além de argentinas e uruguaias no clado D.

Trabalhos subsequentes (Pérez-Losada *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2010; Bond-Buckup *et al.*, 2010) mantêm o monofiletismo do chamado clado C, mas alguns problemas filogenéticos e taxonômicos permanecem sem solução. As espécies inclusas no clado C restringem-se às bacias do Alto Paraná e Alto Uruguai (Estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e porção setentrional do estado do Rio Grande do Sul).

No trabalho de Pérez-Losada *et al.* (2004), 16 espécies formam o clado Alto Paraná-Alto Uruguai (clado C). Entretanto, sete espécies das bacias hidrográficas dos estados de São Paulo (*Aegla franca*, *A. microphthalma* e quatro espécies em fase de descrição) e do Paraná (*A. lata*) nunca foram incluídas em estudos filogenéticos (N. 19-25, tabela 1). Sua inclusão tem o potencial de modificar a nossa compreensão do clado Alto Paraná-Alto Uruguai e, por conseguinte, da compreensão sobre a evolução do gênero *Aegla*.

Outros indícios apontam para a necessidade de revisão da hipótese de Pérez-Losada *et al.* (2004) de que as espécies do Alto Paraná e Alto Uruguai formam um grupo monofilético: *Aegla leptochela* e *A. marginata* são exclusivas da bacia do Alto Paraná (estados de São Paulo e Paraná), mas aparecem nas análises como parte de clados formados por espécies das bacias da Lagoa dos Patos e do Médio e Baixo

Uruguai (Estado do Rio Grande do Sul) (Pérez-Losada *et al.*, 2004; Pérez-Losada *et al.*, 2009; Bond-Buckup *et al.*, 2010).

Todos esses problemas filogenéticos e taxonômicos que podem ser detectados no estudo de Pérez-Losada *et al.* (2004) vêm sendo reproduzidos e não discutidos nesse e nos trabalhos subsequentes citados acima. Problemas permanecem, então, sem solução e, principalmente após a publicação do recente trabalho de Santos *et al.* (2013) com a descrição de duas espécies com ocorrência no estado do Rio Grande do Sul, mudanças de posição das espécies no cladograma são bastante evidentes, sendo que o referido clado C é apresentado como sendo não mais monofilético, mas parafilético.

No mais recente estudo publicado com descrições de espécies, Santos *et al.* (2015) apresentam um cladograma de máxima verossimilhança baseado em caracteres moleculares com 18 espécies, correspondentes ao clado C sensu Pérez-Losada *et al.* (2004), rerepresentando este clado como monofilético.

Adicionalmente, como apenas duas espécies de ambiente subterrâneo (bacia do Alto Paraná – Vale do Ribeira) foram incorporadas aos estudos existentes (Pérez-Losada *et al.*, 2004; Pérez-Losada *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2010; Bond-Buckup *et al.*, 2010), a inclusão de todas as espécies estigobiontes pode permitir o acesso a questões sobre as relações de grupo-irmão das espécies estigobiontes (se espécies estigobiontes de *Aegla* são irmãs recíprocas ou irmãs de espécies de ambientes epígeos). E, por conseguinte, formular hipóteses sobre os eventos de invasão dos ambientes hipógeos (se único ou múltiplos).

Foi neste contexto de incertezas filogenéticas que se inseriu o presente estudo.

Objetivos

A partir de uma análise cladística, com base em caracteres morfológicos, das espécies de *Aegla* Leach, 1820 que ocorrem nas bacias hidrográficas do Alto Paraná e Alto Uruguai objetivou-se:

1. Testar o monofiletismo do clado Alto Paraná-Alto Uruguai (clado C sensu Pérez-Losada *et al.*, 2004);

2. Investigar a posição filogenética de *Aegla leptochela* e *A. marginata* (espécies do Alto Paraná, porém supostamente não pertencentes ao clado Alto Paraná-Alto Uruguai, cf. Pérez-Losada *et al.*, 2004) e a posição filogenética de *A. franca*, *A. lata*, *A. microphthalma* e de quatro novas espécies estigobiontes em fase de descrição, todas do Alto Paraná;

3. Investigar as relações internas entre as espécies do clado Alto Paraná-Alto Uruguai;

4. Investigar as potenciais relações de grupo-irmão entre as espécies estigobiontes de *Aegla* (espécies estigobiontes como irmãs recíprocas ou irmãs de espécies de ambiente epígeo);

5. Formular hipóteses sobre a invasão dos ambientes hipógeos (evento único ou invasões múltiplas).

Material & Métodos

Espécies estudadas

A seguir estão detalhadas e justificadas as 38 espécies escolhidas para compor este estudo filogenético e cujas informações taxonômicas e materiais analisados estão sumarizados nas tabelas 1 e 2 adiante, são elas:

- 17 espécies que compõem o chamado clado C sensu Pérez-Losada *et al.* (2004) e que inclui todas as espécies com ocorrência nas bacias hidrográficas do Alto Paraná e Alto Uruguai: *Aegla brevipalma* Bond-Buckup & Santos, 2012; *Aegla camargoi* Buckup & Rossi, 1977; *A. castro* Schmitt, 1942; *A. cavernicola* Türkay, 1972; *A. jarai* Bond-Buckup & Buckup, 1994; *A. leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994; *A. leptodactyla* Buckup & Rossi, 1977; *A. marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994; *A. odebrechtii* Müller, 1876; *A. parana* Schmitt, 1942; *A. parva* Bond-Buckup & Buckup, 1994; *A. paulensis* Schmitt, 1942; *A. perobae* Hebling & Rodrigues, 1977; *A. pomerana* Bond-Buckup & Buckup, 2010; *A. schmitti* Hobbs III, 1979; *A. spinosa* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e *A. strinatii* Türkay, 1972 (N. 01 a 17, tabela 1);

- três espécies que não foram contempladas no estudo de Pérez-Losada *et al.* (2004), mas que ocorrem nas bacias do Alto Paraná e Alto Uruguai: *Aegla franca* Schmitt, 1942; *A. lata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e *A. microphthalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (N. 18 a 20, tabela 1);

- quatro espécies estigobiontes ainda não descritas, com ocorrência no estado de São Paulo: *Aegla* sp. 1 (Gruta do Lago Subterrâneo); *Aegla* sp. 2 (Caverna do Areado

IV); *Aegla* sp. 3 (Gruta do Furo da Agulha); *Aegla* sp. 4 (Caverna Ribeirãozinho III) (N. 21 a 24, tabela 1);

- duas espécies descritas recentemente e que ocorrem nas bacias do Alto Paraná e Alto Uruguai: *Aegla oblata* Bond-Buckup & Santos, 2012 e *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015 (N. 25 e 26, tabela 1);

- uma espécie pertencente ao clado D sensu Pérez-Losada *et al.* (2004): *Aegla singularis* Ringuelet, 1948 (N. 27, tabela 1);

- duas espécies pertencentes ao clado E sensu Pérez-Losada *et al.* (2004): *Aegla spinipalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e *Aegla muelleri* Bond-Buckup & Buckup, 2010 (N. 28 e 29, tabela 1);

- uma espécie revalidada (ver capítulo 1 desta tese com artigo já submetido para publicação): *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998 (N. 30, tabela 1);

- cinco espécies recém-descritas (ver capítulos 1 e 2 desta tese com artigos já submetidos ou em fase final de redação para publicação): *Aegla japi* n. sp., *Aegla jaragua* n. sp., *Aegla jundiai* n. sp., *Aegla quilombola* n. sp. e *Aegla vanini* n. sp. (N. 31 a 35, tabela 1); e

- três espécies basais de *Aegla* segundo Pérez-Losada *et al.* (2004) para compor o grupo externo: *Aegla papudo* Schmitt, 1942, *Aegla laevis* (Latreille, 1818) e *Aegla bahamondei* Jara, 1982 (N. 01 a 03, tabela 2). Uma vez que o objetivo principal do estudo é investigar as relações internas entre as espécies do clado Alto Paraná-Alto Uruguai – clado C sensu Pérez-Losada *et al.* (2004), o grupo externo foi composto pelas espécies primitivas do gênero *Aegla*.

Tabela 1. Espécies de *Aegla* Leach, 1820 a serem estudadas neste trabalho com seus respectivos habitats, localidade-tipo e disponibilidade de material para estudo.

N	Espécie	Hábitat	Localidade-tipo	Material analisado
1	<i>Aegla camargoi</i> Buckup & Rossi, 1977	Epígeo	Rio Silveiras, Bom Jesus, RS.	UFRGS 3839
2	<i>A. leptodactyla</i> Buckup & Rossi, 1977	Epígeo	Rio Silveiras, Bom Jesus, RS.	LEEUSP 120
3	<i>A. odebrechtii</i> Müller, 1876	Epígeo	Afluentes do Rio Itajaí e Rio das Marombas, SC.	MNRJ 3999 USNM 80022
4	<i>A. jarai</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	Epígeo	Arroio Bandeirinhas, Lages, SC.	MNRJ 4034 UFRGS 3953
5	<i>A. spinosa</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	Epígeo	Rio São João, Campos Novos, SC.	UFRGS 3929
6	<i>A. paulensis</i> Schmitt, 1942 s. str.	Epígeo	Alto da Serra do Cubatão, entre Santos e São Paulo, SP.	MZUSP 34368 MZUSP 34367 USNM 80023
7	<i>A. perobae</i> Hebling & Rodrigues, 1977	Epígeo	Gruta da peroba, São Pedro, SP.	LEEUSP 136
8	<i>A. schmitti</i> Hobbs III, 1979	Epígeo	Fazenda Natal, Cecone, Curitiba, PR.	LEEUSP 267
9	<i>A. strinatii</i> Türkay, 1972	Epígeo e subterrâneo	Gruta da Tapagem, Eldorado Paulista, SP.	LEEUSP 043 LEEUSP 127
10	<i>A. cavernicola</i> Türkay, 1972	Subterrâneo	Gruta das Areias, Iporanga, SP.	LEEUSP 036 LEEUSP 289 LEEUSP 291
11	<i>A. parva</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	Epígeo	Arroio afluente do rio Cubatão, Águas Mornas, SC.	UFRGS 1176 MNRJ 14250
12	<i>A. castro</i> Schmitt, 1942	Epígeo	Rio Iapó, Castro, PR.	LEEUSP 111 LEEUSP 135 USNM 80020
13	<i>A. parana</i> Schmitt, 1942	Epígeo	Rio Negro, PR.	MNRJ 3975 NEBECC s/n
14	<i>A. pomerana</i> Bond-Buckup & Buckup, 2010	Epígeo	Tributário do rio Itajaí-Açú, Pomerode, SC.	MZUSP 20463 URGS 3262

15	<i>Aegla brevipalma</i> Bond-Buckup & Santos, 2012	Epígeo	Rio Matador, Rio Canoas – Pelotas, RS.	MZUSP 23465 UFRGS 3010
16	<i>A. marginata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. str.	Epígeo	Rio do Morcego, Morretes, PR.	MZUSP 34808
17	<i>A. leptochela</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	Subterrâneo	Gruta dos Paiva, Iporanga, SP.	LEEUSP 019 LEEUSP 062 MNRJ 8850
18	<i>A. franca</i> Schmitt, 1942	Epígeo	Franca, SP.	LEEUSP 153
19	<i>A. microphthalma</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	Subterrâneo	Caverna Santana, Iporanga, SP.	LEEUSP 032 LEEUSP 117 LEEUSP 118 MZUSP 7312
20	<i>A. lata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	Epígeo	Tributário do Rio Tibagi, Ponta Grossa, PR.	MZUSP 6933 UFRGS 1296P UFRGS 5249 UEL s/n
21	<i>Aegla</i> sp. 1	Subterrâneo	Gruta do Lago Subterrâneo, Iporanga, SP.	LEEUSP 320 LEEUSP 321
22	<i>Aegla</i> sp. 2	Subterrâneo	Caverna do Areado IV, Núcleo Caboclos, PETAR, Iporanga, SP.	LEEUSP 194 LEEUSP 197
23	<i>Aegla</i> sp. 3	Subterrâneo	Gruta do Furo da Agulha, Núcleo Caboclos, PETAR, Iporanga, SP.	LEEUSP 322
24	<i>Aegla</i> sp. 4	Subterrâneo	Bulhas d'Água, Caverna Ribeirãozinho III, PETAR, Iporanga/Apiáí, SP.	LEEUSP 201
25	<i>A. oblata</i> Bond-Buckup & Santos, 2012	Epígeo	Rio Caveiras, SC.	MZUSP 23467 UFRGS 3916
26	<i>A. lancinhas</i> Bond-Buckup & Buckup, 2015	Epígeo e subterrâneo	Gruta da Lancinha, Rio Branco do Sul, PR.	MZUSP 30033 MZUSP 30033
27	<i>A. singularis</i> Ringuelet, 1948	Epígeo	Província de Misiones, Argentina.	UFRGS 1101 UFRGS 3232
28	<i>A. spinipalma</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994	Epígeo	Rio Ivaí, Tupanciretã, RS.	MZUSP 11277 LEEUSP 0618
29	<i>A. muelleri</i> Bond-Buckup & Buckup, 2010	Epígeo	Rio Itajaí-Açú, Indaial, Parque Nacional Serra do Itajaí, SC.	MZUSP 20464 UFRGS 2980

30	<i>A. rosanae</i> Campos Jr., 1998 (revalidada)	Epígeo	Córrego Benfca, Piquete, SP.	MZUSP 34369 MZUSP 34370
31	<i>A. japi</i> n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido	Epígeo	Córrego do Clube Monte Horebe, RB Serra do Japi, Jundiaí, SP.	MZUSP 34374 MZUSP 34375
32	<i>A. jaragua</i> n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido	Epígeo	Córrego do Pai Zé, PE Jaraguá, São Paulo, SP.	MZUSP 34376 MZUSP 34377 MZUSP 34378
33	<i>A. jundiai</i> n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido	Epígeo	Serra do Japi, Jundiaí, SP.	MZUSP 13490 MZUSP 13493 MZUSP 13497
34	<i>A. quilombola</i> n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, em preparação	Epígeo e subterrâneo	Gruta Colorida, Iporanga, SP.	MZUSP 34809 MZUSP 34814 MZUSP 34815 NEBECC s/n
35	<i>A. vanini</i> n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido	Epígeo	Ribeirão Venerando, EB Boraceia, Salesópolis, SP.	MZUSP 34371 MZUSP 34373 MZUSP 34372

Legenda: EB – Estação Biológica; LBSC – Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos; LEEUSP – Laboratório de estudos de eglídeos do estado de São Paulo; MNRJ – Museu Nacional (Universidade Federal do Rio de Janeiro); MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; PE – Parque Estadual; NEBECC – Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos (coleção do Prof. Dr. Antônio Leão Castilho); PETAR – Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira; PR – estado do Paraná; RB – Reserva Biológica; RS – estado do Rio Grande do Sul; SC – estado de Santa Catarina; s/n – sem número; SP – estado de São Paulo; UEL – Universidade Estadual de Londrina (coleção do Prof. Dr. Gustavo Teixeira); UFRGS – Universidade Federal do Rio Grande do Sul; USNM/NMNH – National Museum of Natural History (Museum Support Center of the Smithsonian Institution).

Tabela 2. Espécies basais (sensu Pérez-Losada *et al.*, 2004) que formam o grupo externo neste estudo.

N.	Espécie	Material analisado	Posição filogenética
01	<i>Aegla papudo</i> Schmitt, 1942	MNRJ 1434 USNM 389855	Basal (sensu Pérez-Losada <i>et al.</i> , 2004)
02	<i>Aegla laevis</i> (Latreille, 1818)	MZUSP 9778	Clado B (sensu Pérez-Losada <i>et al.</i> , 2004)
03	<i>Aegla bahamondei</i> Jara, 1982	LBSC 2290	Clado A (sensu Pérez-Losada <i>et al.</i> , 2004)

Legenda: LBSC – Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos; MNRJ – Museu Nacional (Universidade Federal do Rio de Janeiro); MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; USNM/NMNH – National Museum of Natural History (Museum Support Center of the Smithsonian Institution).

Detalhamento das localidades dos materiais analisados

01. *Aegla camargoi* Backup & Rossi, 1977: UFRGS 3839 – Rio Cachoeira, Bacia do Rio Pelotas, Bom Jardim da Serra, Rio Grande do Sul, PROBIO 33, coordenadas geográficas: 28°18'26,9" S, 049°37'1,4" O, altitude: 1276 m, 17.x.2005, col.: G. Bond-Buckup, A. Zimmer e D. Barcelos.

02. *Aegla leptodactyla* Backup & Rossi, 1977: LEEUSP 120 – Rio Silveiras, Bom Jesus, Rio Grande do Sul, 16.viii.2003, col.: G. Bond-Buckup.

03. *Aegla odebrechtii* Müller, 1876: MNRJ 3999 – Rio Roseira, bacia do rio Uruguai, Concordia, Estrada Porto União, 19.ix.1977, col.: expedição MZUSP & USMN. USNM 80022 – Neótipo, Santa Catarina, ???.1904, col.: Carlos Moreira.

04. *Aegla jarai* Bond-Buckup & Backup, 1994: UFRGS 3953 – Rio Águas Pretas (rio com estrada para Ponte Alta), bacia Rio Canoas, Otacílio Costa, Santa Catarina,

PROBIO 67, coordenadas geográficas: 27°26'18,2" S, 050°9'52,9" O, altitude: 892 m, 18.xii.2004, col.: G. Bond-Buckup, A. Quadros, C. Sokolowicz e F. Bavaresco. MNRJ 4034 – Local não informado, 01–08.i.1976, col.: A.L. Castro.

05. *Aegla spinosa* Bond-Buckup & Buckup, 1994: UFRGS 3929 – Rio Pericó, bacia do rio Pelotas, São Joaquim, Santa Catarina, PROBIO 25, coordenadas geográficas: 28°11'58,5" S, 049°45'54,9" O, altitude: 1265 m, 02.x.2004, col.: G. Bond-Buckup, C. Sokolowicz e F. Bavaresco.

06. *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 s. str.: MZUSP 34368 – Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, São Paulo, 17.iv.2005. MZUSP 34367 – Trilha 2, riacho Reservatório, São Paulo, Brasil, coordenadas geográficas: 23°46'45.6" S, 46°18'37.7" O, altitude: 884 m, 26.vi.2014, col.: J. C. B. Moraes e S. L. S. Bueno. USNM 80023 – Holótipo, Alto da Serra de Cubatão entre Santos e São Paulo, São Paulo, Brasil, 26.iv.1935, col.: Doris Coehran.

07. *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977: LEEUSP 136 (lote 01) – Fazenda Santa Rita, São Pedro, São Paulo, coordenadas geográficas: 22°31'26,6" S, 047°56'37,6" O, 29.vii.2008, col.: B.F. Takano, S.L.S. Bueno e F.P.A. Cohen.

08. *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979: LEEUSP 267 (lote 01) – Rio Betari, Bairro da Serra, Iporanga, São Paulo, coordenadas geográficas: 24°33'01,7" S, 048°40'52,4" O, altitude: 185 m, 27.x.2008, col.: B.F. Takano, A. Feigol e S. Secutti.

09. *Aegla strinatii* Türkay, 1972: LEEUSP 043 – Rio fora da Caverna do Diabo, Eldorado, São Paulo, 18.xi.1991, col.: N. Moracchioli. LEEUSP 127 – P.E. Jacupiranga, ????.???, col.: S. S. Rocha.

10. *Aegla cavernicola* Türkay, 1972: LEEUSP 036 – Gruta das Areias, Iporanga, São Paulo, 17.ii.1992, col.: N. Moracchioli. LEEUSP 289 – sem informações no rótulo. LEEUSP 291 – sem informações no rótulo.

- 11. *Aegla parva* Bond-Buckup & Buckup, 1994:** UFRGS 1176 (parátipo) – Rio dos Macacos com PR-483, bacia do rio Iguaçu, Jacutinga, Paraná, 22.vii.1988, col.: L. Buckup e G. Bond-Buckup. MNRJ 14250 – Riacho em Frangosos, Pien., 20.ii.1999, col.: P.S. Young e C.S. Serejo, obs. lote 601.
- 12. *Aegla castro* Schmitt, 1942:** LEEUSP 111 – Itatinga, São Paulo, 27.ix.2007, col.: B.F. Takano. LEEUSP 135 – Itatinga, São Paulo, 03.iii.2007, col.: B.F. Takano. USNM 80020 – Holótipo, Rio Iapó, Paraná, Brasil, ??x.1925, col.: W. Schmitt.
- 13. *Aegla parana* Schmitt, 1942:** NEBECC s/n – Palmital, União da Vitória, Paraná, 18.xi.2010, col.: A.L. Castilho. MNRJ 3975 – Rio Cascavel a 12 km da cidade de Guarapuava, Centro do Paraná, 07.ii.1957, col.: Loyola e J. Loyolla e Silva.
- 14. *Aegla pomerana* Bond-Buckup & Buckup, 2010:** UFRGS 3262 (parátipos) – Campo Alegre, Joinville, Santa Catarina, ??i.2002. MZUSP 20463 – Holótipo, afluente rio Itajaí-Açú, Sítio Mundo Antigo, Pomerode, Santa Catarina, coordenadas geográficas: 26°46'22" S, 49°11'26" O, altitude: 273 m, 18.viii.1999, col.: Bond-Buckup e Buckup.
- 15. *Aegla brevipalma* Bond-Buckup & Santos, 2012:** UFRGS 3010 (parátipos) – Rio Matador e afluente paralelo a BR 282 com ponte, km 136, Bom retiro, Santa Catarina, coordenadas geográficas: 27°49'02" S, 049°33'15" O, altitude: 875 m, 25.x.2000, col.: C. Jara, M. Pérez-Losada, A. Bueno e G. Bond-Buckup. MZUSP 23465 – Holótipo, Rio Matador, BR 282 na ponte, km 136, Bom Retiro, Santa Catarina, sub-bacia do rio Canoas, bacia do rio Uruguai, coordenadas geográficas: 27°49'02" S, 49°33'15" O, altitude: 875 m, 25.x.2000, CRUSTA 27, col.: A. Bueno, G. Bond-Buckup, C. Jara e M. Pérez-Losada.
- 16. *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 s. str.:** MZUSP 34808 – Córrego do Santuário Nhundiaquara, Porto de Cima, Morretes, Paraná, coordenadas geográficas:

25°25'33,9" S, 048°53'25,4" O, altitude: 72,2 m, 14.iv.2014, col.: S.L.S. Bueno, J.C.B. Moraes e J.R. Debastiani Júnior.

17. *Aegla leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994: LEEUSP 019 – Gruta dos Paiva, Fazenda Intervales, Iporanga, São Paulo, 08.x.1990, col.: N. Moracchioli. LEEUSP 062 – Gruta dos Paiva, Fazenda Intervales, Iporanga, São Paulo, 16.i.1993, col.: N. Moracchioli. MNRJ 8850 – Gruta do Tatu, Fazenda Intervales, 22.v.1989, col.: E. Trajano.

18. *Aegla spinipalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994: UFRGS 0618 (parátipos) – Guaporé-Oeste, Rio Grande do Sul, 16.iii.1980, leg. Padre Aleixo.

19. *Aegla franca* Schmitt, 1942: LEEUSP 153 (lote 02) – Fazenda Barro Preto, Claraval, Minas Gerais, coordenadas geográficas: 20°18'47" S, 047°16'37" O, 18.xi.2005, col.: S.L.S. Bueno.

20. *Aegla microphthalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994: LEEUSP 117 – Caverna Santana, Iporanga, São Paulo, 30.iii.2007, col.: Jurandir.

21. *Aegla lata* Bond-Buckup & Buckup, 1994: UFRGS 1296P (ex – MHNCI 1296) – Fazenda Santa Rita, Ponta Grossa, Paraná, 16.xii.1981, col.: S.G. Lima.

22. *Aegla* sp. 1: LEEUSP 321 – Gruta do Lago Subterrâneo, Iporanga, São Paulo, coordenadas geográficas: 24°19'34,1" S, 048°29'24,4" O, 19.ii.2011, col.: S.L.S. Bueno, A. Bueno e A. Camargo.

23. *Aegla* sp. 2: LEEUSP 197 – Caverna do Areado IV, núcleo Caboclos, PETAR, Iporanga, São Paulo, 08.vi.2012, col.: S.L.S. Bueno, P.I.C. Machado e A.Z. Ramin.

24. *Aegla* sp. 3: LEEUSP 322 – Gruta do Furo da Agulha, Núcleo Caboclos, PETAR, Iporanga, São Paulo, coordenadas geográficas: 24°23'23,3" S, 048°34'13,9" O, 21.viii.2010, col.: S.L.S. Bueno, F.P.A. Cohen e P.I.C. Machado.

- 25. *Aegla* sp. 4:** LEEUSP 201 (lote 02) – Gruta Ribeirãozinho III, Bulhas D'água, Guapiara, São Paulo, 29.v.2006, col.: A. Camargo e F.P. Franco.
- 26. *Aegla oblata* Bond-Buckup & Santos, 2012:** UFRGS 3916 (parátipos) – Córrego Engenho Velho, bacia rio Caveiras, Painel, Santa Catarina, PROBIO 14, coordenadas geográficas: 27°54'12,8" S, 050°4'19,6" O, 30.ix.2004.
- 27. *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015:** MZUSP 34403 – Riacho da Gruta da Lancinha (código SBE: PR_6), Rio Branco do Sul, Paraná, coordenadas geográficas: 25°10'14,2" S, 049°17'31,9" O, altitude: 810 m, 25.x.2012, col.: J.C.B. Moraes, A. Trevisan e S.L.S. Bueno.
- 28. *Aegla singularis* Ringuelet, 1948:** UFRGS 3232 – Rio Divisa, Condor (próximo a Panambi), Rio Grande do Sul, SBA1624 (Helmintologia), 19.xii.2001, col.: F. Vilela (Ecologia).
- 29. *Aegla muelleri* Bond-Buckup & Buckup, 2010:** UFRGS 2980 (parátipos) – Cascata do rio Passa Quatro, bacia do rio Itajaí, Monte Castelo, Santa Catarina, CRUSTA 021, coordenadas geográficas: 26°28'14" S, 050°11'59" O, altitude: 733 m, 24.x.2000, col.: C. Jara, M. Pérez-Losada, A. Bueno e G. Bond-Buckup.
- 30. *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998 (revalidada em Moraes *et al.*, submetido):** MZUSP 34369 – Nascente do córrego Benfica, Piquete, São Paulo, coordenadas geográficas: 22°35'43,8" S, 045°13'35,1" O, altitude: 630 m, 07.xii.2012, col.: J.C.B. Moraes e S.L.S. Bueno.
- 31. *Aegla japi* n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido:** MZUSP 34375 – Córrego do Clube Monte Horebe, Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°13'57,2" S, 046°55'29,8" O, altitude: 881 m, 11.vi.2014, col.: J.C.B. Moraes e S.L.S. Bueno.

- 32. *Aegla jaragua* n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido:** MZUSP 34378 – Córrego Pai Zé, Parque Estadual do Jaraguá, São Paulo, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°27'27,9" S, 046°45'32,3" O, altitude: 790 m, 14.ix.2007, col.: F.P.A. Cohen, B.F. Takano e S.L.S. Bueno.
- 33. *Aegla jundiai* n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido:** MZUSP 13490 – Serra do Japi–Guaxinduva–Jaguacoara, Jundiáí, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°17'21,7" S, 046°56'24,7" O, ponto 10, 08.ii.2000, col.: F. Kiyohara e E. Mossolin.
- 34. *Aegla quilombola* n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, em preparação:** MZUSP 34812 – Rio Bocaina, Parque Estadual Intervales, São Paulo, 03.iv.2001, col.: C. Magalhães, E. Mossolin e F. Kiyohara.
- 35. *Aegla vanini* n. sp. Moraes, Tavares & Bueno, submetido:** MZUSP 34372 – Ribeirão Venerando, Estação Biológica de Boraceia, Salesópolis, São Paulo, coordenadas geográficas: 23°39'09,0" S, 045°53'27,6" O, altitude: 849 m, 06.vi.2014, col.: J.C.B. Moraes e S.L.S. Bueno.
- 36. *Aegla papudo* Schmitt, 1942:** MNRJ 1434 – Rio Aconcágua, Chile, ??x.1955, col.: E. Someza.
- 37. *Aegla laevis* Latreille, 1818:** MZUSP 9778 – Chile, G. Bond-Buckup det., 1991.
- 38. *Aegla bahamondei* Jara, 1982:** LBSC 2290 – Lago Lanco, Chile, S.L.S. Bueno det., 06.xii.2007, col.: ??, obs: 15–3 m.

Obtenção dos dados morfológicos de Aegla Leach, 1820

A morfologia externa (carapaça, télson e apêndices) de adultos machos e fêmeas das espécies listadas nas tabelas 1 e 2 deste capítulo foi analisada comparativamente objetivando a formulação das hipóteses de homologia primária (sensu De Pinna, 1991) que foram codificadas em uma matriz não polarizada. Essa matriz foi processada no programa “Nexus Data Editor” versão 0.5.0 (Page, 2001).

Ao longo deste período de estudo, tentou-se selecionar caracteres objetivos e de clara compreensão de seu significado a fim de tornar exequível a obtenção dos estados de caráter. Por causa da grande variação morfológica encontrada dentro de uma mesma população, tentou-se eliminar caracteres que trariam subjetividade aos estados e criar outros de fácil obtenção, muitas vezes com medidas e cálculos de razões e proporções.

Com o intuito de esclarecer quais são as estruturas utilizadas e de que forma elas devem ser dispostas para a visualização correta dos estados de caráter foram descritos os ângulos de observação e as posições corretas após a descrição de cada caráter, bem como preparadas algumas figuras demonstrativas dos estados.

Técnicas de Microscopia Eletrônica de Varredura compuseram as análises dos tubos sexuais (metodologia detalhada descrita no item “Material & Métodos” do capítulo 3 desta tese).

A terminologia empregada foi, essencialmente, aquela proposta por Martin & Abele (1988). Os nomes dados às estruturas descritas para os quelípodos respeitam a rotação interna dos seus segmentos ocorrida durante a evolução dos Anomura (Martin & Abele, 1988, p. 20). Em alguns casos, quando outro nome é conhecido da literatura para determinada estrutura, este foi colocado entre aspas e parênteses para eventual correspondência.

Todas as estruturas de cor âmbar presentes no corpo dos eglídeos foram chamadas de escamas córneas, as quais se apresentaram às vezes arredondadas e achatadas e outras vezes, cônicas.

Ornamentações como espinhos e tubérculos foram padronizadas adotando o tamanho da base e da altura como referências, ou seja, uma ornamentação cônica somente foi chamada de espinho quando sua altura era maior que sua base. Dessa maneira, o tubérculo é aquele que possui a base maior que ou igual à sua altura. O termo “dente” não foi utilizado para descrever nenhuma estrutura aqui considerada.

Metodologia da análise filogenética

A matriz de dados que foi preparada no programa Nexus é, no total, composta por 38 terminais. Na análise filogenética foi utilizado o programa TNT (“Tree analysis using New Technology”) (Goloboff *et al.*, 2008b) empregando a busca heurística tradicional com o algoritmo TBR (“Tree bisection reconnection”) com 10.000 réplicas e 100 árvores salvas por réplica (Goloboff *et al.*, 2008a; b). Todos os caracteres multi-estado foram considerados não ordenados e igualmente ponderados. As árvores foram enraizadas com base nos estados de caracteres observados em *Aegla papudo* (espécie mais primitiva segundo dados de Pérez-Losada *et al.* (2004)). As árvores mais parcimoniosas foram otimizadas em “fast optimization” ou ACCTRAN (“Accelerated Transformation”) no programa Winclada (Nixon, 2002). Os índices de consistência (CI) e de retenção (RI) das árvores escolhidas foram anotados.

Resultados

Para a obtenção dos dados para a filogenia das 38 espécies de *Aegla* são propostos aqui 57 caracteres morfológicos. A partir desses caracteres, e de acordo com a metodologia descrita acima, foram obtidos seis cladogramas mais parcimoniosos com um comprimento de 418 passos, dos quais um é apresentado como exemplo para discussão nesta tese e é mostrado na figura 23. Além disso, foi gerado o consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas e este é apresentado na figura 24.

Lista de caracteres

0. Dimensões dos pedúnculos oculares e das córneas – Vista dorsal da porção anterior do animal:

(L = 4; CI = 0,50; RI = 0,33)

- 0. Pedúnculos e córneas normais (Fig. 3a, deste capítulo).
- 1. Pedúnculos normais e córneas reduzidas (Fig. 1, deste capítulo).
- 2. Pedúnculos e córneas reduzidos (Fig. 2a, deste capítulo).

1. Forma do rostro – Vista dorsal da porção anterior do animal:

(L = 9; CI = 0,11; RI = 0,33)

- 0. Triângulo isósceles de base estreita (longo e estreito) (menor que 1,00) (Fig. 3, capítulo 1).
- 1. Triângulo isósceles de base larga (curto e largo) (maior ou igual a 1,00) (Fig. 3, capítulo 1).

2. Extremidade do rostro – Vista dorsal da porção anterior do animal:

(L = 8; CI = 0,12; RI = 0,61)

0. Pontiaguda (Fig. 6, deste capítulo).

1. Arredondada (Fig. 5, deste capítulo).

3. Extensão do rostro – Vista dorsal da porção anterior do animal:

(L = 4; CI = 0,25; RI = 0,0)

0. Estende-se no máximo até extremidade distal dos olhos compostos (Fig. 3, deste capítulo).

1. Ultrapassa extremidade distal dos olhos compostos (Fig. 5, deste capítulo).

4. Porção distal do rostro – Vista lateral da porção anterior do animal:

(L = 8; CI = 0,12; RI = 0,12)

0. Nitidamente ou levemente curvado para cima (Fig. 4, deste capítulo).

1. Não curvado para cima (reto ou curvado para baixo) (Figs. 15A e 26A, capítulo 1).

5. Extensão anterior da carena rostral – Vista dorsal do rostro do animal. Caso não seja possível tomar a decisão em vista dorsal, pode-se inclinar lateralmente o animal para visualização em perfil da carena rostral:

(L = 3; CI = 0,33; RI = 0,50)

0. Antes da metade até um terço do rostro.

1. Sub-distal (a partir de um terço) ou distal no rostro (Fig. 2b, deste capítulo).

6. Ornamentação da carena rostral – Vista dorsal da porção anterior do cefalotórax do animal:

(L = 1; CI = 1,0; RI = 1,0)

0. Escamas córneas presentes.

1. Escamas córneas ausentes.

7. Processo subrostral – Vista lateral do rostro do animal:

(L = 1; CI = - ; RI = -)

0. Ausente (Fig. 4, deste capítulo).

1. Presente (Fig. 27, capítulo 1).

8. Posição do processo subrostral – Vista lateral da porção anterior do animal:

(L = 2; CI = 0,50; RI = 0)

0. Em posição mediana (Fig. 21A, capítulo 1).

1. Na metade proximal da face ventral do rostro (Figs. 6A e 6B, capítulo 2).

9. Ângulo formado entre as margens anterior e posterior do processo subrostral –

Vista lateral do rostro do animal:

(L = 3; CI = 0,33; RI = 0,71)

0. Maior ou igual a 45° (“triangular”).

1. Menor do que 45° (“digitiforme”).

10. Extremidade anterior dos lobos anterolaterais – Vista dorsal da porção anterolateral do cefalotórax do animal. Para visualização correta desse caráter deve-se posicionar os pedúnculos oculares paralelamente ao rostro:

(L = 7; CI = 0,14; RI = 0,60)

0. Chega até no máximo a base da córnea (Fig. 5a, deste capítulo).

1. Ultrapassa a base da córnea (Fig. 3b, deste capítulo).

11. Extremidade dos lobos anterolaterais – Vista dorsal da porção anterolateral do cefalotórax do animal:

(L = 5; CI = 0,20; RI = 0,73)

0. Pontaguda (Fig. 7d, deste capítulo).

1. Rombuda (com ou sem escama córnea pequena terminal) (Fig. 6b, deste capítulo).

12. Porção distal do lobo anterolateral – Vista lateral da porção anterior do

animal:

(L = 9; CI = 0,11; RI = 0,27)

0. Nitidamente recurvado para cima.

1. Não recurvado para cima.

13. Espinhos orbitais – Vista dorsal da porção anterior do cefalotórax do animal:

(L = 9; CI = 0,22; RI = 0,65)

0. Pontiagudos (Fig. 7c, deste capítulo).

1. Rudimentares ou rombudos (com ou sem escama córnea pequena terminal)

(Figs. 5b e 6c, deste capítulo).

2. Ausentes (Figs. 16 e 25C, capítulo 1).

14. Margem anterior do primeiro lobo hepático – Vista dorsal da porção anterolateral do cefalotórax do animal:

(L = 10; CI = 0,10; RI = 0,18)

0. Tendendo a formar ângulo de 90° em relação à carena rostral (Fig. 7a, deste capítulo).

1. Formando ângulo nitidamente menor que 90° em relação à carena rostral (Fig. 6a, deste capítulo).

15. Demarcação entre os lobos hepáticos – Vista dorsal da porção anterolateral do cefalotórax do animal:

(L = 9; CI = 0,11; RI = 0,20)

0. Pouco definida (Fig. 3c, deste capítulo).

1. Pelo menos uma das demarcações bem definidas (do 1° para o 2° lobo, do 2° para o 3° lobo ou todas) (Figs. 7b e 8, deste capítulo).

16. Elevação das proeminências epigástricas – Vista dorsal da porção anterior do cefalotórax do animal:

(L = 8; CI = 0,12; RI = 0,58)

0. Rudimentar ou pouco pronunciada (Fig. 3d, deste capítulo).

1. Pronunciada (Fig. 6d, deste capítulo).

17. Escamas córneas nas proeminências epigástricas – Vista dorsal da porção anterior do cefalotórax do animal:

(L = 7; CI = 0,14; RI = 0,40)

0. Ausentes.

1. Presentes.

18. Elevação dos lobos protogástricos – Vista dorsal da porção anterior do cefalotórax do animal:

(L = 11; CI = 0,09; RI = 0,28)

0. Rudimentar ou pouco pronunciada.

1. Pronunciada (Fig. 3e, deste capítulo).

19. Escamas córneas nos lobos protogástricos – Vista dorsal da porção anterior do cefalotórax do animal:

(L = 2; CI = 0,50; RI = 0,50)

0. Ausentes.

1. Presentes.

20. Bordo subdividindo a área branquial interior ("abi") em área interna destacada e área externa menos destacada – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 11; CI = 0,09; RI = 0,41)

0. Ausente (superfície uniforme) (Fig. 9a, deste capítulo).

1. Presente (área interna mais elevada) (Fig. 9b, deste capítulo).

21. Escama (s) córnea (s) da área epibranquial – Vista dorsal da porção posterior

do cefalotórax do animal:

(L = 3; CI = 0,33; RI = 0,60)

0. Ausentes ou presentes somente no ângulo anterolateral (Fig. 10a–b, deste capítulo).

1. Presentes no ângulo anterolateral e na margem lateral (Fig. 10c, deste capítulo).

22. Barra da porção posterior do cefalotórax – Vista dorsal do animal:

(L = 1; CI = - ; RI = -)

0. Aproximadamente longitudinal ("voltada para baixo").

1. Aproximadamente transversal ("voltada para cima").

23. Forma da área cardíaca – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 6; CI = 0,16; RI = 0,28)

0. Sub-retangular (<1,35).

1. Trapezoidal (maior ou igual a 1,35).

24. Aréola – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 6; CI = 0,16; RI = 0,37)

0. Demarcada.

1. Rudimentar (pouco demarcada).

25. Forma da aréola – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 10; CI = 0,30; RI = 0,30)

0. Trapezoidal (maior ou igual a 1,7) (Fig. 11a, deste capítulo).

1. Retangular (> 2,3) (Fig. 11b, deste capítulo).

2. Sub-retangular (>1,6 a 2,3) (Fig. 11c, deste capítulo).

3. Subquadrada (entre 1,0 e 1,6) (Fig. 11d, deste capítulo).

26. Forma das extremidades laterais da demarcação anterior da aréola – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 16; CI = 0,18; RI = 0,40)

0. Poços circulares.
1. Poços circulares com pequena projeção anterior (Fig. 11b–d, deste capítulo).
2. Poços ovalados.
3. Poços alongados (Fig. 11a–c, deste capítulo).

27. Demarcação anterior da aréola – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 13; CI = 15; RI = 0,08)

0. Ausente ou rudimentar (Fig. 11a–b, deste capítulo).
1. Pouco elevada (Fig. 11d, deste capítulo).
2. Nitidamente elevada (Fig. 11c, deste capítulo).

28. Depressões semicirculares da aréola – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 12; CI = 0,33; RI = 0,27)

0. Ausentes ou rudimentares.
1. Demarcadas em toda sua extensão (Fig. 11b, deste capítulo).
2. Demarcadas, mais posteriormente do que anteriormente (Fig. 11c–d, deste capítulo).
3. Demarcadas e retificadas em toda sua extensão (Fig. 11a, deste capítulo).
4. Demarcadas, mais anteriormente do que posteriormente.

29. Continuidade entre as extremidades laterais e as depressões semicirculares – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 6; CI = 0,16; RI = 0,68)

0. Ausente (Fig. 11b, deste capítulo).

1. Presente (Fig. 11a, deste capítulo).

30. Bordas posterolaterais da aréola – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 12; CI = 0,25; RI = 0,30)

0. Ausentes ou rudimentares (Fig. 11a, deste capítulo).

1. Demarcadas em toda sua extensão (Fig. 11b, deste capítulo).

2. Demarcadas, mais anteriormente do que posteriormente (Fig. 11c, deste capítulo).

3. Demarcadas, mais posteriormente do que anteriormente.

31. Margem posterior da aréola – Vista dorsal da porção posterior do cefalotórax do animal:

(L = 8; CI = 0,12; RI = 0,22)

0. Ausente ou rudimentar (Fig. 11a, deste capítulo).

1. Bem demarcada em toda sua extensão (Fig. 11d, deste capítulo).

32. Escama córnea no ângulo anterolateral do epímero 2 – Vista lateral do ângulo anterolateral do epímero do segundo segmento abdominal do animal. Observa-se tanto o lado esquerdo quanto o direito:

(L = 11; CI = 0,09; RI = 0,33)

0. Ausente.

1. Presente (Fig. 12, deste capítulo).

33. Escama córnea no ângulo ventral do epímero 3 – Vista lateral do ângulo ventral do epímero do terceiro segmento abdominal do animal. Observa-se tanto o lado esquerdo quanto o direito:

(L = 5; CI = 0,20; RI = 0,73)

0. Ausente.

1. Presente (Fig. 12, deste capítulo).

34. Escama córnea no ângulo ventral do epímero 4 – Vista lateral do ângulo ventral do epímero do quarto segmento abdominal do animal. Observa-se tanto o lado esquerdo quanto o direito:

(L = 6; CI = 0,16; RI = 0,68)

0. Ausente.

1. Presente (Fig. 12, deste capítulo).

35. Escama córnea no ângulo ventral do epímero 5 – Vista lateral do ângulo ventral do epímero do quinto segmento abdominal do animal. Observa-se tanto o lado esquerdo quanto o direito:

(L = 1; CI = - ; RI = -)

0. Ausente (Fig. 12).

1. Presente.

36. Lobo na região proximal da margem dorsal ("margem externa") do dactilo do quelípodo – Vista dorsal dos dactilos (dedos móveis) dos quelípodos:

(L = 7; CI = 0,14; RI = 0,64)

0. Presente em ambas as quelas (Fig. 13b, deste capítulo).

1. Ausente ou rudimentar em ambas as quelas (Fig. 13a, deste capítulo).

37. Lobo dactilar – Vista lateral dos dactilos (dedos móveis) dos quelípodos:

(L = 6; CI = 0,16; RI = 0,61)

0. Grande e pontiagudo em pelo menos uma das quelas.

1. Baixo ou rudimentar em ambas as quelas (Fig. 13a, deste capítulo).

38. Altura da palma (a+b/c) da quela maior (Fig. 14, deste capítulo) – Vista dorsal do própodo da quela maior:

(L = 8; CI = 0,12; RI = 0,30)

0. Baixa (razão maior ou igual a 4,50).

1. Alta (razão menor do que 4,50).

39. Forma da crista palmar da quela maior – Vista dorsal do própodo da quela maior. Considera-se a região proximal da crista para atribuir o nome:

(L = 9; CI = 0,22; RI = 0,12)

0. Rudimentar (elevação suave, ângulo entre a margem posterior da crista palmar e a margem proximal do própodo obtuso) (Fig. 15a, deste capítulo).

1. Retangular (elevação pronunciada, ângulo entre a margem posterior da crista palmar e a margem proximal do própodo reto ou ligeiramente obtuso) (Fig. 15b, deste capítulo).

2. Disciforme (elevação pronunciada, margem posterior da crista palmar convexa) (Fig. 15c, deste capítulo).

40. Forma da crista palmar da quela menor – Vista dorsal do própodo da quela menor. Considera-se a região proximal da crista para atribuir o nome:

(L = 7; CI = 0,28; RI = 0,44)

0. Rudimentar (elevação suave, ângulo entre a margem posterior da crista palmar e a margem proximal do própodo obtuso) (Fig. 15a, deste capítulo).

1. Retangular (elevação pronunciada, ângulo entre a margem posterior da crista palmar e a margem proximal do própodo reto ou ligeiramente obtuso) (Fig. 15b, deste capítulo).

2. Disciforme (elevação pronunciada, margem posterior da crista palmar convexa) (Fig. 15c, deste capítulo).

41. Altura da crista palmar da quela maior – Vista dorsal do quelípodo maior do animal:

(L = 7; CI = 0,14; RI = 0,60)

0. Baixa (Figs. 8A–B, capítulo 2).

1. Alta (Fig. 2, capítulo 1).

42. Altura da crista palmar da quela menor – Vista dorsal do quelípodo menor do animal:

(L = 6; CI = 0,16; RI = 0,58)

0. Baixa.

1. Alta.

43. Superfície crista palmar quela maior – Vista dorsal do quelípodo maior do animal:

(L = 9; CI = 0,11; RI = 0,52)

0. Não escavada (Figs. 8A–B, capítulo 2).

1. Pouco escavada ou escavada (Fig. 2, capítulo 1).

44. Superfície crista palmar quela menor – Vista dorsal do quelípodo menor do animal:

(L = 7; CI = 0,14; RI = 0,64)

0. Não escavada.

1. Pouco escavada ou escavada.

45. Ângulo anterodorsal ("ângulo anterolateral interno do carpo - anc" em Bond-Buckup & Buckup, 1994) dos carpos dos quelípodos – Vista dorsal dos carpos dos quelípodos:

(L = 9; CI = 0,22; RI = 0,53)

0. Rudimentar (Fig. 16a, deste capítulo).

1. Bem definido e rombudo (Fig. 16b, deste capítulo).

2. Bem definido e pontiagudo.

46. Ornamentação das cristas carpais dos quelípodos – Vista dorsal dos carpos dos quelípodos:

(L = 10; CI = 0,30; RI = 0,63)

0. Sem tubérculos (Fig. 17a, deste capítulo).
1. Com fileira de tubérculos baixos e justapostos (Fig. 17c, deste capítulo).
2. Com fileira de tubérculos altos e justapostos (Fig. 17b, deste capítulo).
3. Com fileira de tubérculos separados (Fig. 17d, deste capítulo).

47. Extremidade anterior do esternito 3 – Vista ventral do esternito torácico:

(L = 15; CI = 0,13; RI = 0,23)

0. “Tapered” (Fig. 18a, deste capítulo).
1. Truncado (Fig. 18b, deste capítulo).
2. Abrupto (Fig. 19, deste capítulo).

48. Ângulos anterolaterais do esternito 4 – Vista ventral do esternito torácico:

(L = 4; CI = 0,25; RI = 0,66)

0. Sem projeção ou projeção rudimentar (Fig. 19a, deste capítulo).
1. Com projeção desenvolvida (Fig. 19b, deste capítulo).

49. Tubo sexual – Vista ventral com o abdome rebatido:

(L = 5; CI = 0,20; RI = 0,42)

0. Longo e estreito (cilíndrico) (Fig. 20a–b, deste capítulo).
1. Curto e largo (triangular, base mais larga que a extremidade) (Fig. 20c–d, deste capítulo).

50. Primeiro par de pleópodes (PL2) dos machos – Vista ventral com abdome rebatido:

(L = 13; CI = 0,23; RI = 0,33)

0. Ausentes (orifícios cobertos por membrana) (Fig. 21a, deste capítulo).

1. Rudimentares na forma de brotos (Fig. 21b, deste capítulo).
2. Rudimentares digitiformes unirremes e unissegmentados (Fig. 21c, deste capítulo).
3. Rudimentares digitiformes unirremes e bissegmentados (Fig. 21d, deste capítulo).

51. Segundo par de pleópodes (PL3) dos machos – Vista ventral com abdome rebatido:

(L = 10; CI = 0,30; RI = 0,56)

0. Ausentes (orifícios cobertos por membrana) (Fig. 21a, deste capítulo).
1. Rudimentares na forma de brotos (Fig. 21b, deste capítulo).
2. Rudimentares digitiformes unirremes e unissegmentados (Fig. 21c, deste capítulo).
3. Rudimentares digitiformes unirremes e bissegmentados (Fig. 21d, deste capítulo).

52. Terceiro par de pleópodes (PL4) dos machos – Vista ventral com abdome rebatido:

(L = 10; CI = 0,30; RI = 0,56)

0. Ausentes (orifícios cobertos por membrana) (Fig. 21a, deste capítulo).
1. Rudimentares na forma de brotos (Fig. 21b, deste capítulo).
2. Rudimentares digitiformes unirremes e unissegmentados (Fig. 21c, deste capítulo).
3. Rudimentares digitiformes unirremes e bissegmentados (Fig. 21d, deste capítulo).

53. Quarto par de pleópodes (PL5) dos machos – Vista ventral com abdome rebatido:

(L = 11; CI = 0,27; RI = 0,55)

0. Ausentes (orifícios cobertos por membrana) (Fig. 21a, deste capítulo).
1. Rudimentares na forma de brotos (Fig. 21b, deste capítulo).
2. Rudimentares digitiformes unirremes e unissegmentados (Fig. 21c, deste capítulo).
3. Rudimentares digitiformes unirremes e bissegmentados (Fig. 21d, deste capítulo).

54. Margem posterolateral do telson – Vista ventral do animal:

(L = 9; CI = 0,22; RI = 0,22)

0. Formando margem convexa e contínua com margem anterolateral e sem distinção de limite entre ambas (Fig. 17D, capítulo 1).
1. Distinta da margem anterolateral e reta (Fig. 22a, deste capítulo).
2. Distinta da margem anterolateral e côncava (Fig. 22b, deste capítulo).

55. Sutura longitudinal do télson – Vista ventral do animal. Face dorsal do télson:

(L = 1; CI = - ; RI = -)

0. Ausente.
1. Presente.

56. Esclerito na extremidade anterior da sutura longitudinal do télson – Vista ventral do animal com abdome dobrado e com o télson e o sexto segmento abdominal orientados no mesmo plano:

(L = 8; CI = 0,12; RI = 0,53)

0. Totalmente oculto sob o sexto segmento abdominal (Fig. 22a, deste capítulo).
1. Parcialmente oculto sob o sexto segmento abdominal (Fig. 22b, deste capítulo).

Figuras esquemáticas representativas de alguns estados de caráter

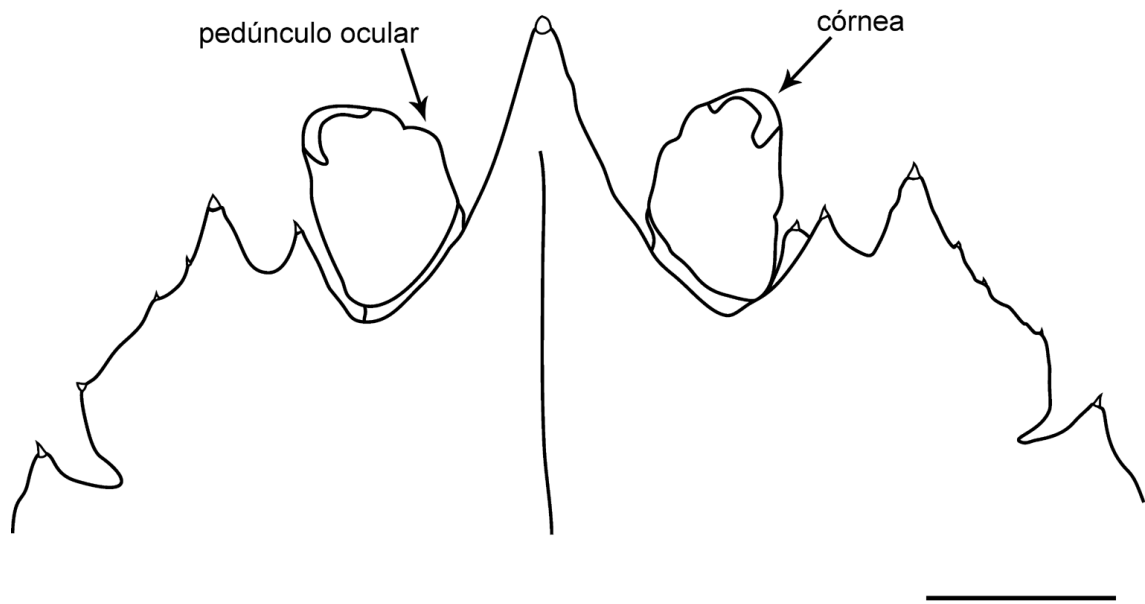


Figura 1. Vista dorsal da frente de indivíduo adulto de *Aegla cavernicola* Türkay, 1972 com pedúnculos oculares normais e córneas reduzidas (Caráter 0, Estado 1). Barra = 2,0 mm.

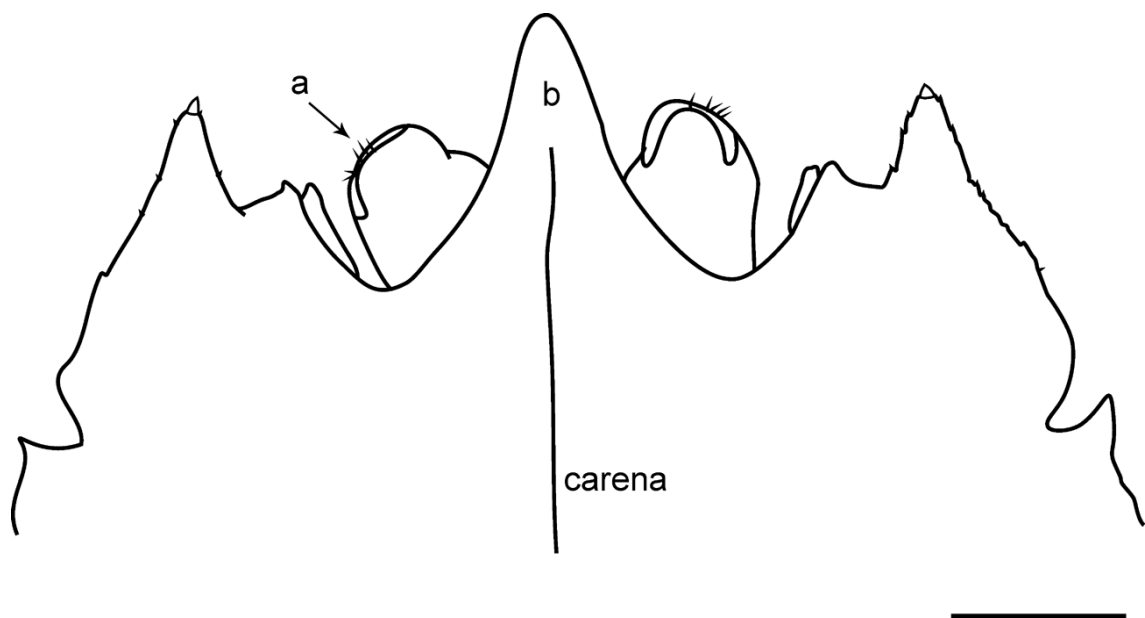


Figura 2. Vista dorsal da frente de indivíduo adulto de *Aegla microphthalmalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994. a) Pedúnculos oculares e córneas reduzidos (Caráter 0, Estado 2); b) Carena rostral ausente na porção final do rosto (Caráter 5, Estado 1). Barra = 1,0 mm.

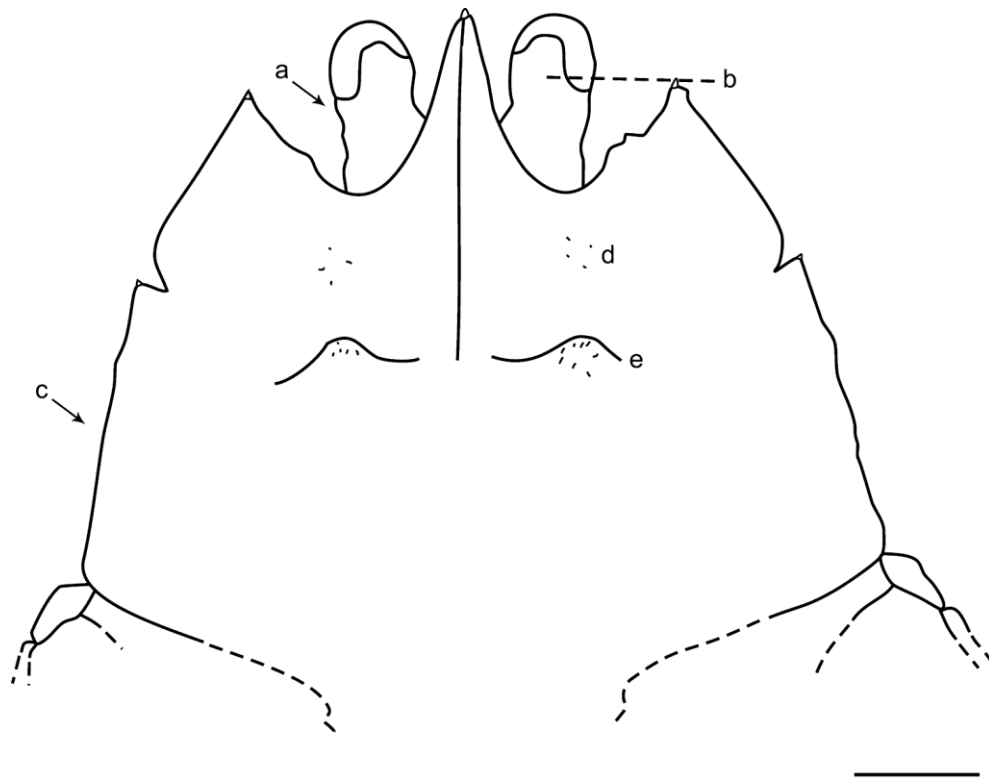


Figura 3. Vista dorsal da frente de indivíduo adulto de *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977. a) Pedúnculo e córneas normais (Caráter 0, Estado 0); b) Extremidade anterior dos lobos anterolaterais ultrapassa a base da córnea (Caráter 10, Estado 1); c) Demarcação entre os lobos hepáticos pouco definida (Caráter 15, Estado 0); d) Elevação rudimentar ou pouco pronunciada das proeminências epigástricas (Caráter 16, Estado 0); e) Elevação pronunciada dos lobos protogástricos (Caráter 18, Estado 1). Barra = 2,0 mm.

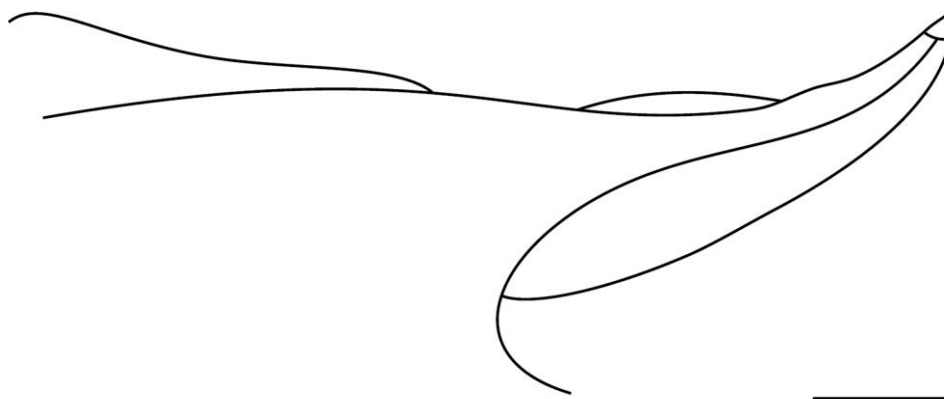


Figura 4. Vista lateral mostrando rostro curvado para cima (Caráter 4, Estado 0) e ausência de processo subrostral (Caráter 7, estado 0) em indivíduo adulto de *Aegla microphthalmalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994. Barra = 0,5 mm.

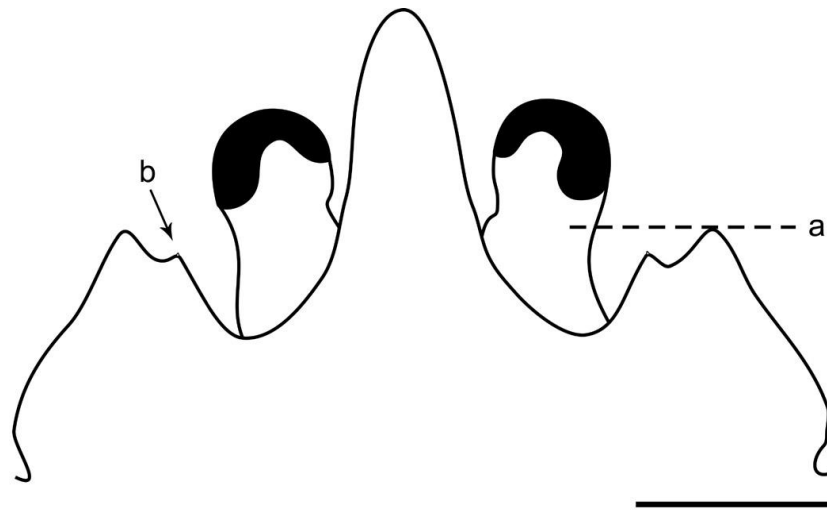


Figura 5. Vista dorsal da frente de indivíduo adulto de *Aegla paulensis* s. str. Schmitt, 1942. a) Extremidade anterior dos lobos anterolaterais não atingindo a base da córnea (Caráter 10, Estado 0); b) Espinho orbital rombudo com escama córnea terminal (Caráter 13, Estado 1). Barra = 2,0 mm.

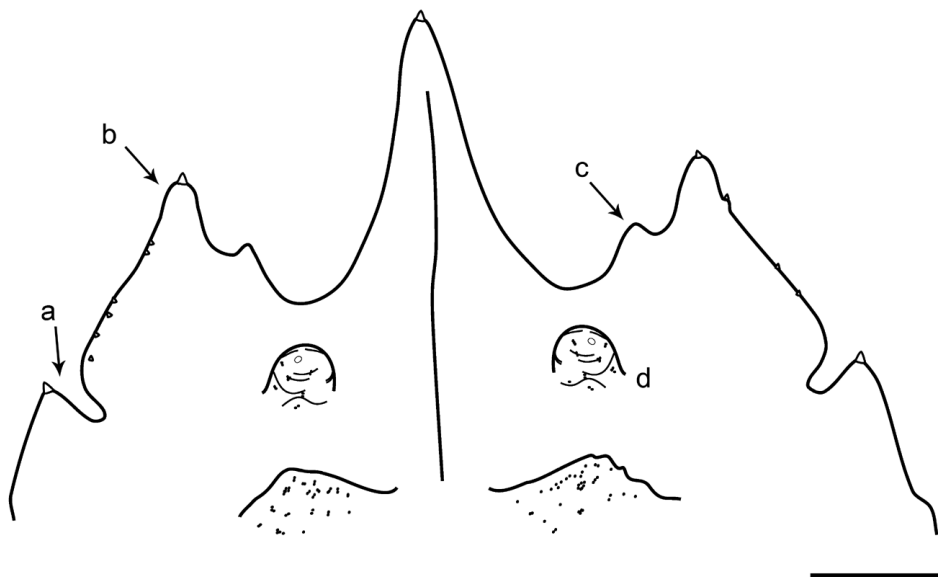


Figura 6. Vista dorsal da frente de indivíduo adulto de *Aegla castro* Schmitt, 1942. a) Margem anterior do primeiro lobo hepático formando ângulo nitidamente menor que 90° em relação à carena rostral (Caráter 14, Estado 1); b) Extremidade dos lobos anterolaterais rombuda com escama córnea terminal (Caráter 11, Estado 1); c) Espinhos orbitais rombudos sem escamas córneas terminais (Caráter 13, Estado 1); d) Elevação das proeminências epigástricas pronunciada (Caráter 16, Estado 1). Barra = 2,0 mm.

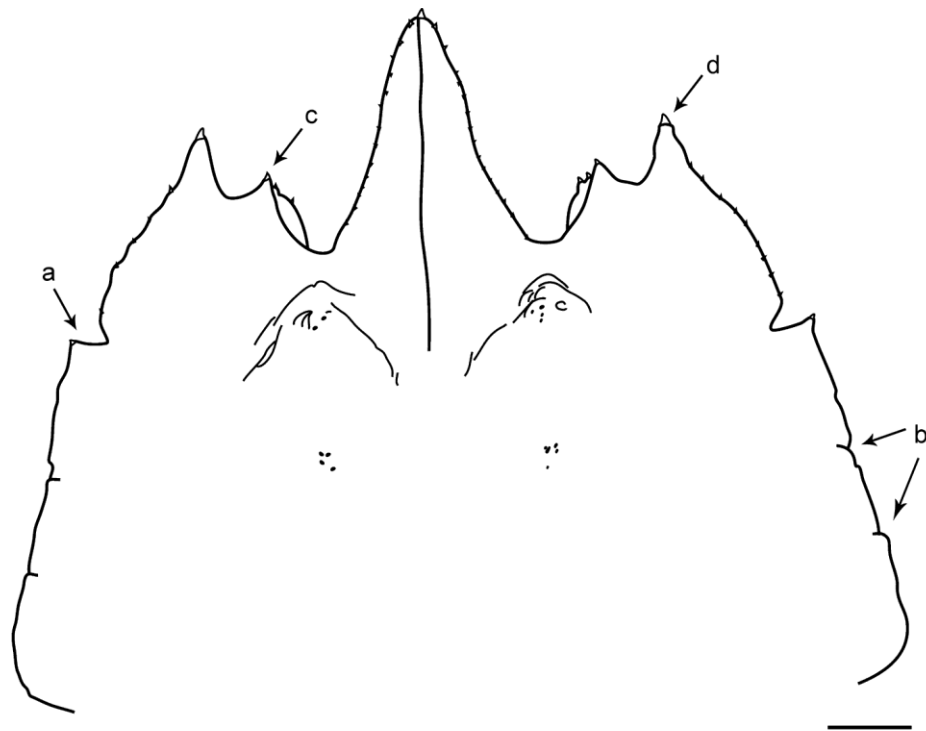


Figura 7. Vista dorsal da frente de indivíduo adulto de *Aegla* sp. 2 (Areado IV). a) Margem anterior do primeiro lobo hepático tendendo a formar ângulo de 90° em relação à carena rostral (Caráter 14, Estado 0); b) Demarcação entre os lobos hepáticos bem definida (Caráter 15, Estado 1); c) Espinhos orbitais pontiagudos (Caráter 13, Estado 0); d) Extremidade dos lobos anterolaterais pontiaguda (Caráter 11, Estado 0).

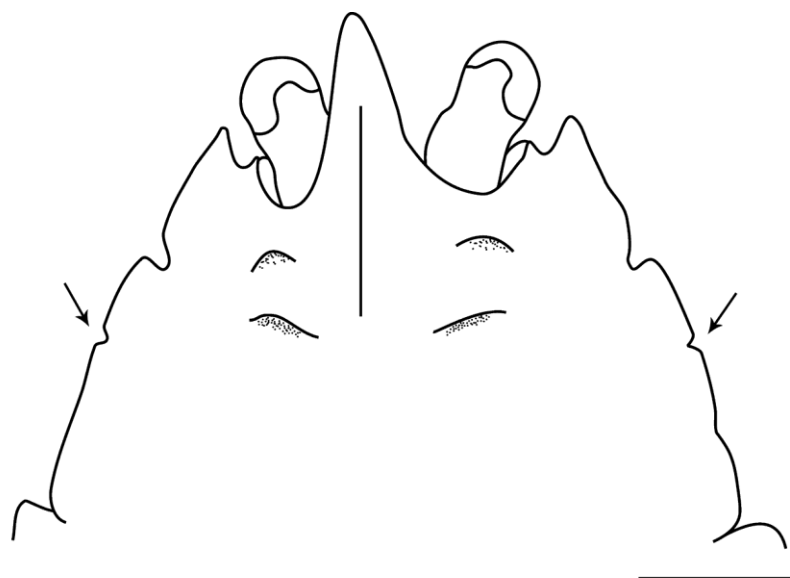


Figura 8. Vista dorsal da frente de indivíduo adulto de *Aegla paulensis* s. str. Schmitt, 1942 com demarcação entre os lobos hepáticos mais bem definida entre o primeiro e o segundo lobo (setas) (Caráter 15, Estado 1). Barra = 2,0 mm.

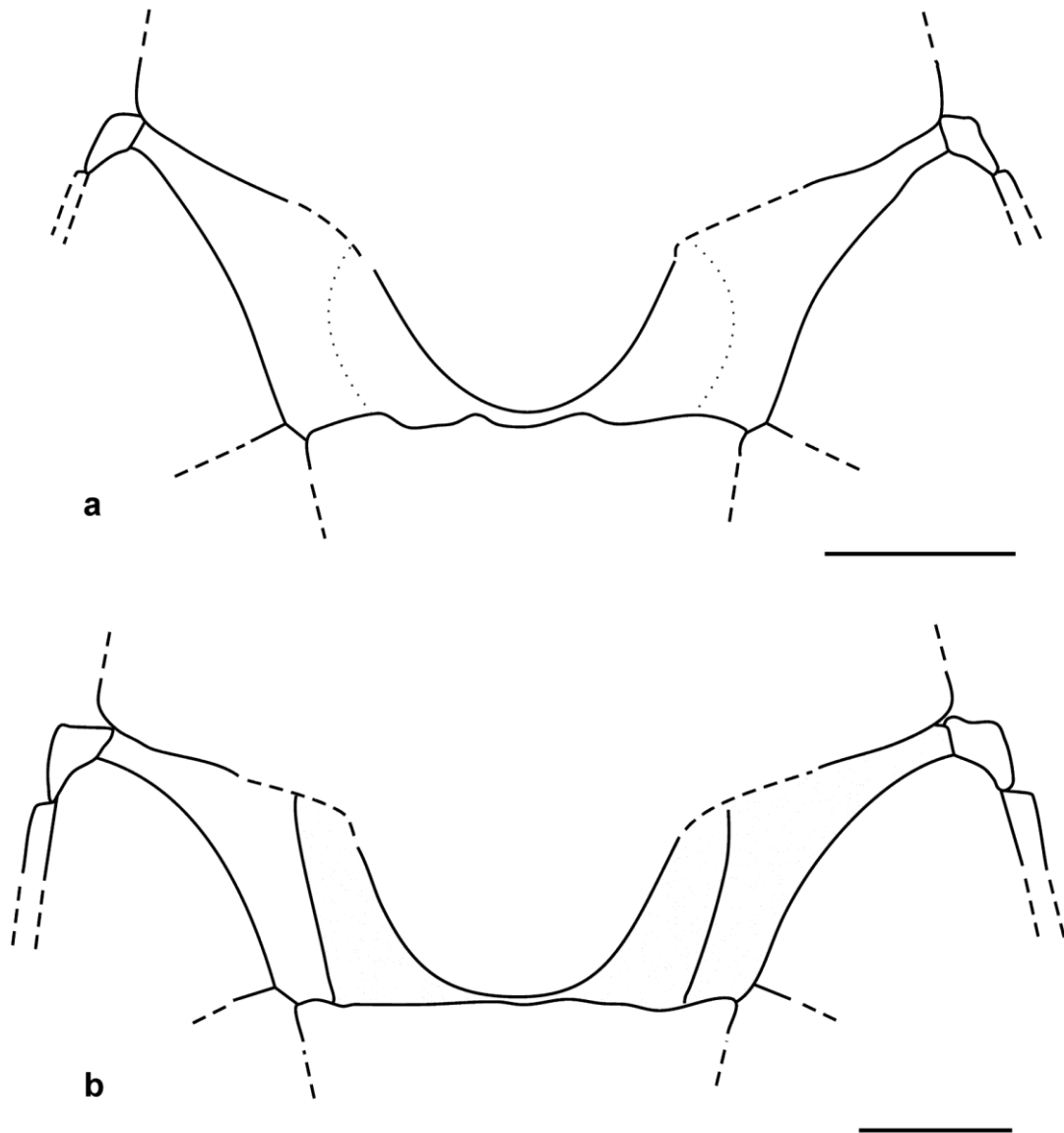


Figura 9. Vista dorsal da área branquial interior (área cinza). a) Bordo subdividindo em área interna destacada e área externa menos destacada ausente ou pouco definido em indivíduo adulto de *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Caráter 20, Estado 0); b) Bordo presente e bem definido em indivíduo adulto de *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015 (Caráter 20, Estado 1). Barras: a = 3,0 mm; b = 2,0 mm.

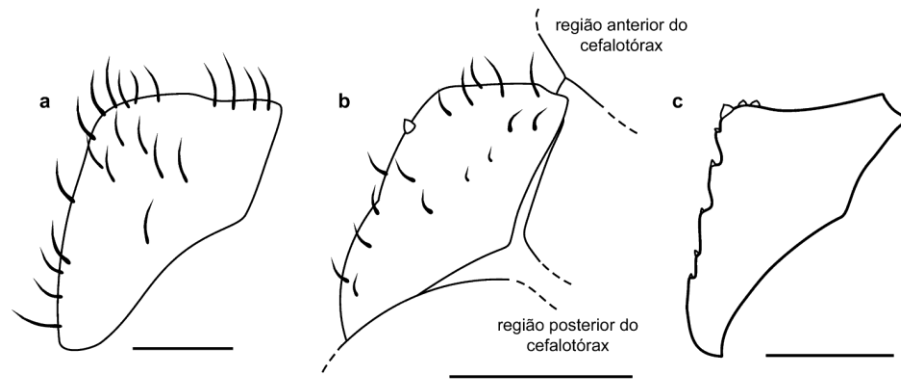


Figura 10. Vista dorsal da área epibranquial. a) Escamas córneas ausentes em indivíduo adulto de *Aegla paulensis* s. str. Schmitt, 1942 (Caráter 21, Estado 0); b) Escama córnea presente somente no ângulo anterolateral em indivíduo de *Aegla leptodactyla* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Caráter 21, Estado 0); c) Escama córnea presente no ângulo anterolateral e na margem lateral em indivíduo de *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015 (Caráter 21, Estado 1). Barras: a) 0,25 mm; b) 1,0 mm; c) 0,5 mm.

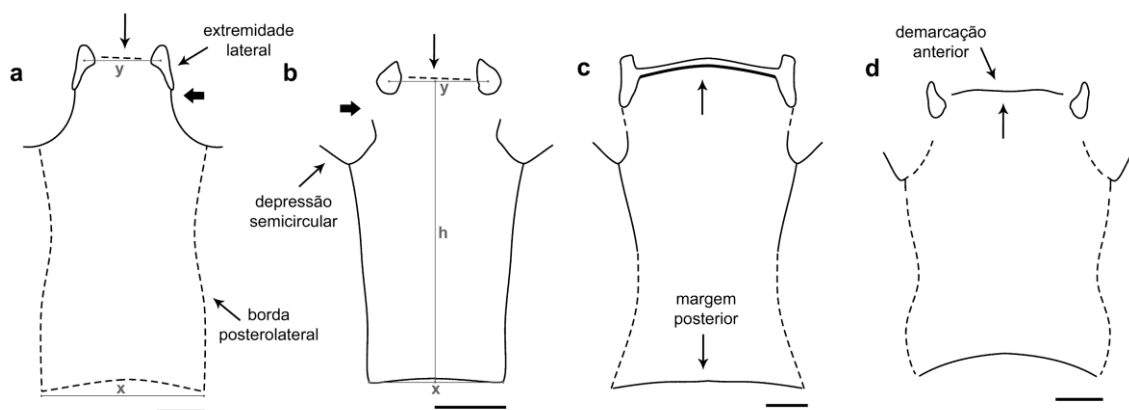


Figura 11. Vista dorsal esquemática dos tipos de aréolas. a) Aréola do tipo trapezoidal (Caráter 25, Estado 0), com extremidades laterais alongadas (Caráter 26, Estado 3), demarcação anterior ausente ou rudimentar (seta fina) (Caráter 27, Estado 0), depressões semicirculares demarcadas e retificadas em toda sua extensão (Caráter 28, Estado 3), continuidade entre as extremidades laterais e as depressões semicirculares presente (seta grossa) (Caráter 29, Estado 1), bordas posterolaterais ausentes ou rudimentares (Caráter 30, Estado 0) e margem posterior ausente ou rudimentar (Caráter 31, Estado 0) em indivíduo adulto de *Aegla franca* Schmitt, 1942; b) Aréola do tipo retangular (Caráter 25, Estado 1), com extremidades laterais com projeção anterior (Caráter 26, Estado 1), demarcação anterior ausente ou rudimentar (seta fina) (Caráter 27, Estado 0), depressões semicirculares demarcadas em toda sua extensão (linha contínua) (Caráter 28, Estado 1),

continuidade entre as extremidades laterais e as depressões semicirculares ausente (seta grossa) (Caráter 29, Estado 0) e bordas posterolaterais demarcadas em toda sua extensão (Caráter 30, Estado 1) em indivíduo adulto de *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998 (revalidada por Moraes, Tavares & Bueno, submetido); c) Aréola do tipo sub-retangular (Caráter 25, Estado 2), com extremidades laterais alongadas (Caráter 26, Estado 3), demarcação anterior nitidamente elevada (seta fina) (Caráter 27, Estado 2), depressões semicirculares demarcadas mais posteriormente (linha contínua) (Caráter 28, Estado 2) do que anteriormente (linha tracejada), bordas posterolaterais demarcadas mais anteriormente do que posteriormente (Caráter 30, Estado 2) e margem posterior bem demarcada em toda sua extensão em indivíduo adulto de *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979; d) Aréola do tipo subquadrada (Caráter 25, Estado 3), com extremidades laterais com projeção anterior (Caráter 26, Estado 1), demarcação anterior pouco elevada (seta fina) (Caráter 27, Estado 1), depressões semicirculares demarcadas mais posteriormente (linha contínua) do que anteriormente (linha tracejada) (Caráter 28, Estado 2) e margem posterior bem demarcada em toda sua extensão (Caráter 31, Estado 1) em indivíduo adulto de *Aegla leptochela* Bond-Buckup & Buckup 1994. Barras = 1,0 mm.

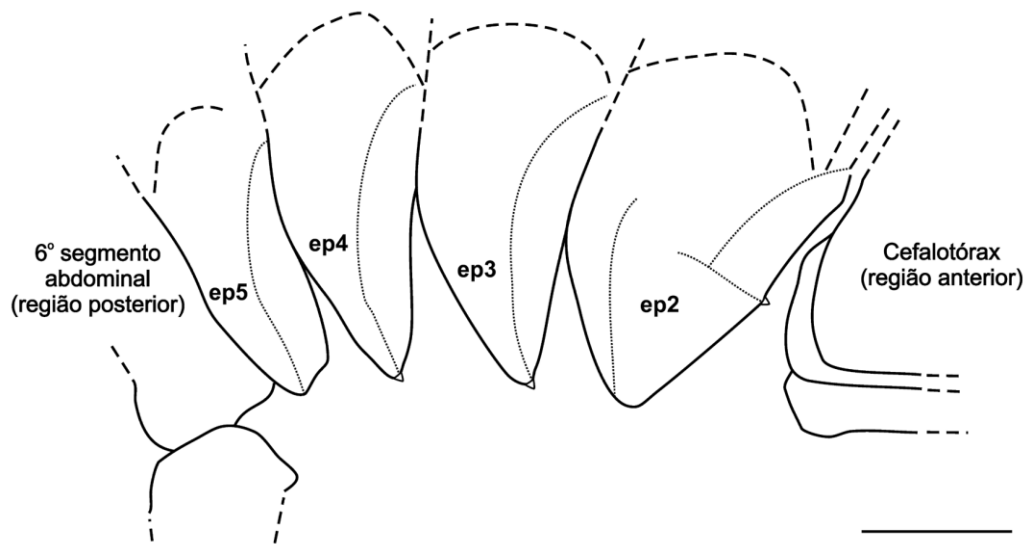


Figura 12. Vista lateral do abdome de indivíduo adulto de *Aegla franca* Schmitt, 1942 mostrando escamas córneas presentes no ângulo anterolateral do epímero do segundo segmento abdominal (ep2) (Caráter 32, Estado 1) e nos ângulos ventrais dos epímeros dos terceiro e quarto segmentos abdominais (ep3 e ep4) (Caracteres 33 e 34, Estado 1), e escama córnea ausente no ângulo ventral do epímero do quinto segmento abdominal (ep5) (Caráter 35, Estado 0). Barra = 2,0 mm.

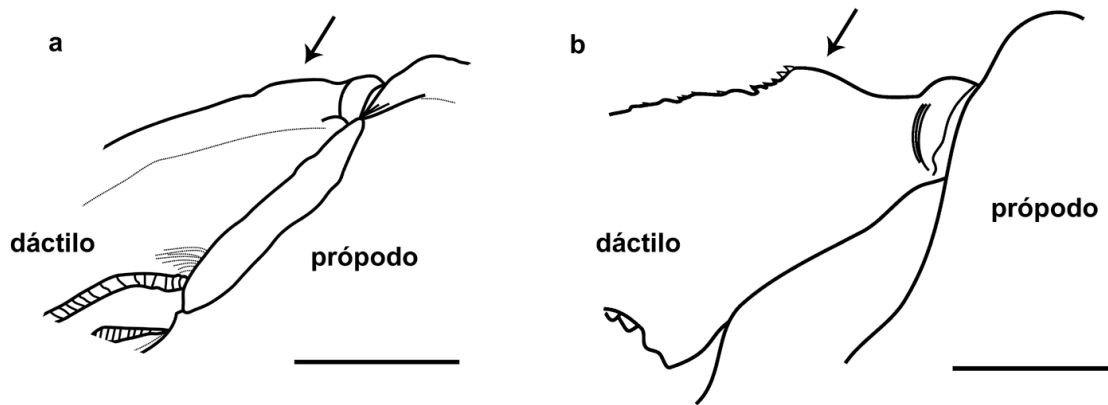


Figura 13. Vista dorsal dos dactilos dos quelípodos em indivíduos adultos. a) Lobo na região proximal da margem dorsal do dactilo do quelípodo ausente em *Aegla quilombola* n. sp., em preparação. (Caráter 36, Estado 1); b) Lobo na região proximal da margem dorsal do dactilo do quelípodo presente em *Aegla rosanae* Campos Jr., 1998 (revalidada por Moraes, Tavares & Bueno, submetido) (Caráter 36, Estado 0). Setas indicam o local do lobo ou a presença do lobo. Barras: a = 3,0 mm; b = 1,0 mm.

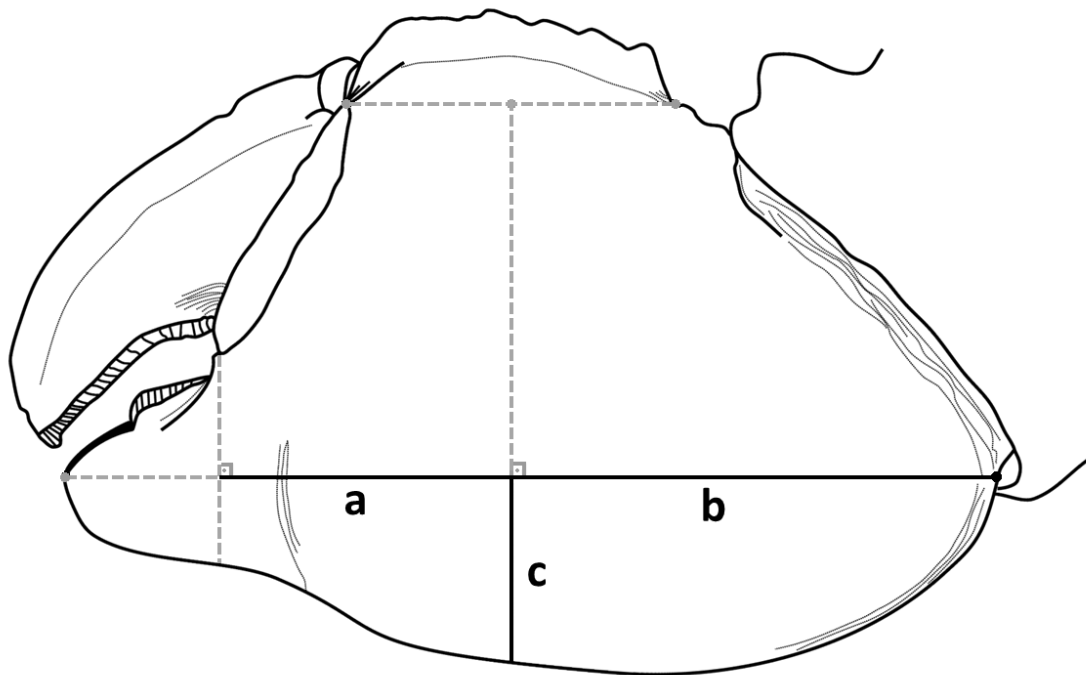


Figura 14. Vista dorsal da quela de indivíduo adulto de *Aegla quilombola* n. sp., em preparação mostrando as medidas retiradas para responder ao caráter “altura da palma da quela maior”, em que é feita a razão entre o tamanho de “a” + “b” pelo de “c” para decidir entre uma palma baixa (razão $\geq 4,50$; Caráter 38, Estado 0) e uma palma alta (razão $< 4,50$; Caráter 38, Estado 1). Barra = 3,0 mm.

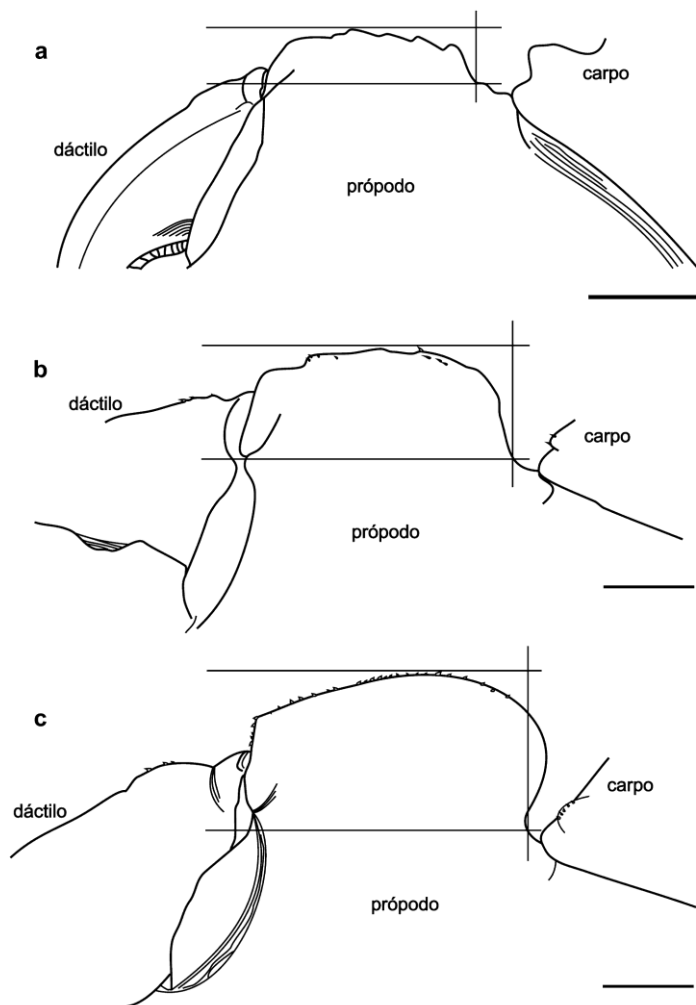


Figura 15. Vista dorsal das cristas palmares em indivíduos adultos. a) Crista palmar do tipo rudimentar em *Aegla quilombola* n. sp., em preparação (Caracteres 39 e 40, Estado 0); b) Crista palmar do tipo retangular em *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Caracteres 39 e 40, Estado 1); c) Crista palmar do tipo disciforme em *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Caracteres 39 e 40, Estado 2). Os traços mostram as diferenças de elevação e de curvatura da margem posterior das cristas. Barras: a, c = 3,0 mm; b = 2,0 mm.

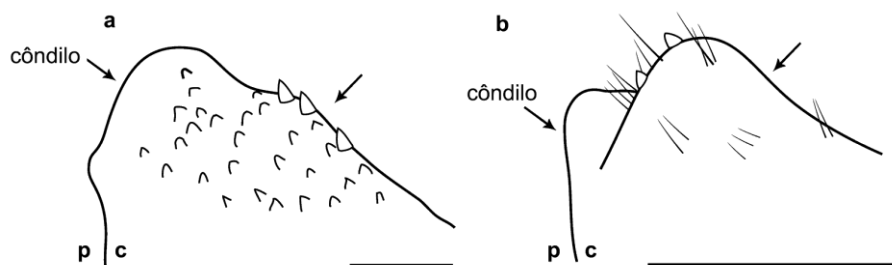


Figura 16. Vista dorsal do ângulo anterodorsal dos carpos dos quelípodos. a) Rudimentar em indivíduo adulto de *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (seta) (Caráter 45, Estado 0); b) Bem definido e rombudo em indivíduo adulto de *Aegla jaragua* n. sp., submetido (seta) (Caráter 45, Estado 1). “p” e “c” correspondem a própodo e carpo, respectivamente. Barras = 1,0mm.

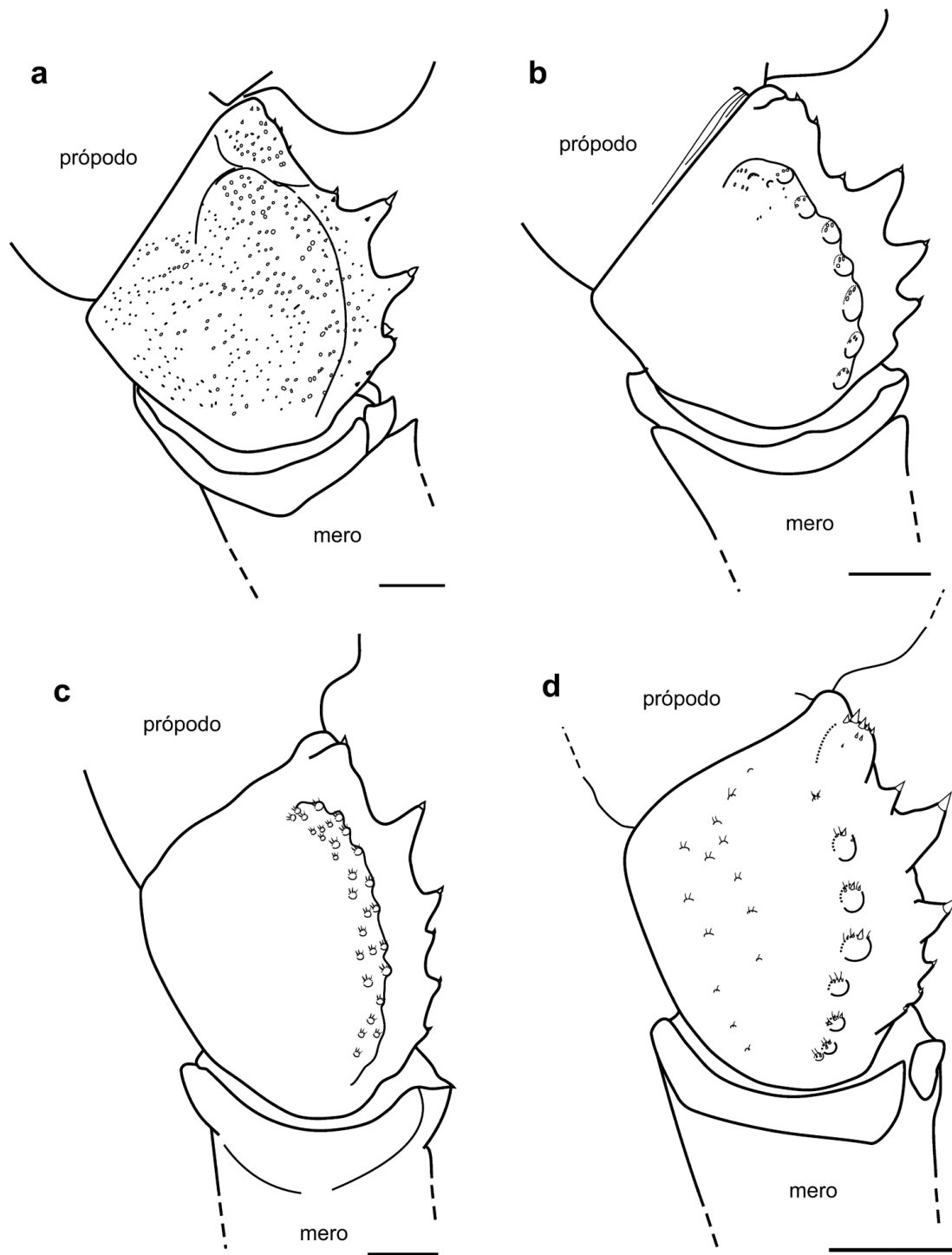


Figura 17. Vista dorsal da ornamentação das cristas carpais dos quelípodos. a) Sem tubérculos em indivíduo adulto de *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Caráter 46, Estado 0); b) Com fileira de tubérculos altos e justapostos em indivíduo adulto de *Aegla castro* Schmitt, 1942 (Caráter 46, Estado 2); c) Com fileira de tubérculos baixos e justapostos em indivíduo adulto de *Aegla leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Caráter 46, Estado 1); d) Com fileira de tubérculos separados em indivíduo adulto de *Aegla franca* Schmitt, 1942 (Caráter 46, Estado 3). Barras: a, b, d = 2,0 mm; c = 1,0 mm.

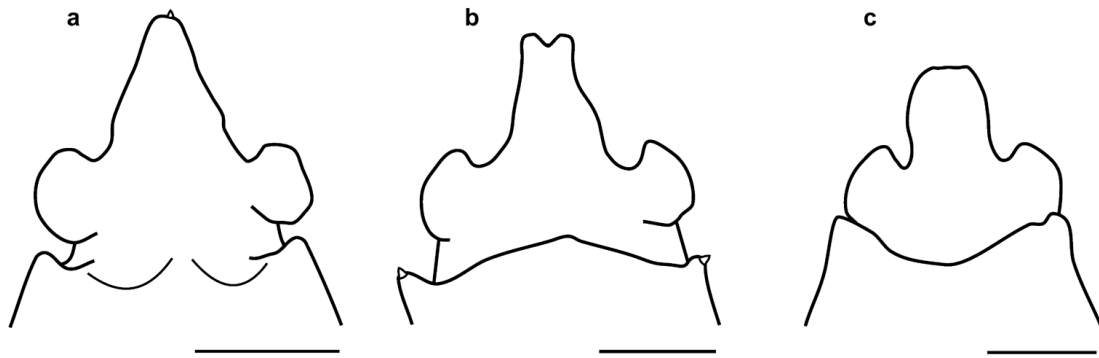


Figura 18. Vista ventral do terceiro esternito torácico em indivíduos adultos. a) Extremidade anterior do terceiro esternito do tipo “tapered” em *Aegla castro* Schmitt, 1942 (Caráter 47, Estado 0); b) Extremidade anterior do tipo “truncado” em *Aegla franca* Schmitt, 1942 (Caráter 47, Estado 1); c) Extremidade anterior do tipo “truncado” em *Aegla jaragua* n. sp., submetido (Caráter 47, Estado 1). Barras = 1,0 mm.

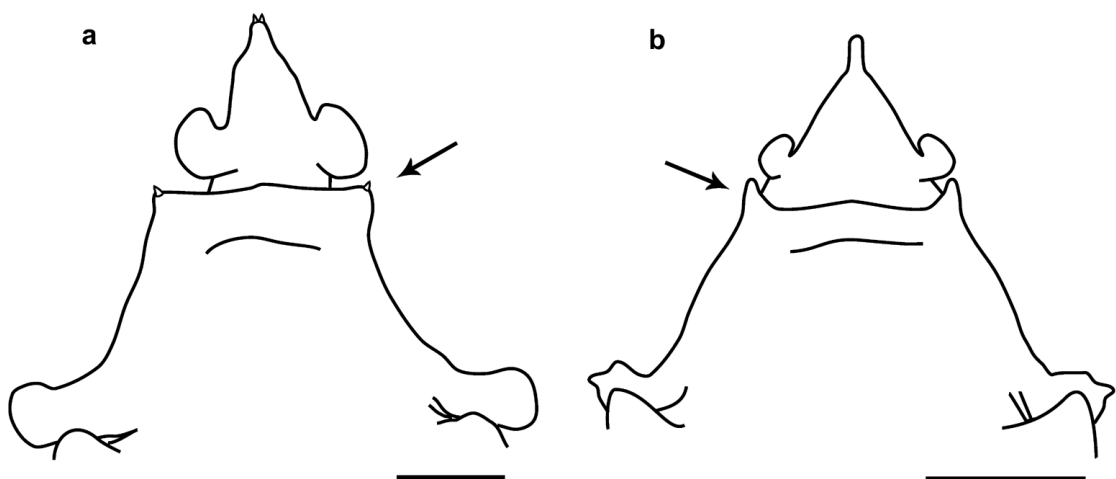


Figura 19. Caracteres Vista ventral dos terceiro e quarto esternitos torácicos em indivíduos adultos. a) Extremidade anterior do esternito 3 do tipo “abrupto” (Caráter 47, Estado 2) e ângulos anterolaterais do esternito 4 com projeção rudimentar (seta) (Caráter 48, Estado 0) em *Aegla lancinhas* Bond-Buckup & Buckup, 2015; b) Extremidade anterior do esternito 3 do tipo “abrupto” (Caráter 47, Estado 2) e ângulos anterolaterais do esternito 4 com projeção desenvolvida (seta) (Caráter 48, Estado 1) em *Aegla microphthalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994. Barras = 1,0 mm.

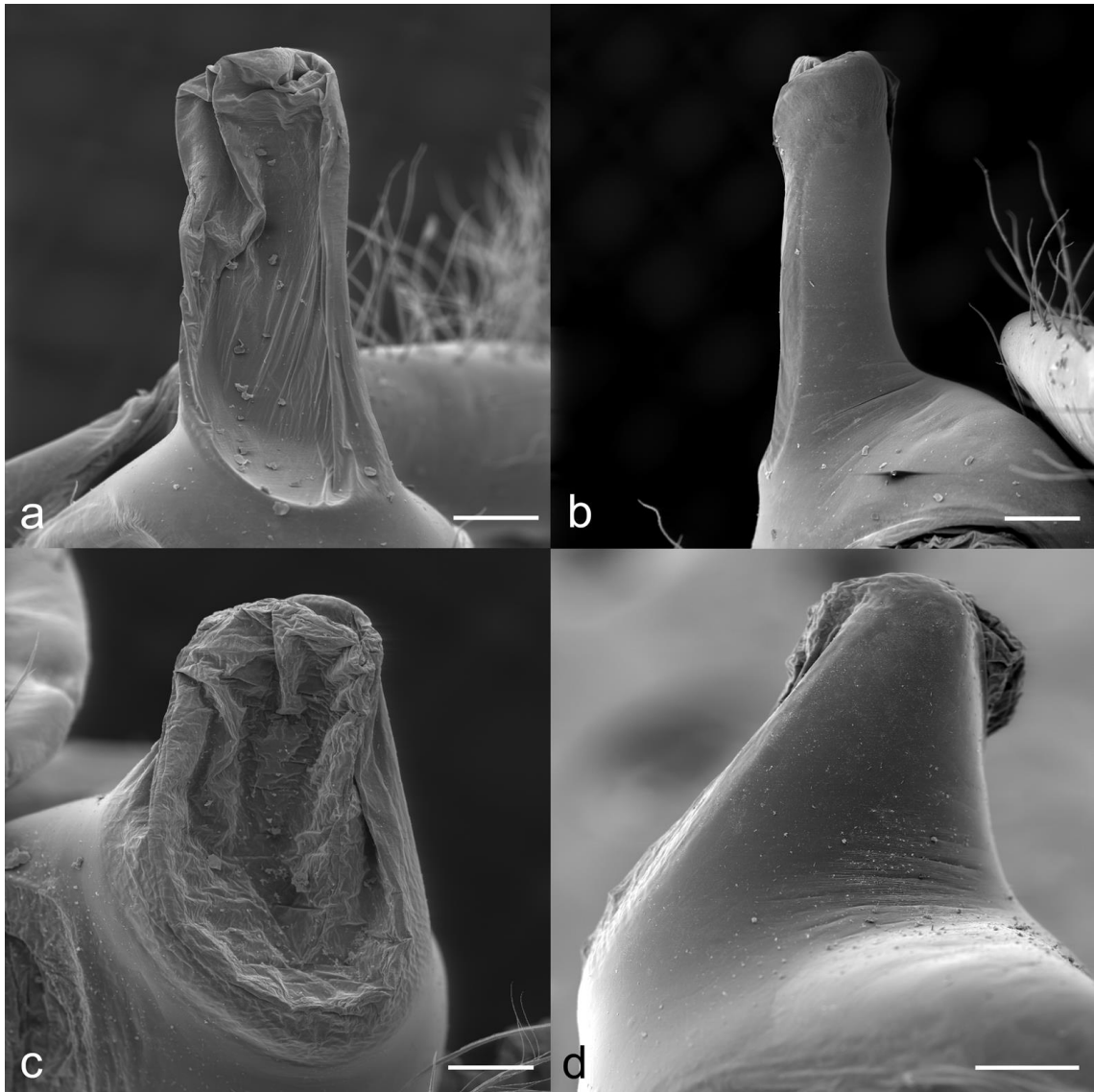


Figura 20. Microscopia Eletrônica de Varredura dos tubos sexuais de indivíduos adultos. a) Vista dorsal de tubo sexual longo de *Aegla jaragua* n. sp., submetido (Caráter 49, Estado 0); b) Vista ventral de tubo sexual longo de *Aegla jaragua* n. sp., submetido (Caráter 49, Estado 0); c) Vista dorsal de tubo sexual curto de *Aegla quilombola* n. sp., em preparação (Caráter 49, Estado 1); d) Vista ventral de tubo sexual curto de *Aegla quilombola* n. sp., em preparação (Caráter 49, Estado 1). Escalas = a, b = 200 μ m; c, d = 100 μ m.

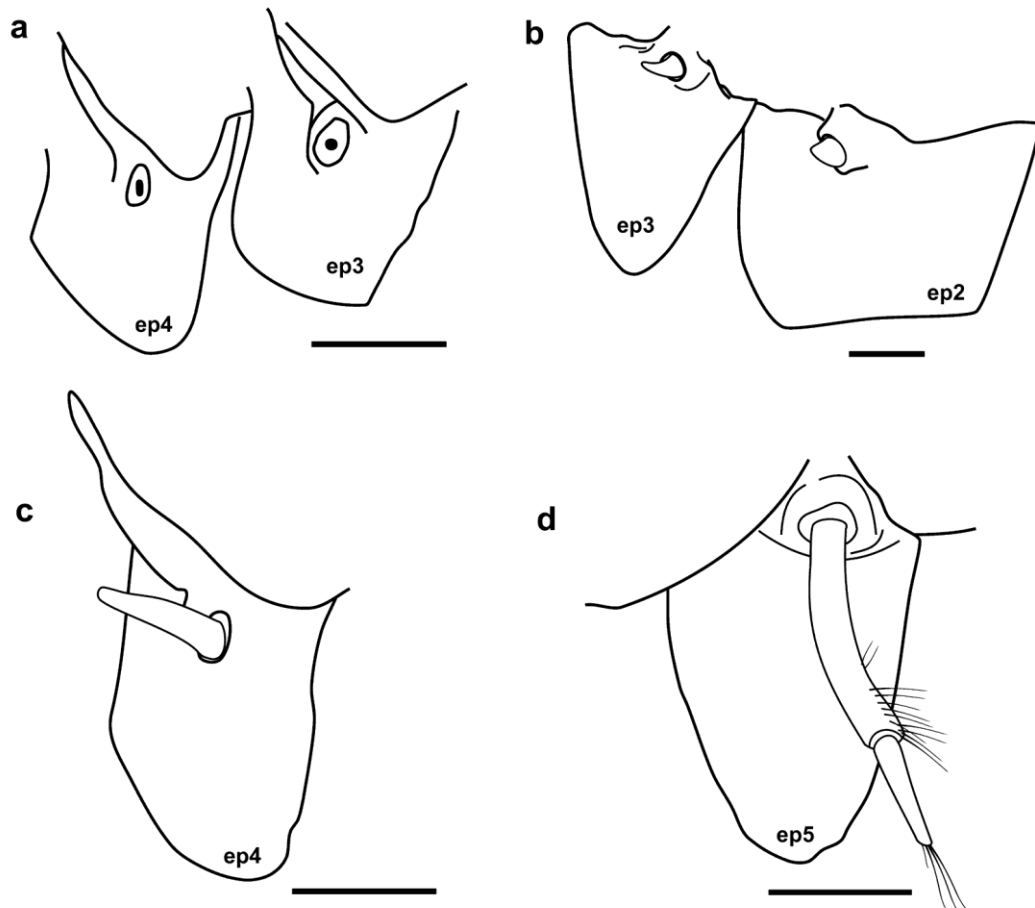


Figura 21. Vista ventral com abdome rebatido mostrando os tipos de pleópodes rudimentares encontrados em machos adultos. a) Ausentes em *Aegla jaragua* n. sp., submetido (Caracteres 50 a 53, Estado 0); b) Brotos em *Aegla* sp. 1 (Lago Subterrâneo) (Caracteres 50 a 53, Estado 1); c) Digitiformes unissegmentados em *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Caracteres 50 a 53, Estado 2); d) Digitiformes bissegmentados em *Aegla* sp. 1 (Lago Subterrâneo) (Caracteres 50 a 53, Estado 3). Barras = 1,0 mm.

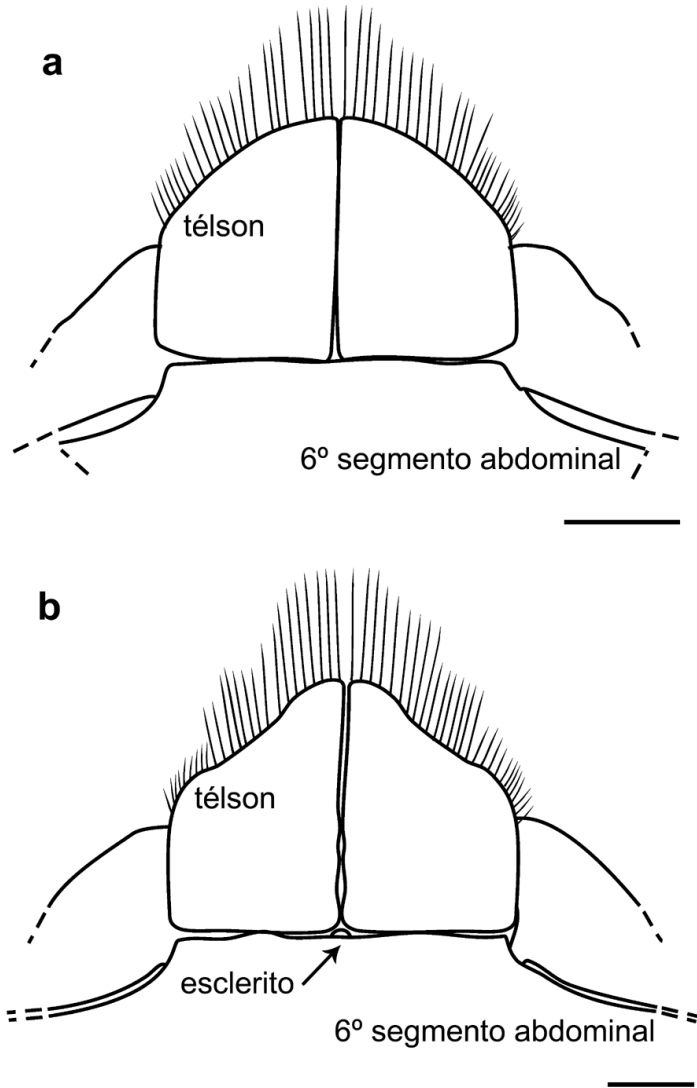


Figura 22. Vista ventral do animal mostrando télson e sexto segmento abdominal. a) Margem posterolateral do télson distinta da margem anterolateral e reta (Caráter 54, Estado 1) e esclerito totalmente oculto sob o sexto segmento abdominal em *Aegla quilombola* n. sp., em preparação (Caráter 56, Estado 0); b) Margem posterolateral do télson distinta da margem anterolateral e côncava (Caráter 54, Estado 2) e esclerito parcialmente oculto sob o sexto segmento abdominal em *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Caráter 56, Estado 1). Barras = 2,0 mm.

Matriz de dados

Terminais	Caracteres					
	000000000 0123456789	111111111 0123456789	222221222 0123456789	333333333 0123456789	444444444 0123456789	5555555 0123456
<i>Aegla papudo</i>	0001000100	1000000101	0101021210	2111000011	1110012200	1000001
<i>A. laevis</i>	0011000110	1010110101	0111022210	2011101011	1111122100	0333111
<i>A. bahamondei</i>	0001100110	1010110101	1111022211	1111110011	1111122200	0000110
<i>A. brevipalma</i>	0001110110	0112000101	0110021210	0111100011	1110001010	0000110
<i>A. camargoii</i>	0101110110	0111000001	1111022241	1100000011	1110011010	0111111
<i>A. castro</i>	0001010110	1010111111	1111010211	1111100011	1010102010	0111110
<i>A. cavernicola</i>	1101110111	1000110001	1010023011	1101101100	2011100111	0111211
<i>A. franca</i>	0001110110	1010110111	1111103111	2011101010	1000023110	1111211
<i>A. japi</i>	0110110110	0111111111	1011122110	2100101111	2111112100	0111010
<i>A. jaragua</i>	0111110100	0111011101	0011021210	2110000112	2111111110	0001111
<i>A. jarai</i>	0001110110	0011111101	0111021240	1101100011	1111113010	0000111
<i>A. jundiai</i>	0110111110	0111011010	1011012210	1100000111	1111112100	0000110
<i>A. lancinhas</i>	0011110110	0010111101	1111021210	3100001101	1000012200	0110111
<i>A. lata</i>	0001110110	0010111111	0111013231	1101100111	1111102010	1111110
<i>A. leptochela</i>	1100110111	0101111111	0110032000	0110001100	0000011011	0112111
<i>A. leptodactyla</i>	0001110110	0000110011	1111022110	1100000001	0000023200	0000110
<i>A. marginata</i>	0011110110	0101010111	0111021240	1000001110	0000011210	1111010
<i>A. microphthalma</i>	21010100 --	1001111001	1111032231	1101100000	0000011011	2111010
<i>A. muelleri</i>	0011110110	0112100001	0110031210	0100000101	1000011011	0000111
<i>A. oblata</i>	0111110110	0112000001	0110103010	2100000011	1110011010	1111111
<i>A. odebrechtii</i>	0111010110	0001111100	1110013011	1000000012	2111102010	0000110
<i>A. parana</i>	0001110110	1011110001	1111003141	1111101101	1010023110	0000111
<i>A. parva</i>	0001110110	0011000101	0111021240	1111101101	1000011011	1111110
<i>A. paulensis</i>	0011110110	0111111111	1011123210	2100000111	1111112010	1222111
<i>A. perobae</i>	0010110110	1100000101	0111103111	2011101111	1011101010	2322111
<i>A. pomerana</i>	0011010110	0112100111	0111021210	1111100111	1010011110	0000211
<i>A. quilombola</i>	0101110111	1111101111	0111022110	1110001110	1000012011	1111110
<i>A. rosanae</i>	0011011110	1111111010	0111012200	0011000111	1111112200	1112110
<i>A. schmitti</i>	0001010111	1000110101	0110022111	1111101101	2111100010	1111211
<i>A. singularis</i>	0001110110	1000111111	1111023111	1111100011	1001122011	0000110
<i>A. spinipalma</i>	0001110110	0010000101	1111001211	1111101111	1001121110	1111110
<i>A. spinosa</i>	0001110110	0012110001	0111022241	1111100011	1010023010	0000111
<i>A. strinatii</i>	0111110111	1011111101	0110020210	1111101101	1010102210	0000211
<i>A. vanini</i>	0111110110	0112101101	1011121020	1010001111	1111112100	1111010
<i>Aegla</i> sp. 1	0011010110	0100011101	1111021240	1100000101	1001121200	3333211
<i>Aegla</i> sp. 2	1011110111	1010011101	1111123001	0011101112	2010011010	1111111
<i>Aegla</i> sp. 3	0111100111	1010111011	0111121201	0001101112	2011112210	2222111
<i>Aegla</i> sp. 4	1011100111	0001111111	0111123201	0010001111	1000011011	1111111

Cladogramas

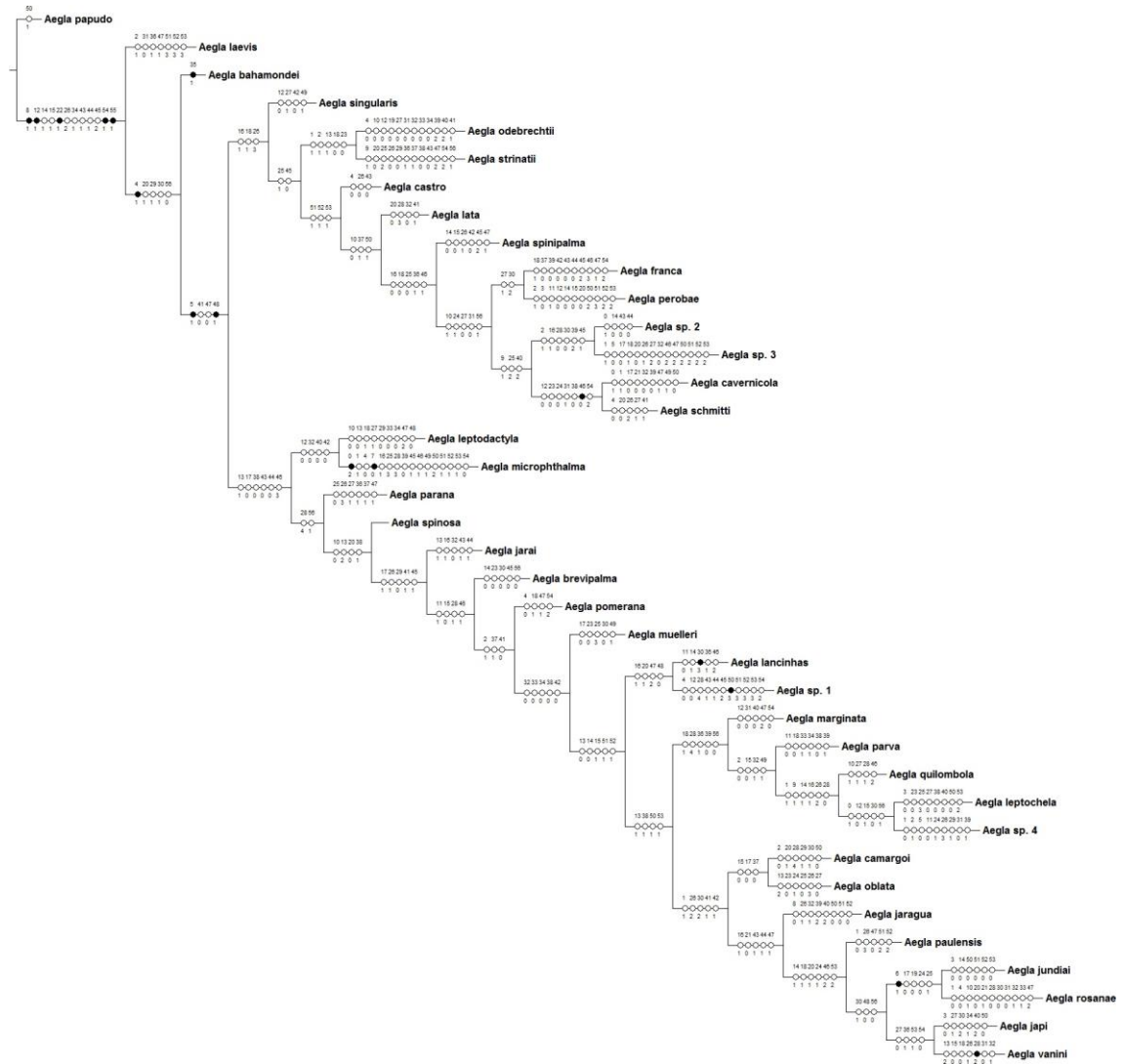


Figura 23. Hipótese de relacionamento de 38 espécies do gênero *Aegla* Leach, 1820. Topologia encontrada durante análise de parcimônia em TNT (L = 418; Ci = 0,20; Ri = 0,47). Representação da otimização dos caracteres por ACCTRAN. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos e círculos brancos caracteres homoplásticos. Números acima dos círculos correspondem aos caracteres e os números abaixo, aos estados de caráter.

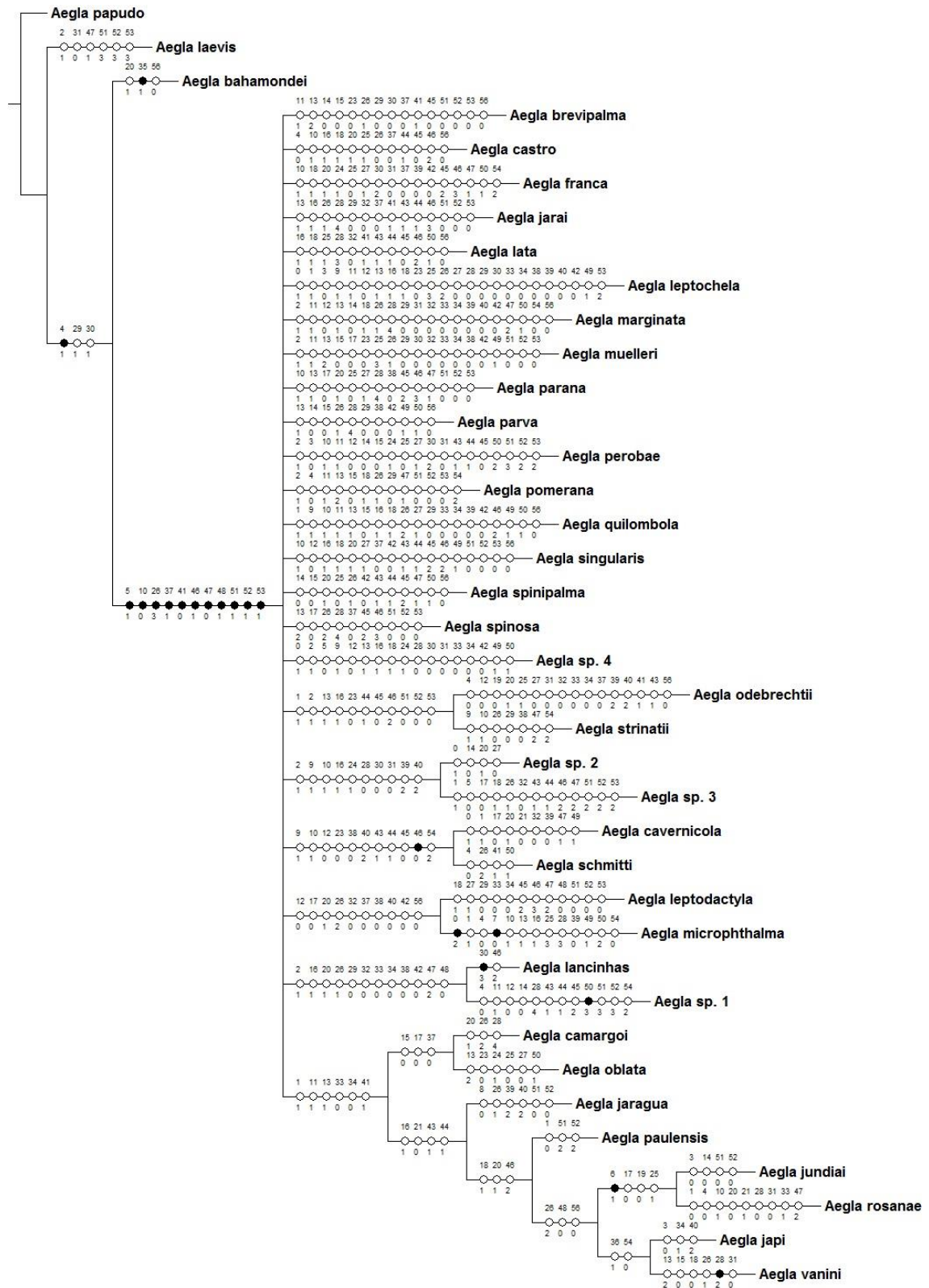


Figura 24. Consenso estrito gerado a partir das seis árvores mais parcimoniosas obtidas com base em 38 espécies do gênero *Aegla* Leach, 1820 (L = 561; CI = 0,14; RI = 0,24). Círculos pretos representam caracteres não ambíguos e círculos brancos caracteres homoplásticos. Números acima dos círculos correspondem aos caracteres e os números abaixo, aos estados de caráter.

Discussão

A topologia com otimização ACCTRAN

A árvore apresentada na figura 23 foi enraizada em *Aegla papudo*, sendo esta espécie a mais basal. O ramo que liga *A. papudo* com o restante das espécies é sustentado por cinco caracteres não ambíguos (caracteres 8, 12, 22, 54 e 55) e por sete homoplasias (14, 15, 26, 34, 43, 44 e 45). A primeira espécie a se separar do restante do grupo é *A. laevis*, em seguida vem *A. bahamondei* formando um grupo monofilético com as eglas do grupo interno com base em um caráter não ambíguo (caráter 4) e quatro homoplasias (20, 29, 30, 56).

As autapomorfias foram: processo subrostral ausente em *Aegla microphthalma* (caráter 7, estado 0); barra da porção posterior do cefalotórax aproximadamente longitudinal ou voltada para baixo em *Aegla papudo* (caráter 23, estado 0), escama córnea presente no ângulo ventral do epímero do quinto segmento abdominal de *Aegla bahamondei* (caráter 35, estado 1) e sutura longitudinal do télson ausente em *Aegla papudo* (caráter 55, estado 0).

As espécies que compõem o grupo interno formaram dois grandes clados, um composto por (*Aegla singularis* ((*Aegla odebrechtii*, *Aegla strinatii*) (*Aegla castro* (*Aegla lata* (*Aegla spinipalma* ((*Aegla franca*, *Aegla perobae*) ((*Aegla cavernicola*, *Aegla schmitti*) (*Aegla* sp. 2, *Aegla* sp. 3))))))))), todos sustentados por homoplasias, com exceção de *Aegla cavernicola* e *A. schmitti* que compartilham o caráter 46 não ambíguo (carpos dos quelípodos com cristas carpais sem tubérculos). Dentro deste clado, uma informação interessante é encontrar cinco espécies do Vale do Ribeira ocorrendo juntas:

Aegla cavernicola, *Aegla schmitti*, *Aegla* sp. 2 e *Aegla* sp. 3 formando um grupo monofilético e *Aegla strinatii* em parafiletismo com elas, mas ainda dentro de um grande clado em comum.

O segundo grande clado, maior que o anterior, é composto pelo restante das espécies e tem a seguinte disposição: ((*Aegla leptodactyla*, *Aegla microphthalma*) (*Aegla parana* (*Aegla spinosa* (*Aegla jarai* (*Aegla brevipalma* (*Aegla pomerana* (*Aegla muelleri* ((*Aegla lancinhas*, *Aegla* sp. 1) ((*Aegla marginata* (*Aegla parva* (*Aegla quilombola* (*Aegla leptochela*, *Aegla* sp.4)))))) ((*Aegla camargoi*, *Aegla oblata*) (*Aegla jaragua* (*Aegla paulensis* ((*Aegla jundiai*, *Aegla rosanae*) (*Aegla japi*, *Aegla vanini*)))))))))). Todos os clados são sustentados por sinapomorfias homoplásticas, exceto pelo caráter 6 (estado 1 – escamas ausentes na carena rostral) que sustenta sem ambiguidade o grupo *Aegla jundiai*–*Aegla rosanae*.

O fato de *Aegla singularis*, *Aegla spinipalma* e *Aegla muelleri* estarem imersas nesses dois grandes clados sugerem, então, o não-monofiletismo do clado C para esses dados e essa topologia obtida. Nos cladogramas apresentados por Pérez-Losada *et al.* (2004), *Aegla singularis* pertence ao clado D, *Aegla muelleri* ao clado E e *A. spinipalma* apareceu, em um caso, no clado E e, no outro caso, em politomia com os clados C, D e E.

Um dos objetivos deste capítulo era verificar as posições filogenéticas de *Aegla leptochela* e de *Aegla marginata*. No artigo de Pérez-Losada *et al.* (2004) *Aegla leptochela* (uma espécie com ocorrência na Bacia do Rio Ribeira de Iguape) aparece alocada como irmã de *Aegla marginata* (da bacia do Ribeira de Iguape) no clado E, enquanto que a *Aegla marginata* com ocorrência na Bacia Litorânea se encontra ora no clado C ora no clado D. Após o que foi apresentado no capítulo 2 desta tese, considera-se que *Aegla marginata* da bacia do Ribeira de Iguape é *Aegla quilombola* n. sp., in

prep., ou seja, os resultados aqui apresentados mostram, assim como Pérez-Losada *et al.* (2004), que *Aegla leptochela* e *Aegla quilombola* são espécies próximas, entretanto, estão realmente mais próximas de outras espécies do clado C, como *Aegla parva*, *Aegla oblata*, *Aegla camargoi* e as espécies do complexo *Aegla paulensis* (capítulo 1). *Aegla marginata* s. str. (Bacia Litorânea), então, apresenta-se separada de *Aegla quilombola*, reforçando a hipótese de que são diferentes espécies, como sugerido em Pérez-Losada *et al.* (2004) e no capítulo 2 desta tese.

A respeito do complexo *Aegla paulensis*, os resultados desta topologia sugerem a separação em diferentes espécies, entretanto, são espécies bastante próximas filogeneticamente, exceto por *Aegla lancinhas*. Em comparação à árvore bayesiana proposta no capítulo 1 desta tese, também é possível notar a relação próxima entre as espécies da Bacia do Tietê (*Aegla paulensis* s. str., *Aegla japi*, *Aegla jaragua*, *Aegla jundiai* e *Aegla vanini*), enquanto que *Aegla rosanae* (Bacia do Paraíba do Sul) e *Aegla lancinhas* (Bacia do Ribeira de Iguape) estão mais distantes. No capítulo 1 mostra-se que *Aegla rosanae* forma um grupo monofilético com *Aegla perobae* e *Aegla franca*, no entanto, aqui *Aegla perobae* e *Aegla franca* também são espécies irmãs, mas encontram-se no outro grande clado, mais próximas de *Aegla cavernicola*, *Aegla schmitti*, *Aegla* sp. 2 e *Aegla* sp. 3. Nesse caso, os resultados moleculares e morfológicos não se complementam, mas quando se compara a morfologia dos exemplares dessas espécies, é plenamente aceitável colocar *Aegla rosanae* mais próxima de *Aegla paulensis* s. lat. do que de *Aegla franca* e *Aegla perobae*. Em relação ao estudo de Pérez-Losada *et al.* (2004) não é possível fazer uma discussão, pois *Aegla franca* não foi incluída naquelas análises.

Outra espécie considerada nestas análises morfológicas e que não foi considerada nos estudos moleculares até hoje foi *Aegla lata*. Os resultados aqui

apresentados mostram essa espécie no primeiro grande clado proposto formando grupo monofilético com *Aegla spinipalma*, *Aegla franca*, *Aegla perobae*, *Aegla cavernicola*, *Aegla schmitti*, *Aegla* sp. 2 e *Aegla* sp. 3.

Em relação às demais espécies, pontos interessantes nessa topologia são, ainda, encontrar *Aegla parana* e *Aegla spinosa* próximas, pois são realmente muito semelhantes morfológicamente. Esperava-se, inclusive, que essas duas espécies se relacionassem de maneira mais próxima com *Aegla parva*, entretanto, isso não ocorreu. Nesse ponto vale ressaltar que *Aegla parana* e *Aegla parva* provavelmente formem complexos de diferentes espécies por apresentarem ampla distribuição geográfica e por terem sido observadas diferenças morfológicas importantes durante este estudo em diferentes populações. No caso de *Aegla parana*, este fato está também registrado por Pérez-Losada *et al.* (2004), os quais sugerem que esta seria uma espécie parafilética.

Além disso, muitos dos espécimes aqui utilizados não são oriundos das localidades-tipo, mas são parátipos de outras localidades ou foram identificados por especialistas. Entretanto, encontram-se outras populações, como *Aegla castro*, *Aegla pomerana* e *Aegla jarai* que têm registro para diferentes bacias hidrográficas e podem compor espécies diferentes, o que pode justificar as relações não resolvidas encontradas neste estudo.

Para as espécies de ambiente subterrâneo, constatamos, com base nesses resultados, que houve ao menos dois momentos em que os ancestrais desses animais colonizaram ambientes subterrâneos distintos, uma vez que cada grande clado possui um grupo monofilético de espécies estigobiontes ou estigófilas. Sugere-se, então, que tenham ocorrido invasões múltiplas do ambiente hipógeo e que as espécies estigobiontes não são irmãs recíprocas exclusivas, podendo ocorrer populações de espécies estigófilas, estigobiontes e de meio epígeo que sejam próximas filogeneticamente. Uma outra

interpretação sobre essas relações é demonstrada no trabalho de Fernandes *et al.* (2013), onde os autores estudaram as espécies da mesma região que tratamos aqui (Alto Ribeira) e sugerem que diferentes espécies de ambiente epígeo ancestrais colonizaram ambientes subterrâneos, mas foram extintas e que, dessa maneira, espécies estigobiontes recentes podem aparecer dispersas numa árvore filogenética uma vez que elas não têm relação direta com as espécies estigófilas ou de ambiente epígeo simpátricas recentes.

O Consenso Estrito

A topologia de consenso estrito, gerada a partir dos seis cladogramas mais parcimoniosos obtidos, separa o grupo externo (*Aegla papudo*, *Aegla laevis* e *Aegla bahamondei*) com base em 11 caracteres não ambíguos (5, 10, 26, 37, 41, 46, 47, 48, 51, 52 e 53) (Fig. 24). Essa topologia apresenta um comprimento de 561 passos, CI = 0,14 e RI = 0,24.

O grupo interno é formado por uma grande politomia, com 16 das 35 espécies em posições “não resolvidas”. Entretanto, mais da metade das espécies envolvidas apresentaram o mesmo ajuste nas árvores em 100% das vezes, essas relações foram: *Aegla odebrechtii* grupo-irmão de *Aegla strinatii* com base em 11 sinapomorfias homoplásticas, *Aegla* sp. 2 grupo-irmão de *Aegla* sp. 3 também compartilhando 10 homoplasias, *Aegla cavernicola* grupo-irmão de *Aegla schmitti* baseado em uma apomorfia não homoplástica (caráter 46, estado 0) e outras 10 sinapomorfias homoplásticas, *Aegla leptodactyla* grupo-irmão de *Aegla microphthalma* compartilhando 10 homoplasias e *Aegla lancinhas* grupo-irmão de *Aegla* sp. 1 com base em 12 sinapomorfias homoplásticas.

Além desses pequenos grupos, obteve-se um clado maior, composto por *Aegla camargoi*, *Aegla oblata* e seis espécies do “complexo *Aegla paulensis*” com a seguinte relação: ((*Aegla camargoi*, *Aegla oblata*) (*Aegla jaragua* (*Aegla paulensis* ((*Aegla japi*, *Aegla vanini*) (*Aegla jundiai*, *Aegla rosanae*)))))). Todas as relações estão agrupadas por homoplasias, exceto o clado *Aegla jundiai* – *Aegla rosanae* que compartilham um caráter não ambíguo (caráter 6, estado 1).

Esses resultados demonstram a falta de caracteres derivados encontrada em *Aegla*, como já foi mencionada em trabalhos como o de Pérez-Losada *et al.* (2002a) para justificar o uso exclusivo de caracteres moleculares em estudos filogenéticos desses animais. No entanto, vale ressaltar que foi possível reconhecer as diferentes espécies pertencentes ao complexo *Aegla paulensis* s. lat. com base em caracteres morfológicos e que aquelas sete espécies devem ser consideradas daqui em diante como entidades específicas dentro da família Aeglidae.

A problemática da obtenção dos caracteres morfológicos

A obtenção e análise dos caracteres morfológicos exigiram muito tempo, dedicação e certo condicionamento para conseguir tomar decisões de maneira adequada em relação a como os diferentes estados de caracteres estão se comportando nos diferentes exemplares.

Muitas foram as dificuldades encontradas por se tratarem de animais com ampla variação de formas entre indivíduos, mas é evidente o avanço já obtido em relação ao aumento no número de caracteres considerados com objetividade, bem como em relação à riqueza de detalhes das ilustrações e das imagens, tanto de microscopia óptica quanto

de microscopia eletrônica de varredura (ver capítulo 3 desta tese), que foram obtidas e que, até o momento, nunca haviam sido realizadas para Aeglidae.

Devido à complexidade surgida durante o desenvolvimento deste projeto e ao extenso tempo que se despendeu para conseguir analisar adequadamente e de forma responsável todos os caracteres morfológicos de diversos exemplares e, principalmente, o tempo que é necessário para que seja obtido um resultado robusto a partir dos algoritmos filogenéticos, os resultados aqui apresentados podem ser vistos como preliminares.

Entretanto, dificuldades como as encontradas aqui são apontadas como justificativas para se fazer estudos moleculares como, por exemplo, o de Pérez-Losada *et al.* (2002a), em que os autores mencionam que, para Aeglidae, faltam caracteres derivados compartilhados entre as espécies atuais e que a análise de caracteres morfológicos demanda esforço considerável, deixando a entender que é possível, realmente, que não se possa obter resultados considerados satisfatórios ou “resolvidos” por meio de análises baseadas na morfologia externa desses animais.

A ocorrência de tantas homoplasias (círculos brancos nos cladogramas) e a mistura entre espécies que eram esperadas estarem em grupos diversos na topologia apresentada parecem claramente não serem resultado de problemas metodológicos ou da falta de busca de caracteres, mas uma característica apresentada por esses animais e que não permite sua solução (presença de sinapomorfias não homoplásticas em todos os ramos) utilizando a morfologia externa.

As eglas do Alto Paraná e do Alto Uruguai ocorrem em ambientes com características físicas muito semelhantes causando a mesma pressão de seleção nos animais e tornando-os muito parecidos uns com os outros.

As características encontradas nas eglas não são sempre agrupadas de acordo com bacias hidrográficas, por exemplo, espécies mais primitivas como *Aegla papudo* e *A. laevis* podem apresentar os mesmos estados de caracteres que espécies mais derivadas como *Aegla perobae* e *Aegla paulensis*. Assim como espécies muito próximas geograficamente umas das outras podem apresentar morfologias diversas, como, por exemplo as próprias *Aegla perobae* e *A. paulensis*, ambas pertencentes à bacia do rio Tietê.

Características como rostro longo e fino (caracteres 2 e 3), por exemplo, podem ser encontrados em espécies para as quais não é esperado um parentesco próximo. A ausência de espinho orbital (caráter 13) é outra característica muito evidente, que a princípio parecia ser informativa, mas que ocorreu em espécies distantes umas das outras.

Outra questão que certamente também influencia no resultado da análise filogenética são os problemas das espécies parafiléticas (como *Aegla jarai*, *A. castro*, *A. parana* e *A. parva*) que têm distribuição muito ampla e provavelmente constituem complexos de espécies, assim como ocorre para *Aegla paulensis* e *A. marginata*, como demonstrado nos capítulos 1 e 2 desta tese (Pérez-Losada *et al.* 2004; Bueno *et al.*, 2016; Moraes *et al.*, submetido; Moraes & Bueno, observações pessoais).

Todos esses problemas de ordem taxonômica, como caracteres subjetivos, espécies diferentes sendo tratadas como uma única e falta de chaves de identificação e/ou diagnoses objetivas contribuem para a grande dificuldade de se atingirem os objetivos propostos.

Como se pode perceber, muitos caracteres considerados na literatura para identificação das espécies, como por exemplo, número de tubérculos e espinhos nos ísquios, meros e carpos dos quelípodos; forma da palma; textura da superfície da

carapaça; entre outros, não estão contemplados na lista de caracteres apresentada, isso se deveu à grande variação morfológica observada entre indivíduos de uma mesma população. A utilização dessas características traria subjetividade e imprecisão às análises, portanto, foram eliminadas ao menos até o presente momento.

Além disso, novos caracteres que pareciam, a princípio, ser informativos, também foram excluídos da lista preliminar por haver muita sobreposição de informações e não ser possível gerar padrões morfológicos (como, por exemplo, classes de tamanho) para formar os diferentes estados de um caráter, como exemplos se podem citar: o número de artículos dos flagelos dorsal e ventral da antênula, o número de tubérculos no basísquio do terceiro maxilípede (“crista dentata” na margem interna, margem interna da base, margem distal da superfície plana e margem externa), as ornamentações dos esternitos torácicos e dos pereópodes 2 a 4, entre outros.

Após a realização de todo este trabalho, pôde-se perceber que, apesar de nossa tentativa em gerar caracteres objetivos, alguns deles não foram tão informativos filogeneticamente quanto puderam ser nas revisões taxonômicas. Com isso, conclui-se que um grande passo foi dado em direção à busca das relações entre as espécies de *Aegla* utilizando caracteres morfológicos, principalmente ao se tentar padronizar as observações dos caracteres, as terminologias e utilizar ilustrações, fatores importantes que podem possibilitar um crescimento sólido e organizado do conhecimento da Taxonomia dos eglídeos.

Referências bibliográficas

- Bond-Buckup, G. & L. Buckup. 1994. A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia*, 32(4), 159–346.
<http://dx.doi.org/10.11606/issn.2176-7793.v32i4p159-346>
- Bond-Buckup, G., C.G. Jara, L. Buckup, M. Pérez-Losada, K.A. Crandall & S. Santos. 2010. New species and new records of endemic freshwater crabs from the Atlantic forest in Southern Brazil (Anomura: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*, 30, 495–502. <http://dx.doi.org/10.1651/09-3186.1>
- Bueno, S.L.S., R.M. Shimizu & J.C.B. Moraes. A Remarkable Anomuran: The taxon *Aegla* Leach, 1820. Taxonomic remarks, distribution, biology, diversity and conservation. In: Kawai T. & Cumberlidge N. (Eds.), *A Global Overview of the Conservation of Freshwater Decapod Crustaceans*, Springer International Publishing AG, Cham, Switzerland, pp. not available [in press].
- Bueno, S.L.S., R.M. Shimizu & S.S. Rocha. 2007. Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 553–559.
<http://www.jstor.org/stable/4540312>
- Fernandes, C.S.; S.L.S. Bueno & M.E. Bichuette. 2013. Distribution of cave-dwelling *Aegla* spp. (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from the Alto Ribeira Karstic Area in southeastern Brazil based on geomorphological evidence. *Journal of Crustacean Biology* 33 (4): 567–575.

- Goloboff, P.A., J.M. Carpenter, J.S. Arias & D.R.M. Esquivel. 2008a. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24, 758–773.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris & K.C. Nixon. 2008b. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.
- Martin, J.W. & L.G. Abele. 1986. Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglididae), with comments on anomuran phylogeny. *Journal of Crustacean Biology*, 6(3), 576–616.
- Martin, J.W. & L.G. Abele. 1988. External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglididae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 453, 1–46.
<http://dx.doi.org/10.5479/si.00810282.453>
- McLaughlin, P.A., R. Lemaitre & U. Sorhannus. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its “fall-out”. *Journal of Crustacean Biology*, 27 (1), 97–115.
<http://dx.doi.org/10.1651/S-2675.1>
- MCLAughlin, P.A., R. Lemaitre & K.A. Crandall. 2010. Annotated checklist of Anomuran Decapod Crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galattheoidea) Part III – Aegloidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 23, 131–137.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY, USA.
Disponível em: <http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm> [acessado em 19 de abril de 2012]
- Oyanedel, A., C. Valdovinos, N. Sandoval, C. Moya, G. Kiessling, J. Salvo & V. Olmos. 2011. The southernmost freshwater anomurans of the world: Geographic distribution and new records of Patagonian aeglids (Decapoda: Aeglididae). *Journal of Crustacean Biology* 31(3), 396–400.

- Page, R.D.M. 2001. Programa Nexus data editor 0.5.0. Disponível em: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html> [acessado em 07 de outubro de 2014]
- Pérez-Losada, M., C.G. Jara, G. Bond-Buckup & K.A. Crandall. 2002a. Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglididae) freshwater crabs from Chile. *Journal of Crustacean Biology*, 22, 304–313.
- Pérez-Losada, M., C.G. Jara, G. Bond-Buckup, M.L. Porter & K.A. Crandall. 2002b. Phylogenetic position of the freshwater anomuran family Aeglididae. *Journal of Crustacean Biology*, 22, 670–676.
- Pérez-Losada, M., C.G. Jara, G. Bond-Buckup & K.A. Crandall. 2004. Molecular systematics and biogeography of the southern South American freshwater “crabs” *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglididae) using multiple heuristic tree search approaches. *Systematic Biology*, 53, 767–780. <http://dx.doi.org/10.1080/10635150490522331>
- Pérez-Losada, M., G. Bond-Buckup, C.G. Jara & K.A. Crandall. 2009. Conservation assessment of Southern South American freshwater ecoregions on the basis of the distribution and genetic diversity of crabs from the genus *Aegla*. *Conservation Biology*, 23(3), 692–702. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01161.x>
- Santos, S., G. Bond-Buckup, M. Pérez-Losada, C.G. Jara, K.A. Crandall & L. Buckup. 2010. New records and description of a new species of Aeglididae (Crustacea: Anomura) from river basins in Southern Brazil. *Nauplius*, 18(1), 79–86.
- Santos, S., G. Bond-Buckup, L. Buckup, M.L. Bartholomei-Santos, M. Pérez-Losada, C.G. Jara, C.G. & K.A. Crandall. 2015. Three new species of Aeglididae (*Aegla*

- Leach, 1820) from Paraná state, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 35(6), 839–849. [http://dx.doi.org/ 10.1163/1937240X-00002376](http://dx.doi.org/10.1163/1937240X-00002376)
- Santos, S., C.G. Jara, M.L. Bartholomei-Santos, M. Pérez-Losada & K.A. Crandall. 2013. New species and records of the genus *Aegla* Leach, 1820 (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from the West-Central region of Rio Grande do Sul, Brazil. *Nauplius*, 21(2), 211–223.
- Schmitt, W.L. 1942. The species of *Aegla*, endemic South-American fresh-water crustaceans. *Proceedings of the United States National Museum*, 91(3132), 431–520. [http://dx.doi.org/ 10.5479/si.00963801.91-3132.431](http://dx.doi.org/10.5479/si.00963801.91-3132.431)
- Schuldt, M., P. Núñez, W. Mersing, A. del Valle & M.O. Manceñido. 1988. *Aegla* (Crustacea, Anomura) en el lago Huechulafquén (Neuquén, Argentina) y algunas implicancias filogenéticas para Aeglidae del centro-oeste de Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 217, 27–37.

Discussão Geral e Conclusões

Durante o presente estudo procurou-se padronizar os caracteres utilizados na taxonomia de eglídeos, bem como reduzir a subjetividade dos dados e levantar informações que apresentam constância dentro das populações.

A geração de descrições e de ilustrações detalhadas, assim como imagens em Microscopia Óptica e Eletrônica com padrão de publicação científica também foram pontos norteadores para que fosse possível atingir de maneira satisfatória e com responsabilidade os objetivos propostos para este doutoramento.

Muitos foram os obstáculos transpostos, outros, no entanto, agora se mostram mais evidentes e aguardam resolução. Desse modo, as conclusões dos resultados obtidos até aqui e as propostas para novos estudos estão listadas abaixo:

1. Após a publicação dos capítulos 1 e 2 desta tese o número de espécies e subespécies de *Aegla* Leach, 1820 passará de 78 para 84 no total; no Brasil, de 47 para 53; e, no estado de São Paulo, de 9 para 15 espécies, um incremento de 60% neste último caso;

2. O clado C sensu Pérez-Losada *et al.* (2004) não é monofilético;

3. Espécies de eglídeos invadiram o ambiente subterrâneo mais de uma vez ao longo do tempo e as espécies estigobiontes não são exclusivamente irmãs recíprocas;

4. *Aegla paulensis* Schmitt, 1942 forma um complexo de sete diferentes espécies: *Aegla paulensis* s. str., *A. rosanae*, *A. lancinhas*, *A. japi*, *A. jaragua*, *A. jundiai* e *A. vanini*;

5. *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 forma um complexo de duas diferentes espécies: *Aegla marginata* s. str. e *A. quilombola*;

6. Os tubos sexuais diferenciam-se de espécie para espécie e podem ser utilizados em Taxonomia Alfa como caracteres diagnósticos;

7. Revisões taxonômicas precisam ser realizadas para diversas espécies de eglídeos, como, por exemplo: *Aegla castro*, *A. jarai*, *A. parana* e *A. parva* para que seja possível compreender de forma mais precisa as relações filogenéticas entre as populações e, ainda, para que se possa produzir uma nova chave de identificação, robusta e completa, para este grupo de crustáceos tão singular.

Resumo

Os crustáceos do gênero *Aegla*, endêmicos da América do Sul, são os únicos decápodes anomuros que vivem em ambientes de água doce. A descoberta de fósseis em sedimentos marinhos deixou poucas dúvidas sobre a origem do grupo. Diversos estudos taxonômicos, morfológicos e de distribuição geográfica têm sido realizados sobre os eglídeos. Entretanto, informações filogenéticas baseadas na morfologia do grupo limitam-se, basicamente, aos trabalhos sobre a posição da família Aeglidae na infraordem Anomura e a um trabalho pioneiro, no qual os autores propuseram um cladograma para sete espécies com ocorrência no Chile. A partir de revisões taxonômicas e de uma análise cladística, com base em caracteres morfológicos, das espécies de *Aegla* que ocorrem nas bacias hidrográficas do Alto Paraná e Alto Uruguai, obteve-se: 1. O não-monofiletismo do clado Alto Paraná-Alto Uruguai; 2. *Aegla leptochela* relacionada filogeneticamente com outras espécies do Alto Ribeira; 3. *Aegla marginata* é uma espécie parafilética e forma um complexo com *Aegla quilombola* n. sp.; 4. *Aegla franca* e *A. perobae* são espécies irmãs; 5. *Aegla lata*, entre outras espécies, aparecem relacionadas com populações de diferentes bacias hidrográficas demonstrando tanto a falta de caracteres derivados dentro de Aeglidae, bem como a possibilidade de existirem mais complexos de diferentes espécies nessa família; 6. A invasão ao ambiente subterrâneo ocorreu mais de uma vez ao longo do tempo e espécies estigobiontes não são irmãs recíprocas exclusivas; 7. *Aegla paulensis* trata-se de um complexo de sete espécies distintas: *Aegla paulensis* s. str., *A. rosanae*, *A. lancinhas*, *A. japi* n. sp., *A. jaragua* n. sp., *A. jundiai* n. sp. e *A. vanini* n. sp. Além disso, análises em microscopia eletrônica de varredura dos tubos sexuais de machos de 39 espécies de *Aegla*, revelaram dois principais tipos, o longo estreito e o curto largo e, ainda, que cada espécie possui um conjunto de características específicas para essa estrutura, podendo, então, ser utilizada como caráter diagnóstico em descrições taxonômicas.

Abstract

The South American endemic genus *Aegla* represents the only anomuran decapod crustaceans strictly living in freshwaters. Marine fossil records left no doubts regarding the origin of the group. A number of studies on taxonomy, morphology and geographical distribution of aeglid have been carried out. Nevertheless, morphology based phylogenetic information about the group is limited to studies of the positioning of Aeglidae into the Anomuran infraorder and one pioneer work which presented a cladogram for seven species from Chile. Through cladistic analysis based on morphological characters of *Aegla* species occurring in the upper Paraná and upper Uruguay hydrographic basins the following results were obtained: 1. The non-monophyletic condition of the upper Paraná–upper Uruguay clade; 2. *Aegla leptochela* phylogenetically related to other species from Alto Ribeira; 3. *Aegla marginata* is paraphyletic, constituting a complex with *Aegla quilombola* n. sp.; 4. *Aegla franca* and *A. perobae* are sister species; 5. *Aegla lata* and other species were related with populations from different hydrographic basins, showing the lack of derived characters in Aeglidae and the possibility of existence of other species complexes in this family; 6. Invasion to the underground environments occurred more than once and the stygobiont species are not exclusive reciprocal sisters; 7. *Aegla paulensis* is a species complex encompassing seven species: *Aegla paulensis* s. str., *A. rosanae*, *A. lancinhas*, *A. japi* n. sp., *A. jaragua* n. sp., *A. jundiai* n. sp. e *A. vanini* n. sp.. In addition, scanning electron microscopy revealed two main types of sexual tubes (long and narrow; short and wide) in males from 39 *Aegla* species. Each species has a specific set of characters for this structure, hence indicating it can be used as diagnostic character in taxonomic descriptions.

Apêndice 1

As tabelas 1 e 2 a seguir apresentam listas atualizadas das 78 espécies e subespécies de *Aegla* Leach, 1820 descritas e válidas até o momento, além das seis espécies que comporão a diversidade de eglídeos do Brasil num futuro próximo. Estas listas foram organizadas a partir dos trabalhos de descrições originais, de revisões taxonômicas e dos resultados originais advindos deste doutoramento.

Tabela 1. Lista das 78 espécies e subespécies reconhecidas até o momento para o gênero *Aegla* Leach, 1820.

Espécie	Ocorrência
<i>Aegla abtao</i> Schmitt, 1942 ²⁹	Chile
<i>Aegla affinis</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Argentina e Chile
<i>Aegla alacalufi</i> Jara & López, 1981 ¹⁴	Chile
<i>Aegla araucaniensis</i> Jara, 1980 ⁹	Chile
<i>Aegla bahamondei</i> Jara, 1982 ¹⁰	Chile
<i>Aegla brevipalma</i> Bond-Buckup & Santos, 2012 ²⁵	Brasil
<i>Aegla camargoi</i> Buckup & Rossi, 1977 ⁴	Brasil
<i>Aegla carinata</i> Bond-Buckup & Loureiro, 2014 ²⁷	Uruguai
<i>Aegla castro</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Brasil
<i>Aegla cavernicola</i> Türkay, 1972 ³¹	Brasil
<i>Aegla cholchol</i> Jara & Palacios, 1999 ¹⁶	Chile
<i>Aegla conceptionensis</i> Schmitt, 1942 ²⁹	Chile
<i>Aegla denticulata denticulata</i> Nicolet, 1849 ²⁰	Chile
<i>Aegla denticulata lacustris</i> Jara, 1989 ¹²	Chile
<i>Aegla expansa</i> Jara, 1992 ¹³	Chile
<i>Aegla franca</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Brasil
<i>Aegla franciscana</i> Buckup & Rossi, 1977 ⁴	Brasil
<i>Aegla georginae</i> Santos & Jara, 2013 ²⁶	Brasil
<i>Aegla grisella</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla hueicollensis</i> Jara & Palacios, 1999 ¹⁶	Chile
<i>Aegla humahuaca</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Argentina
<i>Aegla inconspicua</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil

<i>Aegla inermis</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla intercalata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Argentina
<i>Aegla intermedia</i> Girard, 1855 ⁵	Chile
<i>Aegla itacolomiensis</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla jarai</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla jujuyana</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Argentina
<i>Aegla laevis</i> (Latreille, 1818) ¹⁸	Chile
<i>Aegla lancinhas</i> Bond-Buckup & Buckup, 2015 ²⁸	Brasil
<i>Aegla lata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla leachi</i> Bond-Buckup & Buckup, 2012 ²⁵	Brasil
<i>Aegla leptochela</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla leptodactyla</i> Buckup & Rossi, 1977 ⁴	Brasil
<i>Aegla ligulata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla longirostri</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla loyolai</i> Bond-Buckup & Santos, 2015 ²⁸	Brasil
<i>Aegla ludwigi</i> Santos & Jara, 2013 ²⁶	Brasil
<i>Aegla manni</i> Jara, 1980 ⁹	Chile
<i>Aegla manuinflata</i> Bond-Buckup & Santos, 2009 ²³	Brasil
<i>Aegla marginata</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla meloi</i> Bond-Buckup & Santos, 2015 ²⁸	Brasil
<i>Aegla microphthalma</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla muelleri</i> Bond-Buckup & Buckup, 2010 ²	Brasil
<i>Aegla neuquensis</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Chile
<i>Aegla oblata</i> Bond-Buckup & Santos, 2012 ²⁵	Brasil
<i>Aegla obstipa</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla occidentalis</i> Jara, Pérez-Losada & Crandall, 2003 ¹⁷	Chile
<i>Aegla odebrechti</i> Müller, 1876 ¹⁹	Brasil
<i>Aegla papudo</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Chile
<i>Aegla parana</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Brasil e Argentina
<i>Aegla parva</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla paulensis</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Brasil
<i>Aegla perobae</i> Hebling & Rodrigues, 1977 ⁶	Brasil
<i>Aegla pewencha</i> Jara, 1994 ¹⁵	Chile
<i>Aegla plana</i> Buckup & Rossi, 1977 ⁴	Brasil
<i>Aegla platensis</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Brasil, Argentina, Uruguai e Paraguai
<i>Aegla pomerana</i> Bond-Buckup & Buckup, 2010 ²	Brasil
<i>Aegla prado</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Brasil e Uruguai
<i>Aegla renana</i> Bond-Buckup & Santos 2010 ²⁴	Brasil
<i>Aegla ringueleti</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Argentina

<i>Aegla riolimayana</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Argentina e Chile
<i>Aegla rossiana</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla rostrata</i> Jara, 1977 ⁸	Chile
<i>Aegla saltensis</i> Bond-Buckup & Jara, 2010 ³	Argentina
<i>Aegla sanlorenzo</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Argentina
<i>Aegla scamosa</i> Ringuelet, 1948 ²²	Argentina
<i>Aegla schmitti</i> Hobbs III, 1978 ⁷	Brasil
<i>Aegla septentrionalis</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Argentina e Bolívia
<i>Aegla serrana</i> Buckup & Rossi, 1977 ⁴	Brasil
<i>Aegla singularis</i> Ringuelet, 1948 ²¹	Brasil e Argentina
<i>Aegla spectabilis</i> Jara, 1986 ¹¹	Chile
<i>Aegla spinipalma</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla spinosa</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil
<i>Aegla strinatii</i> Türkay, 1972 ³¹	Brasil
<i>Aegla talcahuano</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Chile
<i>Aegla uruguayana</i> Schmitt, 1942 ³⁰	Brasil, Argentina e Uruguai
<i>Aegla violacea</i> Bond-Buckup & Buckup, 1994 ¹	Brasil

Tabela 2. Lista das espécies descritas e revalidadas durante este doutoramento mostrando a contribuição para o incremento na diversidade dos eglídeos, a qual passará, então, para 84 espécies.

Espécie	Ocorrência
<i>Aegla japi</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	São Paulo, Brasil
<i>Aegla jaragua</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	São Paulo, Brasil
<i>Aegla jundiai</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	São Paulo, Brasil
<i>Aegla quilombola</i> Moraes, Tavares & Bueno, em preparação	São Paulo, Brasil
<i>Aegla rosanae</i> Campos Jr., 1998	São Paulo, Brasil
<i>Aegla vanini</i> Moraes, Tavares & Bueno, submetido	São Paulo, Brasil

Referências bibliográficas

- ¹Bond-Buckup, G. & Buckup, L. 1994. A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia*, 32(4), 159–346.
<http://dx.doi.org/10.11606/issn.2176-7793.v32i4p159-346>
- ²Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Buckup, L.; Pérez-Losada, M.; Bueno, A.A.P.; Crandall, K.A. & Santos S. 2010a. New species and new records of endemic freshwater crabs from the Atlantic Forest in southern Brazil (Anomura: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*, 30(3), 495–502. <http://dx.doi.org/10.1651/09-3186.1>
- ³Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Buckup, L.; Bueno, A.A.P.; Pérez-Losada, M. & Crandall, K.A. 2010b. Description of a new species of Aeglidae, and new records of related species from river basins in Argentina (Crustacea, Anomura). *Zootaxa*, 2343, 18–30.
- ⁴Buckup, L. & Rossi, A. 1977. O gênero *Aegla* no Rio Grande do Sul, Brasil (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 37(4), 879–892.
- ⁵Girard, C. 1855. Description of Certain Crustacea, brought home by the U.S.N. Astronomical Expedition. In: *The U.S. Naval Astronomical Expedition to the Southern Hemisphere, during the years 1849, 1851. 1852. Lieutenant James M. Gillis. Superintendent. S.1.: s.n. v. 2, p. 154-262. Executive Document n° 121, House of Representatives, 33rd. Congress, 1st. session, serial 729, 15, part 2.*
- ⁶Hebling, N.J. & Rodrigues, W. 1977. Sobre uma nova espécie brasileira do gênero *Aegla* Leach, 1820 (Decapoda, Anomura). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 30(19), 289–294.

- ⁷Hobbs III, H.H. 1978. A new species of the endemic South American genus *Aegla* from Parana, Brazil (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 91(4), 982–988.
- ⁸Jara, C. 1977. *Aegla rostrata* n. sp., (Decapoda, Aeglidae), nuevo crustaceo dulceacuicola del Sur de Chile. *Stud Neotrop. Fauna Environ.*, 12, 165–176.
- ⁹Jara, C. 1980b. Dos nuevas especies de *Aegla* Leach (Crustacea, Decapoda, Anomura) del sistema hidrografico del Rio Valdivia. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaiso*, 13, 255–266.
- ¹⁰Jara, C. 1982. *Aegla bahamondei*, new species (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the coastal mountain range of Nahuelbuta, Chile. *Journal of Crustacean Biology*, 2(2), 232–238.
- ¹¹Jara, C. 1986. *Aegla spectabilis*, a new species of freshwater crab from the eastern slope of the Nahuelbuta coastal cordiller, Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 99(1), 34–41.
- ¹²Jara, C. 1989. *Aegla denticulata lacustris*, new subspecies, from Lake Rupanco, Chile. (Crustacea, Decapoda, Anomura Aeglidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102(2), 385–393.
- ¹³Jara, C. 1992. *Aegla expansa*, new species (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae), from the lower Bío-Bío River Basin, Concepción, Chile. *Gayana (Zoología)*, 56(1–2), 49–57.
- ¹⁴Jara, C. & Lopez, M.T. 1981. A new species of freshwater crab (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from insular south Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 94(1), 88–93.
- ¹⁵Jara, C.G. 1994. *Aegla pewenchaе*, a new species of central Chilean fresh water decapod. *Proceedings of The Biological Society of Washington*, 107, 325–339.

- ¹⁶Jara, C. & V. L. Palacios, 1999. Two new species of *Aegla* Leach (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 122, 106–109.
- ¹⁷Jara, C.G., Pérez-Losada, M. & Crandall, K.A. 2003. *Aegla occidentalis* (Crustacea: Decapoda: Aeglidae), a new species of freshwater crab from the Nahuelbuta Coastal Range, Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116, 933–942.
- ¹⁸Latreille, M., 1818. Crustaces, Arachnides et Insectes. In: *Tableau Encyclopedique et Methodique des trois regnes de la nature*. Paris, Chez Mme. Veuve Agasse. p. 24, pl. 308.
- ¹⁹Müller, F. 1876. *Aeglea odebrechti* n. sp. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 10(3), 13–24.
- ²⁰Nicolet, H. 1849. Crustaceos. In: Gay, C. *Historia Fisica y Politica de Chile: Zoologia*. Paris, Maulde y Renou, 3, p.198-201.
- ²¹Ringuelet, R.A., 1948a. Una nueva *Aegla* del nordeste argentino (Decapoda, Anomura), *Notas Mils. La Plata*, 13, 203–208.
- ²²Ringuelet, R.A, 1948b. Los “cangrejos” argentinos del genero *Aegla* de Cuyo y la Patagonia. *Revista Museo La Plata*, 5, 297–347.
- ²³Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Pérez-Losada, M.; Bartholomei-Santos, M.L. & Buckup, L. 2009. *Aegla manuinflata*, a new species of freshwater anomuran (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from Brazil, determined by morphological and molecular characters. *Zootaxa*, 2088, 31–40.
- ²⁴Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G.; Crandall, K.A. & Buckup L. 2010. New records and description of a new species of Aeglidae (Crustacea: Anomura) from river basins in Southern Brazil. *Nauplius*, 18(1), 79–86.

- ²⁵Santos, S., Bond-Buckup, G., Buckup, L., Pérez-Losada, M., Finley, M. & Crandall, K.A. 2012. Three new species of *Aegla* (Anomura) freshwater crabs from the Upper Uruguay River hydrographic basin in Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 32, 529–540. <http://dx.doi.org/10.1163/193724012X635935>
- ²⁶Santos, S.; Jara, C.G.; Bartholomei-Santos, M.L.; Pérez-Losada, M. & Crandall, K.A. 2013. New species and records of the genus *Aegla* Leach, 1820 (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from the West-Central region of Rio Grande do Sul, Brazil. *Nauplius*, 21(2), 211–223.
- ²⁷Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Gonçalves, A.S.; Verdi, A. & Loureiro, T.G. 2014. The Aeglidae of Uruguay (Decapoda, Anomura) with the description of a new species of *Aegla* in *Advances in freshwater decapod systematics and biology*, Darren C. J. Yeo, Neil Cumberlidge & Sebastian Klaus (Eds.). *Crustaceana Monographs*, 19, 195–205.
- ²⁸Santos, S., Bond-Buckup, G., Buckup, L., Bartholomei-Santos, M.L., Pérez-Losada, M., Jara, C.G. & Crandall, K.A. 2015. Three new species of Aeglidae (*Aegla* Leach, 1820) from Paraná state, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 35(6), 839–849. <http://dx.doi.org/10.1163/1937240X-00002376>
- ²⁹Schmitt, W.L., 1942a. Two new species of *Aeglea* from Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 44(1940), 25–31.
- ³⁰Schmitt, W.L. 1942. The species of *Aegla*, endemic South-American fresh-water crustaceans. *Proceedings of the United States National Museum*, 91(3132), 431–520. <http://dx.doi.org/10.5479/si.00963801.91-3132.431>
- ³¹Türkay, M. 1972. Neue Höhlendekapoden aus Brasilien (Crustacea). *Revue Suisse de Zoologie*, 79(1), 415–419. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.part.97133>

Apêndice 2

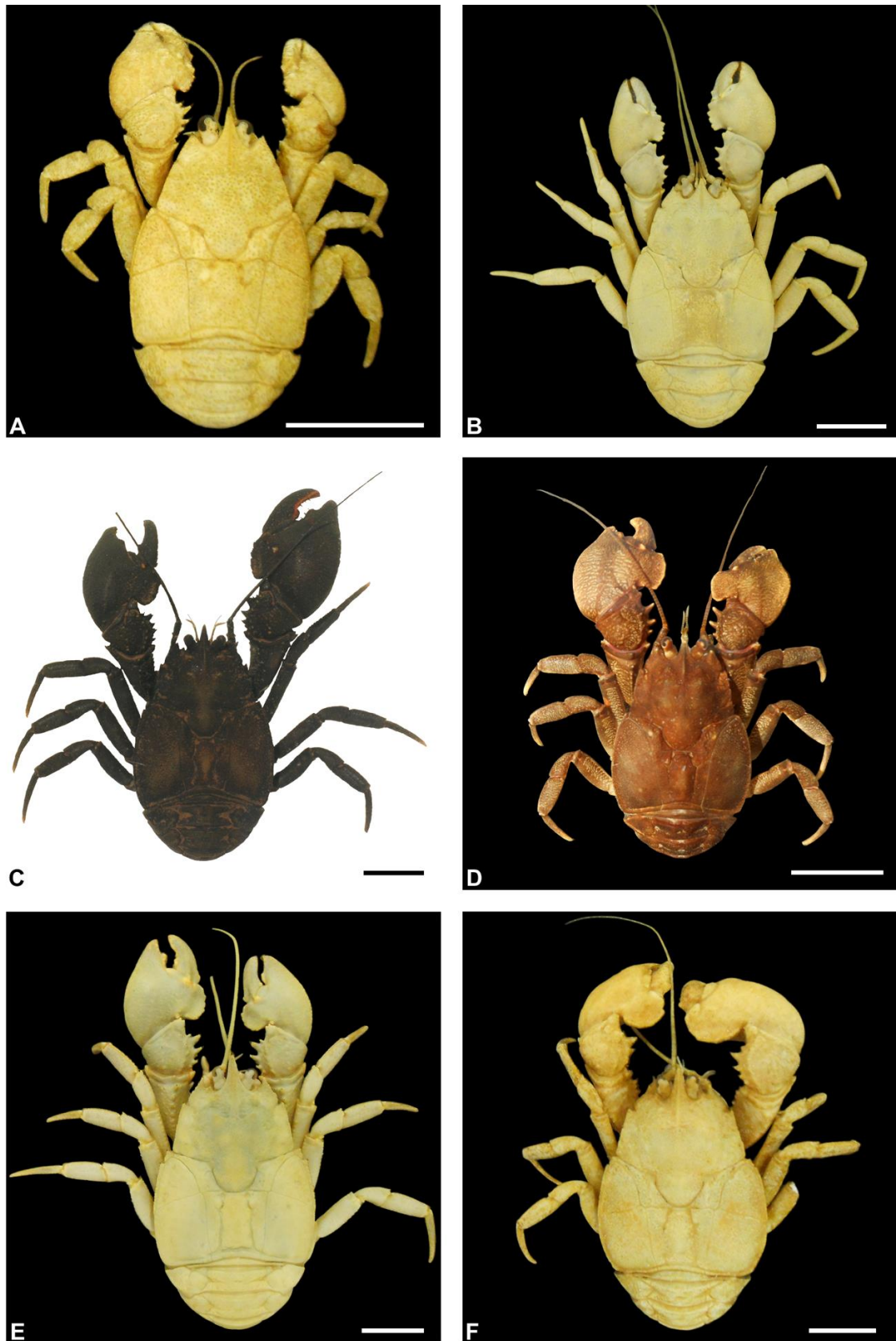


Figura 1

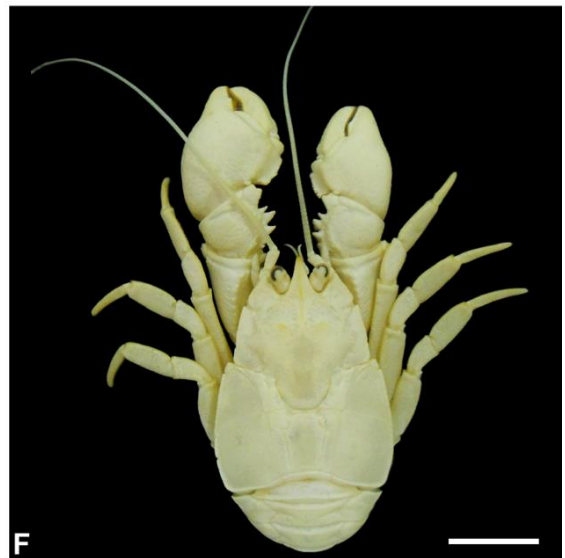
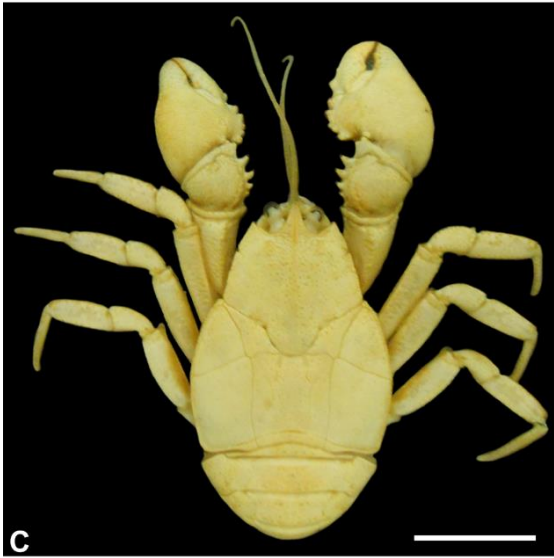
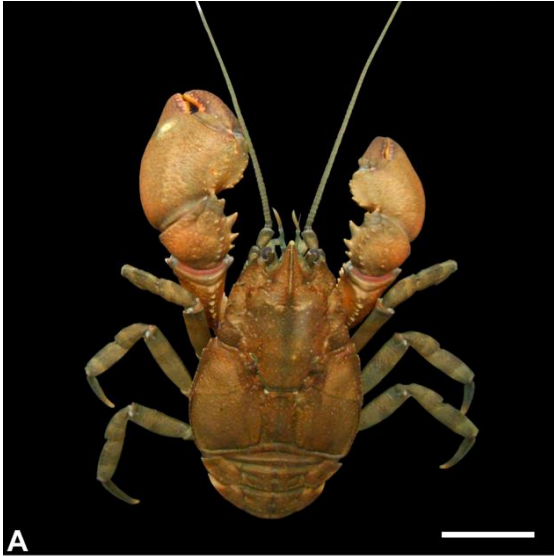


Figura 2

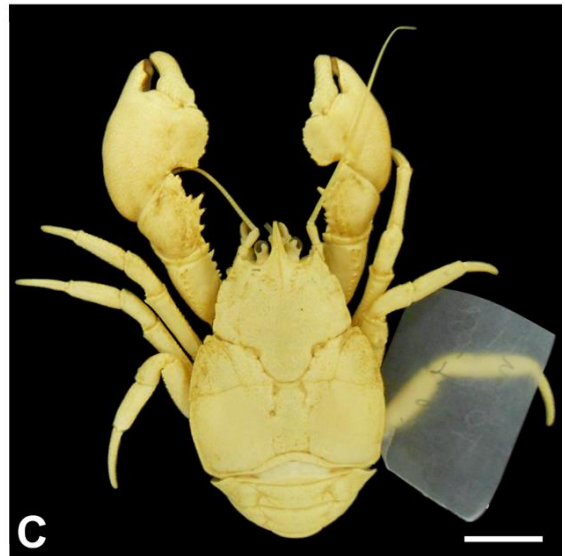
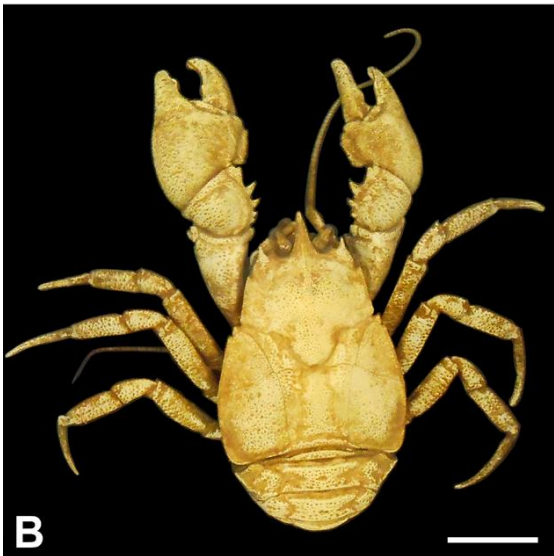


Figura 3

Legendas das pranchas

Figura 1. Vistas dorsais de espécies de *Aegla* Leach, 1820. A) *Aegla brevipalma* (UFRGS 3010 – fixado, município de Bom Retiro, estado de Santa Catarina, bacia do Canoas); B) *Aegla camargoi* (UFRGS 3839 – fixado, município de Bom Jardim da Serra, estado do Rio Grande do Sul, bacia do Pelotas); C) *Aegla castro* (s/n. – vivo, município de Itatinga, estado de São Paulo, bacia do Paranapanema); D) *Aegla japi* n. sp. (MZUSP 34375 – macho vivo, município de Jundiá, estado de São Paulo, bacia do Tietê); E) *Aegla jarai* (UFRGS 3953 – fixado, município de Otacílio Costa, estado de Santa Catarina, bacia do Canoas); F) *Aegla lata* (UFRGS 5249 – fixado, município de Londrina, estado do Paraná, bacia do Tibagi). Barras = 1,0 cm.

Figura 2. Vistas dorsais de espécies de *Aegla* Leach, 1820. A) *Aegla marginata* (LEEUSP 325 – macho vivo, município de Morretes, estado do Paraná, Bacia Litorânea); B) *Aegla muelleri* (UFRGS 2980 – fixado, município de Monte Castelo, estado de Santa Catarina, bacia do Itajaí); C) *Aegla oblata* (UFRGS 3916 – fixado, município de Painel, estado de Santa Catarina, bacia do Caveiras); D) *Aegla parva* (UFRGS 1176 – fixado, município de Jacutinga, estado do Paraná, bacia do Iguaçu); E) *Aegla paulensis* s. str. (MZUSP 34367 – macho vivo, Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, bacia do Tietê); F) *Aegla pomerana* (UFRGS 3262 – fixado, município de Campo Alegre/Joinville, estado de Santa Catarina, bacia do Iguaçu). Barras = 1,0 cm.

Figura 3. Vistas dorsais de espécies de *Aegla* Leach, 1820. A) *Aegla singularis* (UFRGS 3232 – fixado, município de Condor, estado do Rio Grande do Sul, bacia do Caí); B) *Aegla spinipalma* (UFRGS 0618 – fixado, município de Guaporé-Oeste, estado do Rio Grande do Sul, bacia do Taquari-Antas); C) *Aegla spinosa* (UFRGS 3929 – fixado, município de São Joaquim, estado de Santa Catarina, bacia do Pelotas). Barras = 1,0 cm.