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
Biociências 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.

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 aeglids have been carried out. Nevertheless, morphology based phylogenetic information about the group is limited to studies of the positioning of Aeglididae 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 Aeglididae 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.

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 Galatheidæ Samouelle, 1819, fizeram com que Aeglidæ fosse originalmente colocada dentro da superfamília Galatheoidea Samouelle, 1819, juntamente com as famílias Galatheidæ, Porcellanidæ Haworth, 1825 e Chirostylidæ 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 Galatheaidea.

Em uma recente publicação sobre uma classificação geral para os Crustacea Anomura, McLaughlin *et al.* (2007) propõem a retirada dos Aeglidae dos Galatheaidea, 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, cenobitídeos 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 Hapalogastriidae), Aegloidea (Aeglidae), Lomisoidea (Lomisidae), Kiwaoidea (Kiwaidae), Galatheaidea 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 Galatheaidea 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 Galatheaidea, 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 Galatheaidea 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) mantém, 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.

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).

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.

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).
- 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.
- Bahamonde, N. & López, M.T. 1961. Estudios biológicos en la población de *Aegla laevis laevis* (Latreille) de el Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 7, 19–58.
- 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.
- 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.
- 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.

- Bond-Buckup, G. & Buckup, L. 1994. A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia*, 32 (4), 159–346.
- 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.
- 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; 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
- 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.

- 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.
- 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.
- 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.
- 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. & 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.
- 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., 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.
- 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.
- 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.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, 772.
- Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput, *Nucleic Acids Research*, 32 (5), 1792–97.
- 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., 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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. & 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.
- 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: Aeglidae)

- from the Nahuelbuta Coastal Range, Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116 (4), 933–942.
- Kimura, M. 1981. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 78, 454–458.
- 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>
- 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 género *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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.

- 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. & Davis, G.E. 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series No. 39. 124 p.
- 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.
- 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 Galatheoidea) Part III – Aegloidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 23, 131–137.
- 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.
- 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.
- 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.

- Moraes, J.C.B. & Bueno, S.L.S. 2015. Description of the newly-hatched juvenile of *Aegla perobae* (Crustacea: Decapoda: Aeglidae). *Zootaxa* 3973: 491–510.
- 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.
- 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*.
- 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
- 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.
- 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.
- 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]
- 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.
- 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.
- 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.; Valdovinos, C.; Sandoval, N.; Moya, C.; Kiessling, G.; Salvo, J. & Olmos, V. 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.
- 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]
- 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., 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., 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.

- Riccomini, C. 1989. O rift continental do Sudeste do Brasil. Unpublished PhD Thesis. University of São Paulo, São Paulo, 256 pp.
- 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., 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.
- 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.
- Rocha, S.S. & Bueno, S.L.S. 2011. Extension of the known distribution of *Aegla strinati* Türkay, 1972 and a checklist of decapod crustaceans (Aeglidæ, Palaemonidae and Trichodactylidae) from the Jacupiranga State Park, South of São Paulo State, Brazil. *Nauplius*, 19 (2), 163–167.
- 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.

- 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., 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.
- 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.; 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.
- 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 Aeglidae (*Aegla* Leach, 1820) from Paraná state, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 35 (6), 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. Galattheoidea 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 filogeneticas para Aeglidae del centro-oeste de Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 217, 27–37.
- 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.
- 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.
- Trevisan, A.; M.Z. Marochi; M. Costa; S. Santos & S. Masunari. 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*, 20(1): 75–86.
- 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.
- Türkay, M. 1972. Neue Höhlendekapoden aus Brasilien (Crustacea). *Revue Suisse de Zoologie*, 79 (1), 415–419.

- 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.
- Vieira, P.C. 1982. Hipótese sobre a origem da Depressão Periférica Paulista. *Revista do Instituto Geológico*, 3 (2), 61–67.