UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Revisão taxonômica das espécies dos gêneros *Epialtus* H. Milne Edwards, 1834 e *Acanthonyx* Latreille, 1828 (Brachyura: Majoidea: Epialtidae) do Brasil”

Ana Francisca Tamburus Gomes

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

Ribeirão Preto - SP
2013

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Revisão taxonômica das espécies Dos Gêneros *Epialtus* H. Milne Edwards, 1834 e *Acanthonyx* Latreille, 1828 (Brachyura: Majoidea: Epialtidae) do Brasil”

Ana Francisca Tamburus Gomes
Orientador: Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto

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

Ribeirão Preto - SP
2013

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

Gomes, A.F.T.

Revisão taxonômica das espécies dos gêneros *Epialtus* H. Milne Edwards, 1834 e *Acanthonyx* Latreille, 1828 (Brachyura: Majoidea: Epialtidae) do Brasil

Ribeirão Preto, 2013

xi+84p

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de concentração: Biologia Comparada) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.

Orientador: Fernando Luis Medina Mantelatto

1.Epialtidae 2.Revisão Taxonômica 3.Morfologia 4.COI e 16S mtDNA
5.Distância genética

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto pela orientação durante o período do Mestrado e pela oportunidade de fazer parte do Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC) desde a Iniciação Científica.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pelo suporte financeiro por meio de bolsa de estudo, e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP - Biota 2010/50188-8; Coleções Científicas 2009/54931-0) pelo suporte financeiro para o desenvolvimento deste projeto. À Capes/PROAP pelo auxílio com as despesas referentes à Disciplina no Museu Nacional do Rio de Janeiro, bem como na visitação à Coleção Carcinológica do mesmo; e pelo custeio das despesas referentes ao Congresso Brasileiro de Crustáceos realizado em Belém-PA, 2012.

À Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLR/USP), ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós Graduação em Biologia Comparada pela infraestrutura e ensino de qualidade. E aos seus funcionários pela eficiência e atenção no modo de tratar os alunos.

A todos aqueles que contribuíram com empréstimo, coleta, doação de exemplares e/ou transporte dos lotes, de fundamental importância para que esse trabalho fosse realizado: Álvaro Costa, Dr. Douglas Peiró, mestranda Edvanda Andrade Souza de Carvalho, doutorando Fabrício Lopes de Carvalho, Prof. Dr. Fernando L. Mantelatto, mestranda Isabela Leone, Dr. Leonardo Pileggi, doutoranda Mariana Negri, Dra. Mariana Terossi, doutoranda Natália Rossi, Dr. Rafael Robles, doutoranda Tatiana Magalhães (FFCLRP-USP); Dr. Alexandre Almeida (Universidade Estadual de Santa Cruz - BA); Dr. Darryl L. Felder (University of Louisiana - Lafayette - U.S.A.); Dr. Fernando Álvarez e Dr. Jose Luis Villalobos (Universidad Nacional Autónoma de México - México); Dra. Georgina Bond Buckup (Universidade Federal do Rio Grande do Sul); Dr. Ingo S. Wehrtmann (Universidad de Costa Rica - Costa Rica); Dra. Irene Cardoso (Museu Nacional do Rio de Janeiro - RJ); Dr. Juan Bolaños e Dr. Carlos Lira (Universidad del Oriente, Nucleo Nueva Esparta - Venezuela); Dr. Luis E. Bezerra (UFERSA - Mossoró); Dr. Marcos Tavares (MZUSP-USP); Dr. Valter J. Cobo (Universidade de Taubaté - UNITAU).

À Dra. Irene Cardoso pelo acesso a Coleção Carcinológica do Museu Nacional do Rio de Janeiro e pela acessoria no relatório científico.

Ao Dr. Rafael Robles e à doutoranda Natália Rossi pelos ensinamentos de metodologia e análises moleculares, por todo apoio, sugestões, discussões e esclarecimento de dúvidas.

À doutoranda Gabriela Zanarotti pelo auxílio e sugestões referentes às técnicas moleculares, e pela medição da concentração de algumas amostras de extração.

Às doutorandas Mariana Negri, Natália Rossi, Raquel Buranelli, à Dra. Mariana Terossi, e aos doutores Leonardo Pileggi e Rafael Robles, meu agradecimento pela realização dos PCRs de Sequenciamento.

À Msc. Nicole Olguín pelas discussões e sugestões em relação às descrições morfológicas.

À Dra. Ivana Miranda pelas revisões, correções e discussões, bastante enriquecedoras para este trabalho. Meu muito obrigado pela amizade, paciência e presença constante.

Aos antigos membros do LBSC, importantes na primeira parte da minha formação: Dr. Emerson Mossolin, Fernanda Vasconcelos, Msc. Fernanda Vergamini, Msc. Marina Fantucci, Nathália Moreira e Msc. Lucas Torati.

Aos colegas do LBSC, agradeço pelo agradável ambiente de trabalho e companheirismo: Abner, Ana Luiza, Bárbara, Caio, Camila, Douglas, Emiliano, Fabrício, Gabi, Isa, Ivana, Juliana, Kana, Léo, Ligeira, Lucas, Mateus, Mari, Nati, Nicole, Patrício, Rafa, Raquel, Sara, Tati e Vanda.

Aos meus pais e à minha irmã pelo apoio constante e incondicional.

Três coisas:

*De tudo ficaram três coisas:
a certeza de que estamos sempre começando...
a certeza de que é preciso continuar...
e a certeza de que seremos interrompidos antes de terminarmos...
assim, devemos:
fazer da interrupção um caminho novo...
da queda um passo de dança...
de medo, uma escada...
do sonho uma ponte...
e da procura, um encontro...*

(Fernando Pessoa)

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	viii
Lista de Tabelas.....	x
Lista de Abreviaturas.....	xi
Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução.....	3
O gênero <i>Acanthonyx</i>	4
O gênero <i>Epialtus</i>	5
Distribuição Geográfica.....	6
Importância da Ferramenta Molecular.....	6
Objetivos.....	9
Material & Métodos.....	10
Revisão Taxonômica.....	10
Obtenção e Análise dos dados Moleculares.....	13
Extração do DNA.....	13
Amplificação do DNA.....	13
Reação de PCR para o Sequenciamento.....	14
Edição das Sequências.....	15
Análises dos Dados.....	15
Resultados.....	19
Revisão Taxonômica.....	19
<i>Acanthonyx dissimulatus</i>	20
<i>Acanthonyx petiverii</i>	27
<i>Acanthonyx scutiformis</i>	36
<i>Epialtus bituberculatus</i>	41
<i>Epialtus brasiliensis</i>	49
Comparação Genética entre as Espécies.....	55
Gene Mitocondrial 16S.....	56
Gene Mitocondrial COI.....	58
Discussão.....	66
Revisão Taxonômica.....	66
O gênero <i>Acanthonyx</i>	66
O gênero <i>Epialtus</i>	68
Comparação Genética entre as Espécies.....	69
Conclusões.....	74
Referências.....	75

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Vista dorsal de um <i>Epialtus</i> (modificado de Melo, 1996).....	11
Figura 2: <i>Acanthonyx dissimulatus</i> Coelho, 1993. (A) Vista dorsal; (B) Vista ventral; (C) Quelípodo direito; (D) Subquela do própodo dos dois últimos pares de pernas locomotoras; (E) Abdome.....	25
Figura 3: Distribuição geográfica da espécie <i>Acanthonyx dissimulatus</i> Coelho, 1993.....	26
Figura 4: <i>Acanthonyx petiverii</i> H. Milne Edwards, 1834. (A) Vista dorsal; (B) Rostro bífido; (C) Quelípodo esquerdo do macho (vista dorsal); (D) Quelípodo direito da fêmea (vista ventral); (E) Subquela do própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras; (F) Abdome da fêmea; (G) Abdome da fêmea ovígera. Figura A: macho, CC 13,5 mm (CCDB 1063).....	34
Figura 5: Distribuição geográfica da espécie <i>Acanthonyx petiverii</i> H. Milne Edwards, 1834.....	35
Figura 6: <i>Acanthonyx scutiformis</i> (Dana, 1851). Vista dorsal (modificado de Melo, 1996).....	39
Figura 7: Distribuição geográfica da espécie <i>Acanthonyx scutiformis</i> (Dana, 1851).....	40
Figura 8: <i>Epialtus bituberculatus</i> H. Milne Edwards, 1834. (A) Vista dorsal (B) Rostro; (C) Quelípodo direito; (D) própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras.....	47
Figura 9: Distribuição geográfica da espécie <i>Epialtus bituberculatus</i> H. Milne Edwards, 1834.....	48
Figura 10: <i>Epialtus brasiliensis</i> Dana, 1852 (A, B) Vista dorsal (C) Quelípodo direito do macho (vista ventral); (D) Quelípodo direito da fêmea (vista dorsal); (E) Própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras (macho).....	53
Figura 11: Distribuição geográfica da espécie <i>Epialtus brasiliensis</i> Dana, 1852.....	54

Figura 12: Primeiro pleópodo direito de <i>Acanthonyx</i> Latreille, 1828 (A) e <i>Epialtus</i> H. Milne Edwards, 1834 (B) da costa brasileira (modificado de Garth, 1958).....	55
Figura 13: Filograma para as espécies brasileiras do gênero <i>Epialtus</i> , obtido pelo método de Máxima verossimilhança com fragmentos de sequências nucleotídicas do gene 16S.....	58
Figura 14: Filograma para as espécies dos gêneros <i>Acanthonyx</i> e <i>Epialtus</i> , obtido pelo método de Máxima verossimilhança com fragmentos de sequências nucleotídicas do gene COI.....	63
Figura 15: Rede de haplótipos com base no método de Median-Joining para os espécimes de <i>Acanthonyx</i> indicando a distribuição de cada haplótipo (H). A identificação de cada haplótipo encontra-se ao lado de cada círculo. Cada pequeno traço indica um passo mutacional. O círculo pequeno e cinza claro representa a perda de um haplótipo.....	64
Figura 16: Rede de haplótipos com base no método de Median-Joining para os espécimes de <i>Epialtus</i> indicando a distribuição de cada haplótipo (H). A identificação de cada haplótipo encontra-se ao lado de cada círculo. Cada pequeno traço indica um passo mutacional. O quadrado pequeno e cinza claro representa a perda de um haplótipo.....	65

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Caracteres selecionados para revisão taxonômica das espécies de <i>Acanthonyx</i> e <i>Epialtus</i> que ocorrem na costa brasileira, provenientes de várias localidades.....	12
Tabela 2. Primers usados na amplificação dos genes 16S e COI por meio da técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction).....	14
Tabela 3. Lista de espécimes selecionadas para as análises moleculares (GenBank: número de acesso das sequências; CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, Ribeirão Preto; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, Universidad Nacional Autónoma de México; DOUFPE: Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco; UCR: Museo de Zoología da Universidad de Costa Rica; ULLZ: University of Louisiana-Lafayette, Zoological Collections).....	17
Tabela 4. Matriz de divergência genética para o gene 16S entre as espécies do gênero <i>Epialtus</i>	57
Tabela 5. Matriz de divergência genética para o gene COI entre as espécies do gênero <i>Acanthonyx</i>	60
Tabela 6. Matriz de divergência genética para o gene COI entre as espécies do gênero <i>Epialtus</i>	61

LISTA DE ABREVIATURAS

ABS: Albumin from bovine serum
AMOVA: Análise de variação molecular
BioEdit: Biological sequence alignment editor and analysis program
BLAST: Basic Local Alignment Search Tool
CC: Comprimento da carapaça
CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
CIPRES: Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research
CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, Universidad Nacional Autónoma de México
COI: Citocromo Oxidase I
col.: Coletor
DNA: ácido desoxirribonucleico
DNAsp: DNA sequence polymorphism
DNTPs: desoxirribonucleotídeos fosfatados
DOUFPE: Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco
FCAV: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal
FFCLRP: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Fig.: Figura
FST, FCT, FSC: índices de fixação
GenBank: Genetic sequence database
MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis
ML: Máxima Verossimilhança ou Maximum Likelihood
MNRJ: Museu Nacional do Rio de Janeiro
MZUSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
NCBI: National Center for Biotechnology Information
PCR: Polymerase Chain Reaction
RAxML: Randomized Accelerated Maximum Likelihood
Tab.: Tabela
Taq: *Thermus aquaticus* polimerase
TE: Tampão tris HCl-EDTA
UCR: Museo de Zoología da Universidad de Costa Rica
UFPE: Universidade Federal do Pernambuco
UFRGS: Universidade Federal do Rio Grande do Sul
ULLZ: University of Louisiana-Lafayette, Zoological Collections
UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México
UNESP: Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho

Resumo

A superfamília Majoidea é dividida em seis famílias: Epialtidae, Hymenosomatidae, Inachidae, Inachoididae, Majidae e Oregoniidae. A família Epialtidae engloba 76 gêneros, dentre eles *Acanthonyx* e *Epialtus* com 17 e 11 espécies, respectivamente. No litoral brasileiro, ocorrem três espécies do gênero *Acanthonyx*, *A. dissimulatus*, *A. scutiformis* e *A. petiverii*; e duas de *Epialtus*, *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis*. As dúvidas quanto à sistemática destes gêneros, a diversidade de formas de seus indivíduos e a escassez de revisões abordando-os, destaca a necessidade de uma revisão taxonômica das espécies brasileiras combinando diferentes ferramentas metodológicas como morfologia e análise molecular. Uma lista de caracteres foi analisada e apresentada nas descrições de *A. dissimulatus*, *A. petiverii*, *A. scutiformis*, *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis*. Adicionalmente, exemplares das cinco espécies reportadas para o Brasil, oriundas de diferentes localidades, tiveram DNA amplificado usando marcadores para os genes mitocondriais 16S e COI. As sequências resultantes foram comparadas no sistema BLAST para confirmação de suas identidades, editadas e alinhadas em Clustal W no programa BioEdit. As distâncias genéticas foram calculadas no programa MEGA5 e representadas por meio de matrizes. Os filogramas foram construídos pelo método de Máxima Verossimilhança na plataforma online CIPRES. As redes de haplótipos foram obtidas pelo Median-Joining no programa Network. As três espécies de *Acanthonyx* são muito semelhantes e difíceis de identificar. Os filogramas e as redes de haplótipos mostraram que *E. brasiliensis* inseriu-se no grupo de *E. bituberculatus*, e que *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* se inserem em *A. petiverii*, permitindo questionar a validade taxonômica destas espécies. Os dados moleculares corroboraram a morfologia de *Acanthonyx*; a divisão dos espécimes de *A. petiverii* em dois grupos distintos e bem suportados indicou que há diferenças genéticas entre estas populações, mas que ainda ocorre fluxo gênico. Entre as espécies de *Epialtus*, não houve alta divergência genética e o compartilhamento de haplótipos indicou fluxo gênico entre *E. brasiliensis* e *E. bituberculatus*, indicando a presença de uma única espécie no Brasil. Dessa forma, pode ser que a presença ou ausência do espinho proximal ventral nos últimos pares de pernas locomotoras seja um caráter plástico em relação ao meio em que vivem. Nos filogramas e nas redes de haplótipos, os espécimes de *Epialtus* separaram-se em Caribe e Brasil, mas não foram distinguidos morfologicamente. Por fim, sugere-se a sinonimização de *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* com *A. petiverii*, e a ocorrência de *E. bituberculatus* no Caribe e *E. brasiliensis* no Brasil.

Abstract

The Superfamily Majoidea consists of six families: Epialtidae, Hymenosomatidae, Inachidae, Inachoididae, Majidae and Oregoniidae. The family Epialtidae includes 76 genera, among them *Acanthonyx* and *Epialtus* with 17 and 11 valid species, respectively. In the Brazilian coast there are three *Acanthonyx* species, *A. dissimulatus*, *A. scutiformis* and *A. petiverii*; and two *Epialtus*, *E. bituberculatus* and *E. brasiliensis*. Doubts about the systematic of these genus, the high diversity of forms and the lack of revisions addressing them, highlight the necessity for a taxonomic revision of the Brazilian species using different methodological tools such as morphology and molecular analysis together. A list of characters was analyzed and descriptions were made for *A. dissimulatus*, *A. petiverii*, *A. scutiformis*, *E. bituberculatus* and *E. brasiliensis*. For molecular data, DNA of specimens from different localities was amplified using markers for the mitochondrial genes 16S and COI. All sequences were confirmed in BLAST system; they were edited and aligned using Clustal W with interface to BioEdit. Genetic distances were calculated in the program Mega5 and represented through matrices. The construction of the trees was performed using Maximum Likelihood in the online platform CIPRES. Haplotype networks were based on Median-Joining analysis and performed in the program Network. The three species of *Acanthonyx* were similar morphologically and could not be separated. Trees and the haplotype network showed that *E. brasiliensis* was into the group of *E. bituberculatus*; and *A. dissimulatus* and *A. scutiformis* were within *A. petiverii* branch, which means that taxonomic status of these species may be questioned. There is a correspondence between morphologic and molecular data among the three species of *Acanthonyx*; the division in two distinct groups observed in specimens of *A. petiverii* was well supported and indicated that there are genetic differences between these populations, but gene flow still occurs. Between both species of *Epialtus*, the results from molecular markers were in conflict with the morphological classification, and sharing of haplotypes indicated gene flow between *E. brasiliensis* and *E. bituberculatus*, which means that there is only one species in Brazil. Hence, the presence or absence of the spine on the propodus's ventral surface in the last ambulatory pereopods can be related to ecological plasticity developed in response to the environment where these crabs live. Phylograms and the haplotype network showed that specimens of *Epialtus* were separated in two groups, Caribbean and Brazil, but they were not distinguished morphologically. In this way, we propose that *A. dissimulatus* and *A. scutiformis* as junior synonyms of *A. petiverii*; and the occurrence of *E. bituberculatus* in the Caribbean and *E. brasiliensis* in Brazil.

Introdução

Dentro da superfamília Majoidea Samouelle, 1819 estão os caranguejos popularmente conhecidos como “aranha”, presentes nos sistemas marinhos e costeiros, e representantes de uma importante parcela dos braquiúros nas áreas intermareais rochosa ou de recifes, distribuindo-se por todos os mares do mundo (Hendricks, 1999). São chamados também de decoradores devido ao hábito de acoplar na sua estrutura corpórea material do meio em que vivem, camuflando-se dos predadores (Wicksten, 1993).

De acordo com a classificação de Ng *et al.* (2008), o táxon Majoidea é dividido em seis famílias Epialtidae MacLeay, 1838; Hymenosomatidae, MacLeay, 1838; Inachidae MacLeay, 1838; Inachoididae Dana, 1851; Majidae Samouelle, 1819 e Oregoniidae Garth, 1958. Há uma tendência em elevar a categoria das subfamílias bem reconhecidas dentro de Majoidea aumentando para oito famílias válidas (Ng *et al.*, 2008). Entretanto, por falta de revisões, tal abordagem pode não ser consistente para os gêneros do Indo Pacífico Ocidental e Atlântico (Ng *et al.*, 2008). Martin & Davis (2001), entretanto, por considerarem incompleto o conhecimento sobre larvas de majóides quando comparada à sua imensa diversidade, reconheceram apenas as famílias Epialtidae, Inachidae, Inachoididae, Majidae, Mithracidae Balss, 1929; Pisidae Dana, 1851 e Tychidae Dana, 1851. Dessa forma, Majoidea é um grupo com classificação controversa e tem recebido numerosas propostas de reagrupamento que nem sempre são adotadas pela maioria dos especialistas (Hendrickx, 1999; Ng *et al.*, 2008).

No trabalho de Hendrickx (1995) a subfamília Epialtinae MacLeay, 1838 que pertencia a Majidae foi elevada à condição de família, sendo aceita como Epialtidae por McLaughlin *et al.* (2005). A família Epialtidae, por sua vez, compreende 76 gêneros, dentre eles *Acanthonyx* Latreille, 1828, composto por 17 espécies e *Epialtus* H. Milne Edwards, 1834 com 11 espécies reconhecidas (Emparanza *et al.*, 2007; Ng *et al.*, 2008).

Hultgren & Stachowicz (2008), em uma filogenia da superfamília Majoidea, aproximaram *Epialtus* de *Acanthonyx* utilizando três locus (16S, COI e 28S) como ferramenta. Com estes resultados suportaram estudos anteriores de morfologia de larvas e de adultos, indicando que as famílias Pisidae, Epialtidae e Mithracidae são grupos parafiléticos, e quando analisadas em conjunto formam um grupo monofilético. Além disso, Pohle & Marques (2000) mostraram, com base na morfologia das larvas, que as relações dentro das subfamílias Epialtinae e Pisinae Dana, 1851 não estão bem estabelecidas, gerando classificações controversas dentro da família Epialtidae e destacando a necessidade de esclarecimentos adicionais.

As larvas possuem caracteres que podem tanto auxiliar como dificultar na resolução de algumas relações taxonômicas que não estão claras para os adultos (Pohle & Marques, 2000; Negreiros-Fransozo & Fransozo, 2001). Há diferenças intraespecíficas quanto ao padrão de cerdas da carapaça, maxílula e segundo maxilípode entre as larvas de *E. brasiliensis* e *A. petiverii* (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1991). Entre *E. bituberculatus*, *E. brasiliensis* e *A. scutiformis*, a zoea é muito semelhante e apenas algumas características da antena, cerdas da carapaça e mandíbula as diferenciam (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 2001). Dessa forma, embora as características larvais sejam bastante utilizadas na identificação (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1991 e 2001; Pohle & Marques, 2000), as semelhanças entre os adultos tornam controversa as relações entre as espécies destacando a necessidade de estudos em conjunto envolvendo as cinco espécies que ocorrem no Brasil.

O GÊNERO *ACANTHONYX*

O gênero *Acanthonyx* Latreille, 1828 distribui-se amplamente nas duas costas da América; além de ocorrer nos Açores, em Cabo Verde, no Mediterrâneo, no Mar Vermelho, no Oceano Índico e no Havaí (Rathbun, 1925; Griffin & Tranten 1986; Emparanza *et al.*, 2007). São encontrados ocultos entre as algas e fanerógamas submersas, com as quais se confundem pela semelhança no padrão de cores (Coelho & Torres, 1993). Tem como espécie tipo *Acanthonyx lunulata* (Risso, 1816) com localidade tipo no Mediterrâneo e Atlântico Oriental (Rathbun, 1925; Garth, 1958; Coelho & Torres, 1993).

No litoral brasileiro, há três espécies registradas do gênero *Acanthonyx*: *A. dissimulatus* Coelho, 1993 que se distribui do Piauí até a Bahia (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996) e em São Paulo (Mantelatto & Corrêa, 1996; Dall'Occo *et al.*, 2004). Habita a região entre marés até 25 m, em fundos rochosos, arenosos ou cobertos com vegetação; *A. scutiformis* (Dana, 1851) encontra-se desde o Espírito Santo até São Paulo, em regiões costeiras (Melo, 1996; Dall'Occo *et al.*, 2004) e *A. petiverii* H. Milne Edwards, 1834 é encontrada desde a Flórida (EUA) até o Rio de Janeiro (Brasil) e, ao longo do litoral Pacífico distribui-se da costa oeste do México até o Chile; além de ocorrer nas Ilhas Mariás, em Revillagigedo e em Galápagos. Habita o litoral (raramente até 30 m) entre as algas, corais e poças de marés (Retamal, 1981; Hendrickx, 1999).

Griffin & Tranter (1986) sugeriram uma revisão mais completa do gênero *Acanthonyx*, necessária para que várias dificuldades taxonômicas fossem resolvidas. Neste mesmo trabalho, os autores examinaram o grau de fusão dos segmentos do

abdômen e tal caráter se mostrou insuficiente para distinguir gêneros. Em um catálogo de crustáceos, Melo (1998) citou *A. dissimulatus* e em suas referências mostrou que esta mesma espécie já foi descrita como *A. petiverii* por Rathbun (1894) e Powers (1977). As três espécies registradas no Brasil são muito similares entre si, quando comparados indivíduos de porte semelhante, sendo diferenciadas pelo contorno da carapaça e tamanho dos tubérculos em indivíduos maiores (Coelho & Torres, 1993). Isso indica que há semelhanças marcantes entre elas, justificando a necessidade de uma investigação mais detalhada.

O GÊNERO *EPIALTUS*

Epialtus H. Milne Edwards, 1834, inicialmente incluído na família Majidae (Abele & Kim, 1986; Camp *et al.*, 1998), atualmente pertence à família Epialtidae (Ng *et al.*, 2008). Segundo Rathbun (1925) e Ng *et al.* (2008), a espécie tipo do gênero foi designada subsequentemente por Miers em 1879, como *Epialtus bituberculatus* H. Milne Edwards, 1834 e cuja localidade tipo é Chile. Esta localidade é aceita por Rathbun (1925; 1933) e Abele & Kim (1986), mas por ter sido mencionada unicamente em Milne Edwards (1834) foi questionada por Garth (1958) e Powers (1997).

O gênero *Epialtus* é encontrado nos dois lados do continente americano: no lado Pacífico distribui-se do sul da Califórnia até o Chile e do lado Atlântico desde o norte da Flórida (EUA) até o Estado de Santa Catarina (Brasil) (Rathbun, 1925). No Pacífico Oriental estão: *Epialtus hiltoni* Rathbun, 1923; *E. peruvianus* Rathbun, 1923 (Rathbun, 1925); *E. minimus* Lockington, 1877 e *E. sulsirostris* Stimpson, 1860 (Hendrickx, 1999; Hendrickx *et al.*, 2005); e no Atlântico Ocidental: *E. bituberculatus* H. Milne Edwards, 1834 (Rathbun, 1933; Melo, 1996); *E. brasiliensis* Dana, 1852 (Melo *et al.*, 1989; Melo, 1996); *E. dilatatus* H. Milne Edwards, 1878; *E. longirostris* Stimpson, 1860 (Rathbun, 1925; 1933); *E. elongatus* Rathbun, 1923; *E. kingsleyi* Rathbun, 1923 e *E. portoricensis* Rathbun, 1923 (Rathbun, 1925).

No litoral brasileiro, há duas espécies registradas para o gênero *Epialtus*: *E. bituberculatus*, com distribuição desde a Flórida (EUA), Golfo do México, Antilhas, Colômbia, Venezuela até o Brasil (do Ceará até São Paulo) (Rathbun, 1933; Melo, 1996) e Chile (Garth, 1958; Boschi, 2000); e *E. brasiliensis* encontrada na Colômbia e no Brasil (Ceará, e do Espírito Santo até o Paraná) (Melo, 1996; Masunari & Dubiaski-Silva, 1998; Marcano & Bolaños, 2001; Hernández-Ávila *et al.*, 2007; Coelho *et al.*, 2008; Melo, 2008). Habitam águas rasas, vivendo entre algas, na zona entremarés e em fundos duros, ou arenosos e poças de maré, em profundidades variadas, na maioria das vezes associadas às algas pardas (*Sargassum* sp.) (Coelho, 1971; Melo, 1996; Mantelatto & Corrêa, 1996). No Maranhão e Pernambuco, Coelho (1971)

encontrou a espécie *E. longirostris* Stimpson, 1860 em fundos de algas calcárias e de areia, entre 19 e 54 metros de profundidade. Segundo Melo (1998) o material analisado por Coelho (1971) e registrado para o Brasil, correspondia à *Epialtoides rostratus* Coelho, 1972. Dessa forma, *E. longirostris* é uma espécie válida mas não ocorre no Brasil.

Quando se compara *E. bituberculatus* com *E. brasiliensis* observam-se semelhanças quanto à presença de dois tubérculos na região gástrica (Melo, 1996) e rostro simples (Rathbun, 1925), o que dificulta a identificação (Fausto-Filho, 1966), e enfatiza a necessidade de uma revisão entre elas.

DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA: SOBREPOSIÇÃO versus LACUNA

Há uma sobreposição de ocorrência no Brasil das espécies de interesse neste estudo. Com exceção de *A. dissimulatus* (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996), as quatro espécies *A. petiverii*, *A. scutiformis*, *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis* ocorrem em simpatria do Espírito Santo até São Paulo (Rathbun, 1901, 1925; Coelho & Torres, 1993; Hiyodo *et al.*, 1994; Melo *et al.*, 1989; Melo, 1996). Esta distribuição pode ser comparada com a de outras famílias, e com espécies de Majidae, sugerindo uma área comum entre elas (Coelho & Torres, 1993). Assim como a localização, os habitat também são muito semelhantes, podendo algumas espécies coexistir nas mesmas algas (Coelho, 1971; Hiyodo *et al.*, 1994; Melo, 1996). Dessa forma, esta coexistência dificulta a identificação das espécies, causa confusão taxonômica e destaca a necessidade de uma investigação.

Os trabalhos que envolvem revisões taxonômicas (Coelho & Torres, 1993; Emparanza *et al.*, 2007) das espécies de interesse neste projeto são escassos. A maioria dos estudos propostos envolve ecologia (Wilson, 1987; Mantelatto & Corrêa, 1996; Bertini *et al.*, 2004; Mantelatto *et al.*, 2004; Teixeira *et al.*, 2009), levantamentos e listas de espécies (Rathbun, 1901, 1925, 1933; Garth, 1958; Lemaitre, 1981; Abele & Kim, 1986; Camp *et al.*, 1998; Hendrickx, 1999; Boschi, 2000; Dall'Occo *et al.*, 2004; Ng *et al.*, 2008). Outros, por sua vez, examinaram as relações existentes dentro de táxons mais amplos por meio de filogenias moleculares combinada com morfologia larval (Hultgren & Stachowicz, 2008; Hultgren *et al.*, 2009) e pela análise de caracteres morfológicos da larva inferindo relações de parentesco dentro da superfamília (Pohle & Marques, 2000).

IMPORTÂNCIA DA FERRAMENTA MOLECULAR

A taxonomia alfa e a avaliação sobre a biodiversidade são, até hoje, principalmente embasadas em caracteres morfológicos. A morfologia é um marcador

complexo e pode ser tendencioso (não neutro). Como consequência; diz-se que a taxonomia morfológica pode levar a sub ou superestimação da biodiversidade (Lefébure *et al.*, 2006). Com a disponibilidade de tecnologia para a produção de dados moleculares, novas classificações foram feitas e o descobrimento de espécies crípticas foi relatado (Lefébure *et al.*, 2006; Buhay & Crandall, 2008). Ademais, observa-se uma tendência na busca por novas ferramentas que possam auxiliar na resolução dos conflitos em relação à delimitação de espécies morfológicamente similares (Buhay & Crandall, 2008), e nesse caso podem ser usados dados genéticos, geográficos, comportamentais, de desenvolvimento, filogenéticos (Dayrat, 2005), e reprodutivos (espermiotaxonomia) (Guinot *et al.*, 1997; Tirelli *et al.*, 2008; Tudge, 2009).

Lefébure *et al.* (2006) postulam que o uso de sequências nucleotídicas em taxonomia pode ser uma ferramenta para identificar ou atribuir espécimes a grupos taxonômicos que foram anteriormente descritos ou para prever e classificar novos táxons, e, ao contrário do que se pode acreditar, servirá para refinar as classificações atuais e não para acabar com elas. E ainda, estas duas ferramentas de classificação devem ser complementares, usadas para abordar um mesmo objetivo, apenas levando em conta caracteres distintos (Dayrat, 2005).

O uso de ambas as ferramentas também se complementa no que diz respeito à identificação de estágios juvenis de crustáceos; três espécies de *Cancer* Linnaeus, 1758 ocorrem em simpatria na costa sudeste do Pacífico e suas megalopas foram identificadas não só por morfologia como também por dados moleculares das larvas associados com o dos adultos, mostrando que marcadores moleculares são bastante eficientes (Pardo *et al.*, 2009).

Quando várias ferramentas usadas em conjunto solucionam controvérsias, podem-se extrapolar estes dados propondo a proteção das espécies e do local em que elas ocorrem, como no caso de quatro espécies de lagostins de caverna do gênero *Orconectes* Cope, 1872 (Buhay & Crandall, 2008).

Dentro dos crustáceos, o sucesso na resolução de problemas taxonômicos usando marcadores moleculares é observado em trabalhos com caranguejos (Schubart *et al.*, 2000; Spivak & Schubart, 2003; Hultgren & Stachowicz, 2008; Windsor & Felder, 2009), siris (Mantelatto *et al.*, 2007, 2009b), ermitões (Mantelatto *et al.*, 2006, 2009a; Negri *et al.*, 2012), camarões (Pileggi & Mantelatto, 2010; Rossi & Mantelatto, 2013) e outros decápodes (Buhay & Crandall, 2008; Pérez-Barros *et al.*, 2008).

Do que foi exposto anteriormente e tendo em vista a controvérsia envolvendo a sistemática da superfamília Majoidea, mais especificamente da família Epialtidae e

considerando também a falta de revisões abordando os gêneros *Acanthonyx* e *Epialtus*, evidencia-se a necessidade de estudos que revisem e esclareçam as relações entre as espécies brasileiras utilizando-se de ambas as ferramentas, como uma forma de contribuir para a resolução de problemas taxonômicos da família como um todo.

Objetivos

Este projeto tem como objetivo uma revisão taxonômica das espécies do gênero *Acanthonyx* e *Epiplatys* do Brasil, utilizando como ferramentas dados morfológicos e moleculares. A partir da análise minuciosa pretende-se avaliar a hipótese sobre a validade taxonômica das espécies.

Material & Métodos

REVISÃO TAXONÔMICA

A revisão taxonômica foi realizada por meio da comparação de caracteres morfológicos, averiguando e acrescentando novos caracteres às descrições já existentes. Todas as espécies de *Acanthonyx* e *Epialtus* que ocorrem na costa do Brasil foram analisadas, sendo três espécies do primeiro gênero e duas do segundo, de acordo com Rathbun (1925 e 1933), Coelho & Torres (1993), Melo (1996), Hendrickx (1999).

Lotes provenientes de localidades distintas já se encontravam depositados na Coleção de Crustáceos do Departamento do Biologia (CCDB) - Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC) da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (FFCLRP/USP). Outros espécimes foram obtidos por meio de coletas, empréstimos e doações das seguintes instituições: Museo de Zoologia da Universidad de Costa Rica (UCR), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Universidade Federal do Pernambuco (UFPE), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), e University of Louisiana-Lafayette, Zoological Collections (ULLZ).

A partir de informações extraídas de estudos referentes à taxonomia e sistemática das espécies, foram selecionados os caracteres morfológicos mais informativos de ambos os gêneros e utilizados na diagnose dos mesmos. Estes caracteres foram obtidos da literatura (Rathbun, 1901, 1925; Garth, 1958; Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Hendrickx, 1999); outros foram acrescentados após comparação da morfologia dos indivíduos adultos com espécimes disponíveis para análises (Tab.1). As descrições foram feitas com base em todo o material analisado de cada espécie.

Todos os exemplares analisados foram mensurados quanto: ao comprimento da carapaça (CC) na linha mediana, a partir da margem anterior até a posterior; a largura da carapaça na parte mais larga, sendo esta na região branquial e ao comprimento do rostro a partir do ângulo formado com a órbita (Fig. 1).

Figura 1: Vista dorsal de um *Epialtus* (modificado de Melo, 1996).

Tabela 1. Caracteres selecionados para revisão taxônômica das espécies de *Acanthonyx* e *Epiplatys* que ocorrem na costa brasileira, provenientes de várias localidades.

Caracteres	
Carapaça	formato; presença, distribuição e tipo de cerdas e tubérculos
Rostro	formato; presença e tipos de cerdas
Órbitas	ângulo formado em relação ao rostro
Olhos	presença ou ausência de cerdas
Dente pré-orbital	presença ou ausência; tipo de cerdas
Dente pós-orbital	presença ou ausência
Região hepática	formato; presença ou ausência de cerdas
Região gástrica	presença ou ausência de tubérculos e cerdas; tipo e distribuição das cerdas
Região cardíaca	presença ou ausência de tubérculos e cerdas; tipo e distribuição das cerdas
Região branquial	presença ou ausência de dentes; tipos de cerdas
Região intestinal	presença ou ausência de tubérculos e cerdas; tipo e distribuição das cerdas
Artículo basal da antena	formato; posição dos artículos em relação ao rostro; distribuição e tipos de cerdas
Quelípodos	tamanho; presença de hiato entre os dedos
Base/Ísquio*	presença ou ausência de cerdas e tubérculos
Mero*	presença ou ausência de cerdas
Carpo*	presença ou ausência cristas, cerdas e tubérculos
Própodo*	presença ou ausência de dentes; tipos de cerdas
Dátilo*	presença ou ausência de dentes; tipos de cerdas
Pernas locomotoras	tamanho; presença, distribuição e tipo de cerdas
Ísquio**	presença ou ausência de cerdas e tubérculos
Mero**	presença ou ausência de lóbulos e cerdas
Carpo**	formato; presença ou ausência cerdas e tubérculos
Própodo**	presença ou ausência de espinhos; tipo e distribuição das cerdas
Dátilo**	presença ou ausência de extremidade pontiaguda, espinhos e cerdas
Esternitos abdominais	formato; posição; presença ou ausência de cerdas
Somitos abdominais	grau de fusão; formato; presença ou ausência de cerdas
Segundo par de pleópodos	presença ou ausência nos machos; formato

* artículos dos quelípodos

** de todos os pereópodos

OBTENÇÃO E ANÁLISE DOS DADOS MOLECULARES

Foi realizada análise molecular das três espécies de *Acanthonyx* e das duas de *Epialtus* que ocorrem na costa do Brasil. Os exemplares de populações coletadas ao longo das áreas de ocorrência encontravam-se depositados na coleção CCDB/FFCLRP/USP e outros foram obtidos posteriormente conforme já descrito anteriormente.

Para esta análise foram utilizados como marcadores os genes 16S mtDNA e Citocromo Oxidase I (COI) que já demonstraram ser eficientes para os objetivos propostos em estudos sobre a sistemática de crustáceos decápodes (Hultgren & Stachowicz, 2008; Mantelatto *et al.*, 2006, 2007, 2009a,b; Pileggi & Mantelatto, 2010).

Os dados foram obtidos de acordo com os protocolos propostos por Mantelatto *et al.* (2007, 2009a,b) e Pileggi (2009) com modificações adequadas ao material utilizado. Os testemunhos genéticos, dos quais se obtiveram as amostras de tecido para as análises, foram depositados na CCDB/FFCLRP/USP e o material oriundo de outras coleções devidamente mencionado quanto à referência de sua origem e número de tombo.

EXTRAÇÃO DO DNA

O DNA genômico foi extraído do tecido muscular dos artículos ou entre as articulações dos pereiópodos dos exemplares machos. Quando não havia macho disponível o material genético foi extraído de fêmeas e/ou dos ovos de fêmeas ovígeras.

O tecido obtido foi colocado em uma solução de 600µL de lysis buffer com 200µL de proteinase K (500 µg/mL), homogeneizado e incubado por 48 horas a 55°C; depois de inativar a proteinase em 10min de gelo, as proteínas foram separadas pela adição de 200µL de acetato de amônio (7,5M) antes da centrifugação. O DNA foi precipitado pela adição de 700µL de isopropanol resfriado seguido de centrifugação; o “pellet” resultante foi lavado com 15µL de etanol 70%, resfriado, secado e ressuspendido em 20-30µL de tampão TE. A concentração do DNA extraído foi avaliada por observação em eletroforese com gel de agarose 1% e fotografada com câmera digital C-7070 da Olympus® em um transiluminador UV Transilluminator M20 da UVP® ou por meio do Thermo Scientific NanoDrop2000 Spectrophotometer, em concentrações de ng/µL.

AMPLIFICAÇÃO DO DNA

A região de interesse foi amplificada por meio da técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction) utilizando iniciador (primer) universal para o gene COI e um primer

para gene 16S específico para a superfamília Majoidea (Tab. 2), e que se mostrou adequado em outros estudos deste grupo (Hultgren & Stachowicz, 2008; Windsor & Felder, 2009).

Os produtos do PCR foram obtidos em uma reação de volume total de 25µL contendo 2,5-6,5µL de água destilada e deionizada, 5µL de betaína (5M), 4µL de DNTPs (10 mM), 3µL de PCR Buffer (10X), 3-4,5µL de MgCl₂ (25 mM), 2,5µL de Albumin from bovine serum 1% (ABS), 1µL de cada primer (10 ou 20 µM), 0,5µL *Thermus aquaticus* polimerase (5 U/µL) e 1µL do DNA previamente extraído. Em um termociclador Applied Biosystems Veriti 96 Well Thermal Cycler®, a amplificação foi obtida com os seguintes ciclos termais: 16S - desnaturação inicial por 5 min a 95°C; anelamento por 40 ciclos (45s a 95°C; 45s a 58,5°C e 1 min a 72°C); extensão final por 3 min a 72°C; COI - desnaturação inicial por 2 min a 94°C; anelamento por 35 ciclos (30/45s a 94°C; 30/45s a 42-50°C e 1 min a 72°C); extensão final por 2 min a 72°C.

Os resultados dos PCRs foram observados em eletroforese com gel de agarose 1% e fotografados com câmera digital C-7070 da Olympus® em um transiluminador UV Transilluminator M20 da UVP®. Os produtos do PCR foram purificados utilizando o protocolo do kit Sure Clean®.

Tabela 2. Primers usados na amplificação dos genes 16S e COI por meio da técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction).

Primer	Sequência	Referência
16SF	5'- TATTTTGACCGTGCAAAGGTAG -3'	(Hultgren & Stachowicz, 2008)
16SR	5'- ATTAAAGGTCGAACAGACCCT -3'	
COH6	5'-TADACTTCDGGRTGDCCAAARAAYCA-3'	(Schubart & Huber, 2006)
COL6b	5'-ACAAATCATAAAGATATYGG-3'	

REAÇÃO DE PCR PARA O SEQUENCIAMENTO

A reação de sequenciamento, foi efetuada em um volume total de 20µL contendo 10µL de água destilada e deionizada, 6µL de 2.5x Big Dye® Terminator Sequencing Buffer, 2µL de Big Dye® Terminator Mix (Applied Biosystems) (deoxinucleotídeos, dideoxinucleotídeos fluorescentes e Taq DNA polimerase), 1µL primer (10µM) e 1 ou 2µL do produto do PCR previamente purificado. A amplificação para sequenciamento foi obtida com os seguintes ciclos termais: desnaturação inicial por 2 min a 96°C; anelamento por 35 ciclos (45s a 96°C; 30s a 50°C e 4 min a 60°C).

O sequenciamento das amostras foi realizado em um sequenciador automático ABI Prism 3100 Genetic Analyzer® (Applied Biosystems automated sequencer) do

Departamento de Biologia da FFCLRP/USP e do Departamento de Tecnologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal (FCAV) da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP).

EDIÇÃO DAS SEQUÊNCIAS

As sequências obtidas foram reconciliadas e confirmadas pelo sequenciamento de ambas as fitas (senso e anti-senso) usando o programa BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999). Os fragmentos de DNA obtidos a partir da metodologia empregada foram submetidos ao alinhamento no sistema BLAST para comparação com a assembleia do banco de dados NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) visando à confirmação de suas respectivas identidades.

ANÁLISE DOS DADOS

As análises dos dados moleculares foram realizadas com o uso de fragmentos amplificados dos genes 16S e COI (Tab.3) e sequências disponíveis no GenBank tanto das espécies foco como para a escolha do grupo externo.

As sequências nucleotídicas foram editadas com o uso do programa BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999), posteriormente alinhadas em ClustalW (Thompson *et al.*, 1994, implementado no programa BioEdit).

A partir dos dados obtidos para os genes 16S e COI, visando comparar geneticamente as cinco espécies de interesse foram calculadas as distâncias genéticas por meio de Matrizes no programa MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011). Os valores de distância foram convertidos em porcentagem visando facilitar a visualização das matrizes e seu entendimento. O método de distância "p" agrupa as espécies por similaridade e mostra, por meio de uma matriz, o quanto há de divergência entre os grupos comparados levando em conta as sequências nucleotídicas.

Os filogramas pelo método de Máxima Verossimilhança ou Maximum Likelihood (ML) (Huelsenbeck & Crandall, 1997) foram executados no programa RAXML (Stamatakis, 2006) na plataforma online CIPRES (Miller *et al.*, 2010), em que o modelo de substituição nucleotídica assumido é o GTR+G+I. Os valores de bootstrap abaixo de 50 não foram apresentados nos filogramas. O método de ML sugere que os resultados observados com a explicação mais provável seja o preferido (Page & Holmes, 1998) e, com isso, escolhe o valor de um parâmetro que maximiza a probabilidade de observar os dados (Huelsenbeck & Crandall, 1997). No caso de filogramas, os dados são maximizados para cada topologia, a topologia com maior probabilidade de ocorrer é a escolhida e o parâmetro considerado é o tamanho dos ramos (Pereira *et al.*, 2001).

O método de “bootstrap” foi utilizado para avaliar a consistência interna dos ramos (Felsenstein, 1985), com 1000 réplicas, e apenas valores de confiança acima de 50% foram apresentados. Este método estatístico consiste em amostrar de forma aleatória os caracteres da matriz original de dados, formar novas matrizes e buscar a árvore mais parcimoniosa. As árvores geradas são resumidas numa árvore consenso, verificando estatisticamente a confiança que há nos grupos indicados pela árvore (Felsenstein, 1985), ou seja, quantas vezes o grupo se repetiu no total de matrizes analisadas. Se um grupo é bem suportado, então a amostragem a partir da matriz original de dados que devem produzir, frequentemente, mais ramos para este grupo (Wenzel, 2002).

Com o objetivo de enraizar o filograma, foi estabelecido um grupo-externo distantemente relacionado ao grupo de espécies de interesse, e escolhido pela comparação das sequências no sistema BLAST e baseada em Hultgren & Stachowicz (2008). Sequências de 16S retiradas do GenBank foram utilizadas tanto para a construção da matriz como para o filograma: *A. petiverii* (GenBank EU682802, EU682803). Para enraizar a árvore, a espécie *Taliepus nuttallii* (Randall, 1840) (GenBank: EU682828) pertencente à família Epialtidae foi escolhida como grupo externo.

As matrizes de distância e o filograma de Máxima Verossimilhança para o gene COI foram construídos com duas sequências de *Acanthonyx* retiradas do GenBank (*A. lunulatus* - JQ305885, *A. petiverii* - EU682854) e a espécie *T. nuttallii* (GenBank: EU682873) foi usada para enraizar a árvore.

Após a construção das matrizes e dos filogramas, observou-se a formação de alguns grupos distintos. A partir daí, optou-se por fazer a estruturação genética dos espécimes de *Epialtus* e dos espécimes de *Acanthonyx* por meio das sequências do gene COI. Os haplótipos foram calculados no programa DNAsp 5.10.01 (Librado & Rozas, 2009). A diversidade de nucleotídeos e de haplótipos foi estimada para cada grupo por meio do programa Arlequin 3.11 (Excoffier *et al.*, 2005). As redes de haplótipos foram construídas pelo método de Median-Joining no programa Network 4.6.1.1 (Bandelt *et al.*, 1999) com os dados preparados no DNAsp.

A partir das sequências de *Epialtus*, para examinar a distribuição da variação genética foram computadas no Arlequin séries de análise de variação molecular (AMOVA) (Excoffier *et al.*, 1992), processadas com base na frequência de haplótipos com subdivisão de grupos e todos num único grupo. A significância dos resultados foi testada por meio do procedimento de permutação não paramétrico (Excoffier *et al.*, 1992), com 1000 permutações. Para as sequências de *Acanthonyx*, estes testes não foram feitos porque não foi observada uma estruturação genética mais clara.

Tabela 3. Lista de espécimes selecionados para as análises moleculares (GenBank: número de acesso das sequências; CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, Ribeirão Preto; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, Universidad Nacional Autónoma de México; DOUFPE: Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco; UCR: Museo de Zoología da Universidad de Costa Rica; ULLZ: University of Louisiana-Lafayette, Zoological Collections).

Espécime	Data de Coleta	Localidade	Coleção	16S	GenBank COI
<i>Acanthonyx scutiformis</i> (Dana, 1851)	2002	Praia Grande - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 4479		KC695767
<i>Acanthonyx dissimulatus</i> Coelho, 1993	02/07/2002	Quintana Roo - La Mancha Rodes - México	CCDB 2430		KC695765
	01/12/1995	Praia do Itaguá - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 103		KC695768
	26/08/2007	Veracruz de Ignacio de la Llave - San Andrés Tuxtla - México	CNCR 24952		KC695766
<i>Acanthonyx petiverii</i> H. Milne Edwards, 1834	06/04/2007	Playa de Cahuita - Costa Rica - Atlantic coast	CCDB 3725		KC685776
	05/08/2011	Playa Paunch - Bocas del Toro - Panamá	CCDB 1063		KC695774
	25/08/2011	La Restinga - Venezuela	CCDB 3633		KC695775
	03/11/2010	Boca Chica - Isla Margarita - Venezuela	CCDB 2428		KC695771
	06/04/2012	Recifes na Praia da Boa Viagem - Recife - Pernambuco - Brasil	CCDB 3814		KC695773
	06/11/2010	Praia Badusca - Morro de Pernambuco - Ilhéus - Bahia - Brasil	CCDB 2427		KC695769
	12/05/2010	Enseada do Flamengo - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 2436		KC695770
	01/10/2002	Praia Grande - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 760	KC695764	KC695772
	12/02/1981	Puerto Viejo - Costa Rica	UCR 1038	KC695753	
	05/08/2011	Playa Paunch - Bocas del Toro - Panamá	CCDB 917	KC695754	KC695784
<i>Epialtus bituberculatus</i> H. Milne Edwards, 1834	03/11/2010	Boca Chica - Isla Margarita - Venezuela	CCDB 2429	KC695755	KC695782

	25/08/2011	La Restinga - Venezuela	CCDB 3634	KC695756	KC695783
	06/04/2012	Praia de Boa Viagem - Recife - Pernambuco	CCDB 3813	KC695758	KC695779/ KC695780
	06/11/2010	Praia Badusca - Morro de Pernambuco - Ilhéus - Bahia - Brasil	CCDB 2426	KC695757	KC695781
	24/04/2012	Praia do Jurumirim - Paraty - Rio de Janeiro - Brasil	CCDB 3861	KC695759	KC695785
	12/05/2010	Enseada do Flamengo - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 2441	KC695760	KC695786
	17/02/2010	Praia do Itaguá - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 2431		KC695778
<i>Epialtus brasiliensis</i> Dana, 1852	09/08/2004	Bocas del Toro - STH 38 - Panamá	ULLZ 10755	KC695761	
	04/06/2008	Praia Grande - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 2373	KC695763	KC695788
	17/02/2010	Praia do Itaguá - Ubatuba - São Paulo - Brasil	CCDB 2432	KC695762	KC695787
<i>Epialtus dilatatus</i> A. Milne-Edwards, 1878	05/08/2011	Playa Paunch - Bocas del Toro - Panamá	CCDB 975	KC695752	KC695777

Resultados

REVISÃO TAXONÔMICA

Na análise morfológica foram analisados 25 (11 machos; 4 fêmeas, 7 fêmeas ovígeras e 3 juvenis) espécimes de *Acanthonyx dissimulatus* de 2 localidades; 95 (31 machos; 26 fêmeas, 15 fêmeas ovígeras e 13 juvenil) exemplares de *A. petiverii* oriundos de 6 localidades; 2 (1 macho e 1 fêmea ovígera) espécimes de *A. scutiformis* de uma localidade; 99 (44 machos; 37 fêmeas; 18 fêmeas ovígeras) espécimes de *Epialtus bituberculatus* representando 6 locais, e 33 (9 machos; 8 fêmeas e 16 fêmeas ovígeras) espécimes de *E. brasiliensis* de 2 localidades.

Quando o primeiro pleópodo do macho foi comparado entre as três espécies de *Acanthonyx* do Brasil e entre as duas espécies de *Epialtus* não há como diferenciá-las intraespecificamente.

Seção Eubrachyura Saint Laurent, 1980

Subseção Heterotremata Guinot, 1977

Infraordem Brachyura Linnaeus, 1758

Superfamília Majoidea Samouelle, 1819

Família Epialtidae MacLeay, 1838

Acanthonyx Latreille, 1828

Descrição (Rathbun, 1925; Coelho & Torres, 1993):

Carapaça sub-oblonga, deprimida, arredondada na porção posterior, quase lisa, não marcadamente constricta na parte posterior dos ângulos anterolaterais proeminentes; espinhos epibranquiais pequenos e não proeminentes.

Rostro terminando em dois espinhos agudos, pouco divergentes.

Espinho pré-ocular elevado, agudo; órbitas pequenas, preenchidas por um pedúnculo robusto móvel; sem dente pós-orbital.

Flagelo da antena visível ao lado do rostro; margem lateral com espinhos não proeminentes; maxilípodo externo com mero truncado distalmente e com pequeno entalhe no ângulo anterointerno.

Quelípodos dos machos bem desenvolvidos; palma comprimida, mas levemente inchada no meio, frequentemente carenada na parte dorsal; dedos agudos, apresentando hiato quando fechados.

Pernas locomotoras curtas, de preferência robustas, decrescendo em tamanho da primeira para a quarta; propódo dilatado e comprimido, armado com um dente ou lobo na margem inferior, contra a qual o dátilo se fecha; dátilo espinhoso na margem posterior.

Abdome do macho com cinco ou seis somitos.

Acanthonyx dissimulatus Coelho, 1993

(Figs. 2 A-E; Fig. 12A)

Acanthonyx dissimulatus Coelho, 1993: 231, fig 1; Melo, 1998: 455.

Localidade-tipo. Tambaú, Município de João Pessoa, Paraíba (Coelho & Torres, 1993).

Material examinado. MÉXICO, Quintana Roo, La Mancha Rodes: 1 macho (CC 15,91 mm), 1 fêmea ovígera (CC 8,15 mm), 02/VII/2002, col. não disponível (CCDB 2430); BRASIL, Rio Grande do Norte, Bacia Potiguar MF #24: 1 fêmea ovígera (CC 9,92 mm), 23/XI/2003, col. não disponível (DOUFPE 13837); Rio Grande do Norte, Bacia Potiguar MF #26: 2 machos (CC 8,94 ± 2,55 mm), 23/XI/2003, col. não disponível (DOUFPE 13906); Rio Grande do Norte, Bacia Potiguar MF #37: 1 macho (CC 15, 37 mm), 21/XI/2003, col. não disponível (DOUFPE 13920); Rio Grande do Norte, Bacia Potiguar MF #39: 1 fêmea (CC 8,58 mm), 2 fêmeas ovígeras (CC 12,01 ± 2,08 mm), 21/XI/2003, col. não disponível (DOUFPE 13927); Pernambuco, Ilha de Santo Aleixo: 1 fêmea (CC 8,14 mm), 06/II/2007, col. não disponível (DOUFPE 13523); Pernambuco, Ilha de Santo Aleixo: 1 fêmea ovígera (CC 11, 47 mm), 2 juvenis (CC 3,25 ± 0,46 mm), 06/II/2007, col. não disponível (DOUFPE 13524); Bahia, Corumbau, Itacolomis: 3 machos (CC 6,83 ± 1,69 mm), 16/II/2000, col. P.C. Paiva (MNRJ 16748); Rio de Janeiro, Arraial do Cabo, Praia dos Anjos: 1 macho (CC 24,28mm), 1 fêmea ovígera (CC 20,22 mm), 06/IX/2003, col. C.E.L Ferreira (MNRJ 19254); São Paulo, Ubatuba, Praia Grande: 1 macho (CC 11,75 mm), 04/V/2004, col. F.L. Mantelatto (CCDB 1421); São Paulo, Ubatuba, Praia do Itaguá: 2 machos (CC 13,80 ± 6,98 mm), 1 fêmea (CC 8,46 mm), 2 fêmeas ovígeras (CC 17,86 ± 0,98 mm), 1 juvenil (CC 9,23 mm), jan-dez/1995, col. F.L. Mantelatto (CCDB 103).

Diagnose. Região gástrica ligeiramente elevada; quelípodos com própodo com forte hiato nos dedos dos machos maiores e sem hiato ou pouco pronunciado nas fêmeas; dedo fixo e dátilo lisos nos machos maiores.

Descrição.

Carapaça alongada, subpentagonal, lisa; tubérculos com cerdas curtas nas regiões gástrica, cardíaca e intestinal; margens laterais não paralelas, quase paralelas

ou paralelas, com três dentes, o primeiro é largo e na região hepática, os outros dois na branquial; dentes marginais com cerdas; antena visível em ambos os lados do rostro (Fig. 2A, B).

Rostro curto, curvado para baixo, bífido; com um tufo de cerdas de tamanho variado nos ápices preenchendo todo o espaço entre eles, ápice com um espinho, cerdas longas e finas de cada lado na superfície dorsal; dois tufos de cerdas curvas (quase enrolando), um de cada lado da superfície dorsal, próximo ao dente pré-orbital.

Órbitas formando ângulos obtusos; lobo pré-orbital não pontiagudo, elevado, curvado para cima e para dentro; órbitas não pronunciadas e do lado da carapaça. Olhos visíveis dorsalmente; pequenos, móveis, sem pedúnculo e base arredondada; com uma cerda curta e grossa na superfície dorsal ou ausente.

Dente pré-orbital elevado, não pontiagudo e com cerdas longas, grossas e finas na superfície dorsal. Dente pós-orbital ausente.

Região hepática formando ângulo quase reto em vista dorsal, margem curvada para cima com fileira de cerdas curtas, longas, finas e grossas na margem.

Região gástrica ligeiramente elevada; dois tubérculos com tufos de cerdas longas e finas na região protogástrica e um tubérculo com cerdas curtas e longas na mesogástrica formando um triângulo.

Região cardíaca não evidente; tubérculo pouco evidente e com cerdas curtas, longas e finas.

Região branquial com dois dentes pequenos não pontiagudos, com cerdas longas e grossas na extremidade; presença ou ausência de cerdas espaçadas na margem da região metabranquial.

Região intestinal sem tubérculos ou com tubérculos laterais pouco evidentes; com tufos de cerdas curtas e longas, um central e dois laterais; região intestinal mais larga nas fêmeas ovígeras do que nas fêmeas e machos.

Artículo basal da antena com a base mais larga que a extremidade; os dois artigos seguintes subcilíndricos ultrapassando o final do rostro; cerdas presentes na extremidade dorsal do 2º; cerdas longas e finas ao redor da extremidade do 3º; flagelo fino, com ou sem cerdas.

Quelípodos do macho robustos (Fig. 2C); pouco robusto nas fêmeas e menores que o comprimento do primeiro par de pernas locomotoras.

Base lisa ou com cerdas curtas e grossas ao redor da superfície ventral; ísquio com 2, 3 ou 4 cerdas finas na superfície ventral distal.

Mero com três tubérculos na parte distal, um dorsal e um em cada lateral, com ou sem cerdas em cada um; dois espinhos na superfície dorsal proximal; 1, 2 ou 3 cerdas em fileira da cada lado da superfície ventral.

Carpo com uma crista lisa ou com cerdas curtas e grossas, um pequeno lóbulo proximal dorsal, um central e um distal liso ou com cerdas; 3, 4, 5 ou 7 cerdas finas e longas em fileira na margem interna.

Própodo com palma alargada e achatada nos machos e pouco alargada e achatada nas fêmeas; com forte hiato nos dedos dos machos maiores e sem hiato ou pouco pronunciado nas fêmeas; dedo fixo liso nos machos maiores e denticulado de forma contínua externamente e liso na margem interna, nos demais machos e nas fêmeas, com ou sem tufos de cerdas finas na extremidade, com ou sem cerdas finas na palma.

Dátilo liso nos machos maiores ou denticulado de forma contínua externamente e liso do lado interno nos machos menores e nas fêmeas, com ou sem tufo de cerdas na extremidade.

Pernas locomotoras não subqueladas nos animais menores, subqueladas nos maiores (Fig. 2D); decrescendo em comprimento do primeiro para o quarto par.

Cerdas curtas e grossas ao redor da base da superfície ventral; ísquio liso ou com 1, 2, ou 3 cerdas finas na superfície ventral distal.

Mero do 1º e 2º pares de pernas locomotoras com três lóbulos na porção distal com 1 ou 2 tufos de cerdas centrais e 1 tufo de cerdas em cada lóbulo lateral; presença de 1, 2 ou 3 cerdas na superfície dorsal, e algumas vezes 1 ou 2 na ventral. Nos 3º e 4º pares, lóbulos da porção distal pouco pronunciados, lisos ou com cerdas na extremidade; 1, 2 ou 3 cerdas na superfície dorsal.

Carpo do 1º, 2º e 3º pares de pernas locomotoras com uma cerda na lateral da margem interna distal, 1 ou 2 no meio da superfície dorsal, e uma cerda na lateral externa distal; 4º par liso; os dois últimos pares lisos e subtriangulares.

Própodo dos apêndices locomotores subtriangular, achatado; extremidade arredondada na qual o dátilo se move formando a subquela, originando um hiato entre o própodo e o dátilo, ornamentado por um tufo de cerdas originadas no própodo. Mais pronunciado do 1º para o 4º par.

Dátilo com duas fileiras de espinhos intercalados com cerdas finas na superfície ventral; extremidade lisa e pontiaguda.

Esternitos lisos e opacos nos machos e nas fêmeas (Fig. 2E); nas fêmeas ovígeras com, cerdas finas e curtas ao redor da margem, abertura dos gonópodos no terceiro.

Seis somitos abdominais (4-5 fusionados); triangulares nos machos (Fig. 2E), quase elíptico nas fêmeas, redondo nas fêmeas ovígeras com somitos 6 e (5+4) mais largos e compridos que os demais; telso triangular; primeiro pleópodo do macho com extremidade formada por um lobo triangular com espinhos (Fig. 12A).

Tamanho. Variando entre 2,91 até 24,28 mm de comprimento de carapaça.

Distribuição. Atlântico Ocidental: Brasil (Maranhão até São Paulo) (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Almeida & Coelho, 2008; Coelho *et al.*, 2008) e México (presente estudo; Tamburus & Mantelatto, 2012) (Fig.3).

Coloração. Variável de acordo com a alga sobre a qual se encontra associado; a coloração desaparece rapidamente no álcool (Coelho & Torres, 1993); marrom ou verde escuro, com partes de alga, grãos de areia e/ou detritos atracados ao corpo.

Ecologia. Hábitat do entre marés até 25m; fundos rochosos, arenosos ou cobertos por vegetação (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Boschi, 2000).

Comentários. Segundo Coelho & Torres (1993) o holótipo dessa espécie seria um macho proveniente da Paraíba e depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo mediante numeração 6596, mas tal lote encontra-se desaparecido. Nas regiões cardíaca ou intestinal os tubérculos podem estar ausentes; o dente da região hepática pode ser pouco largo ou ausente, sendo a região arredondada. O ápice do rostro pode ser liso, espinho ausente e sem cerdas que o preenchem; cerdas da superfície dorsal podem estar presentes em apenas um lado ou ausentes em ambos. No dente pré-orbital as cerdas podem variar de tamanho e espessura; em dois exemplares foi encontrado um par de cerdas entre o dente e o lobo hepático. Na região hepática o ângulo formado nem sempre é reto, tal região pode variar quanto à curvatura, o tamanho e a espessura das cerdas são variados e formam combinações distintas. Na região gástrica o tamanho das cerdas pode variar, os tubérculos podem ser pouco evidentes ou ausentes. O tubérculo da região cardíaca pode ser ausente ou pouco evidente com tamanho de cerdas variado ou mesmo ausentes. Na região intestinal, o tamanho e a espessura das cerdas podem variar ou estas podem estar ausentes. Foi encontrada uma projeção espiniforme na margem lateral externa distal do artículo basal da antena de apenas uma fêmea; o flagelo pode estar ausente bem como as cerdas dos artículos. No carpo do quelípodo, a quantidade de lóbulos pode variar e pode haver apenas cerdas, sem o lóbulo. Pode ocorrer no mesmo animal ausência de cerdas na base e no ísquio de alguns pares de pernas enquanto nos outros, estas podem estar presentes. As cerdas da superfície dorsal do mero podem estar presentes em todos os pares de pernas locomotoras com variação na quantidade. A quantidade, presença e ausência de cerdas no carpo podem variar em todos os apêndices locomotores; nas fêmeas ovígeras foi observado um tubérculo

central na superfície dorsal. Os própodos de indivíduos de 7 a 8 mm de comprimento da carapaça são subcilíndricos e não formam a subquela com dátilo. Nos indivíduos jovens, a carapaça é transparente, lobos e espinhos pouco pronunciados; rostro aberto com cavidade mais pronunciada; lobo orbital não curvado para cima; dente pré-orbital não elevado; a região hepática não forma ângulo reto e nem se curva para cima; região gástrica sem tubérculos ou cerdas; os quelípodos não são robustos e os artículos possuem cerdas distribuídas de forma arbitrária; pernas locomotoras subcilíndricas com cerdas aleatórias; somitos abdominais nem triangular (macho) nem elíptico (fêmea). *Acanthonyx dissimulatus* e *A. petiverii* possuem dois pequenos dentes na margem da região branquial, diferente de duas espécies de *Acanthonyx* do oeste do Indo-Pacífico, *A. euryseroche* Griffin & Tranter, 1986 e *A. limbatus* A. Milne Edwards, 1862 em que a presença de três lobos na região branquial é bastante evidente (Griffin & Tranter, 1986). Além disso, os dedos de *A. dissimulatus* podem ser denticulados ou lisos com hiato evidente entre eles. *A. limbatus* difere desta condição por apresentar um dente grande no dátilo e um espaço pouco pronunciado entre os dedos (Griffin & Tranter, 1986).

Figura 2: *Acanthonyx dissimulatus* Coelho, 1993. (A) Vista dorsal; (B) Vista ventral; (C) Quelípodo direito; (D) Subquela do própodo dos dois últimos pares de pernas locomotoras; (E) Abdome. Figuras A, B: macho, CC 12,2 mm (CCDB 1421). Figuras C, D, E: macho, CC 18,7 mm (CCDB 103). Barra de escala: 5 mm.

Distribuição: *Acanthonyx dissimulatus* Coelho, 1993

Figura 3: Distribuição geográfica da espécie *Acanthonyx dissimulatus* Coelho, 1993.

Acanthonyx petiverii H. Milne Edwards, 1834

(Figs. 4 A-G; Fig. 12A)

Acanthonyx petiverii H. Milne Edwards, 1834: 343; Bell, 1841: 62; Rathbun, 1925: 142, fig. 52, lâmina 44, lâmina 222: figs. 1-6; Rathbun, 1933: 13, fig. 11; Garth, 1946: 376, fig. 4, lâmina 63; Fausto-Filho, 1966: 33; Houvenaghel & Houvenaghel 1974: 143; Abele & Kim, 1986: 37, 162 (chave); Hernández-Aguilera *et al.*, 1997: 60, fig. d, lâmina 3; Marcano & Bolaños, 2001: 74; McLaughlin *et al.*, 2005: 250 e 309.

Acanthonyx simplex Dana, 1852 - Emparanza *et al.*, 2007: 534 (tabela 1), 535, fig.1.

Localidade-tipo. Antilhas (Milne Edwards, 1834; Rathbun, 1925; Garth, 1958).

Material examinado. ESTADOS UNIDOS, Flórida, Miami: 1 macho (CC 12,57 mm), 22/II/1965, col. J. Cabrera (CNCR 1152); MÉXICO, Compostela, Nayarit: 1 fêmea (CC 7,72 mm), 11/III/1993, col. J.L. Villalobos, E. Cadena, M.E. Camacho, F. Álvarez & E. Lira (CNCR 15302); San Andrés Tuxtla, Veracruz de Ignacio de la Llave: 1 macho (CC 4,16 mm), 26/VIII/2007, col. não disponível (CNCR 24952); Veracruz, El Moro: 1 macho (CC 9,35 mm), 01/VI/1973, col. J.A. Rickner (ULLZ 11303); Veracruz, Punta Delgada: 3 machos (CC $\pm$ mm), 1 fêmea (CC 4,98 mm), 07/I/2002, col. D.L. Felder, R. Robles & T. Rodriguez (ULLZ 6163); COSTA RICA, Isla Murciélago: 2 fêmeas ovígeras (CC 7,80 $\pm$ 1,19 mm), 08/V/1999, col. não disponível (UCR 2295-II); PANAMÁ, Bocas del Toro: 1 macho (CC 5,18 mm), 09/VIII/2004, col. D.L. Felder (ULLZ 10755); Bocas del Toro, Playa Paunch: 1 macho (CC 13,51 mm), 1 fêmea ovígera (CC 11,44 mm), 05/VIII/2011, col. F.L. Mantelatto (CCDB 1063); VENEZUELA, Isla Margarita, Boca Chica: 1 macho (CC 8,45 mm), 1 fêmea (CC 9,99 mm), 03/XI/10, col. R. Lopez (CCDB 2428); La Restinga: 1 macho (CC 12,42 mm), 1 fêmea (CC 16,44 mm), 25/VIII/2011, col. J. Bolaños (CCDB 3633); BRASIL, Ceará, Aracati, Praia do Retiro Grande: 1 macho (CC 14,69 mm), 1 fêmea ovígera (CC 13,85 mm), 17/I/1964, col. A.L. Castro (MNRJ 4468); Brasil, Ceará, Mucuripe: 1 fêmea (CC 9,98 mm), 1 juvenil (CC 6,54 mm), 23/IV/1965, col. não disponível (MNRJ 4462); Pernambuco, Recife, Praia da Piedade: 2 machos (CC 14,72 $\pm$ 4,43 mm), 1 fêmea (CC 8,52 mm), 1 fêmea ovígera (CC 15,06 mm), 24/VI/1986, col. A.L. Castro, P. Coelho & G. Melo (MNRJ 4478); Pernambuco, Recife, Praia de Boa Viagem: 4 machos (CC 12,33 $\pm$ 5,31 mm), 1 fêmea (CC 9,66 mm), 1 juvenil (CC 5,5 mm), 06/IV/2012, col. F.L. Mantelatto (CCDB 3814); Pernambuco, Ipojuca, Município de Serrambi, Praia de Serrambi: 1 macho (CC 8,27 mm), 1 juvenil (CC 5,24 mm), 25/XII/2012, col. F.L. Mantelatto & F.B. Mantelatto (CCDB 4481); Paraíba, Jacunã, Praia de Tambaba: 2 machos (CC 12,34 $\pm$

5,43 mm), 1 fêmea (CC 9,10 mm), 1 fêmea ovígera (CC 13,99 mm), 23/II/1995, col. P.S. Young & C.S. Serejo (MNRJ 6487); Alagoas, Marechal Deodoro, Praia do Francês: 1 fêmea ovígera (CC 18,73 mm), 16/II/1995, col. P.S. Young & C.S. Serejo (MNRJ 6630); Alagoas, Marechal Deodoro, Praia do Torto: 1 fêmea (CC 10,70 mm), 16/II/1995, col. P.S. Young & C.S. Serejo (MNRJ 6671); Bahia, Lauro de Freitas, Praia de Ipitanga: 1 fêmea (CC 13,23 mm), 22/XII/2011, col. F.L. Carvalho & E.A. Souza-Carvalho (CCDB 3789); Bahia, Itacaré, Praia da Ribeira: 3 machos (CC $7,57 \pm 3,86$ mm), 4 fêmeas (CC $6,15 \pm 1,60$ mm), 9 juvenis (CC $3,01 \pm 0,70$ mm), 22/II/1994, col. P.S. Young & M.M. Britto-Pereira (MNRJ 4507); Bahia, Ilhéus, Morro de Pernambuco, Praia Badusca: 4 machos (CC $5,11 \pm 0,92$ mm), 5 fêmeas (CC $5,92 \pm 3,44$ mm), 1 fêmea ovígera (CC 13,83 mm), 6/XI/2010, col. F.L. Mantelatto, F. Carvalho & L. Pileggi (CCDB 2427); Bahia, Ilhéus, Morro de Pernambuco, Praia Badusca: 4 machos (CC $9,34 \pm 1,77$ mm), 3 fêmeas (CC $8,26 \pm 1,59$ mm), 2 fêmeas ovígeras (CC $11,53 \pm 2,23$ mm), 1 juvenil (CC 3,88 mm), 21/I/2011, col. F. Carvalho & E.A. Souza-Carvalho (CCDB 3423); Espírito Santo, Guarapari, Praia dos Castanheiros: 1 fêmea ovígera (CC 10,08 mm), 30/X/1993, col. P.S. Young (MNRJ 4547); Espírito Santo, Vitória, Ilha do Boi: 1 macho (CC 20,69 mm), 11/II/1987, col. Flávio & Iara (MNRJ 4664); Espírito Santo, Vitória, Molhes do Porto de Tubarão: 1 macho (CC 18,5 mm), 1 fêmea ovígera (CC 16,58 mm), 10/XI/1987, col. não disponível (MNRJ 4663); Rio de Janeiro, Cabo Frio, Praia do Perú: 1 macho (CC 9,40 mm), 2 fêmeas (CC $7,10 \pm 0,76$), 28/VII/1965, col. A.L. Castro (MNRJ 4661); Rio de Janeiro, Niterói, Itaipú: 1 macho (CC 19,63 mm), IV/1963, col. J. Becker (MNRJ 4471); Rio de Janeiro, Niterói, Praia de Itaipú: 1 macho (CC 14,40 mm), 1 fêmea (CC 9,63 mm), 3/IV/1992, col. A. Macedo (MNRJ 4515); Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Barra de Guaratiba: 1 macho (CC 13,12 mm), 30/IV/1953, col. N. Santos (MNRJ 4467); Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Enseada do Flamengo: 1 macho (CC 17,87 mm), 06/VIII/1982, col. R. Leite (MNRJ 4470); São Paulo, Enseada de Ubatuba: 1 fêmea (CC 12,28 mm), 13/V/2010, col. F.L. Mantelatto (CCDB 2436); São Paulo, Ubatuba, Praia Grande: 1 macho (22,63 mm), 04/XI/1987, col. F.L. Mantelatto (CCDB 0067); São Paulo, Ubatuba, Praia Grande: 1 macho (CC 17,61 mm), 1 fêmea ovígera (CC 15,22 mm), X/2002, col. F.L. Mantelatto (CCDB 0760); São Paulo, Ubatuba, Praia Grande: 1 macho (CC 24,82 mm), 08/XII/2012, col. I.C. Leone (CCDB 3949); São Paulo, Ubatuba, Praia do Itaguá: 2 machos (CC 21,33 mm), 2 fêmeas ovígeras (15,68 e 16,07 mm), VI/1999, col. F.L. Mantelatto (CCDB 0046).

Diagnose. Quelípodos com própodo com hiato pouco pronunciado entre o dátilo e o dedo fixo.

Redescrição.

Carapaça alongada (quase oval), subpentagonal, lisa; tubérculos ausentes ou presentes nas regiões gástrica, cardíaca e intestinal, sem padrão aparente; margens laterais quase paralelas ou paralelas, com três dentes lisos ou com franjas de cerdas curtas, longas e grossas na extremidade, sendo o primeiro largo e na região hepática, os outros dois na branquial; antena visível em ambos os lados do rostro.

Rostro curto, curvado para baixo, bífido (Fig. 4B); um tufo de cerdas de tamanho variado nos ápices e preenchendo todo o espaço entre eles; ápices com um espinho pequeno; cerdas longas e finas da cada lado na margem dorsal; uma fileira de cerdas curvas (quase enrolando) de cada lado da superfície dorsal (Fig. 4B), próxima ao dente pré-orbital.

Órbitas formando ângulos obtusos; lobo pré-orbital não pontiagudo, elevado, curvado para cima; órbitas não pronunciadas do lado da carapaça. Olhos visíveis em vista dorsal pequenos, móveis, sem pedúnculo, base arredondada com uma ou duas cerdas curtas e grossas na superfície dorsal.

Dente pré-orbital elevado, não pontiagudo e com cerdas grossas de tamanho variado, principalmente cerdas longas, na margem. Dente pós-orbital ausente.

Região hepática com lobo grande; variando entre não retangular e retangular; margem curvada para cima com ou sem fileira de cerdas grossas.

Região gástrica pouco evidente; três pequenos tubérculos com tufo de cerdas longas e grossas, dois na região protogástrica e um na mesogástrica formando um triângulo.

Região cardíaca não evidente; um pequeno tubérculo não evidente com tufo de cerdas longas e grossas.

Região branquial com dois dentes pequenos não pontiagudos, com tufo de cerdas curtas, longas e grossas na extremidade.

Região intestinal sem tubérculos com três tufo de cerdas grossas de tamanho variado, um central e dois laterais.

Artículo basal da antena com base mais larga que a extremidade; os dois artigos seguintes subcilíndricos ultrapassando o final do rostro; com cerdas na extremidade dorsal do 2º; cerdas de tamanho variado ao redor da extremidade do 3º; flagelo delgado e sem cerdas.

Quelípodos pouco robustos, curtos e menores que o primeiro par de pernas locomotoras nos machos até 8 mm de comprimento e nas fêmeas (Fig. 4D); nos machos com mais de 10 mm, quelípodos robustos (Fig. 4C); machos com comprimento acima que 12 mm possuem os quelípodos maiores que o primeiro par de pernas locomotoras.

Base com cerdas curtas e grossas ao redor e ísquio com 1, 2, 3 ou 5 cerdas finas na superfície ventral.

Mero com três tubérculos na parte distal, um dorsal com tufo de cerdas longas e um em cada lateral; um ou dois espinhos na superfície dorsal proximal; duas ou três cerdas finas espaçadas na superfície ventral.

Carpo com uma crista com cerdas curtas na superfície dorsal; três tubérculos com cerdas, um proximal, um distal e um central; até seis cerdas finas em fileira na margem interna.

Própodo com palma alargada e achatada nos machos, não alargada e achatada nas fêmeas, com algumas cerdas distribuídas aleatoriamente; hiato pouco pronunciado entre o dátilo e o dedo fixo; dedo fixo denticulado de forma contínua externamente e liso na parte interna, com tufo de cerdas próximo a extremidade interna.

Dátilo denticulado de forma contínua externamente e liso na margem interna, com tufos de cerdas na extremidade.

Pernas locomotoras subqueladas (Fig. 4E); decrescendo em comprimento do primeiro para o quarto par; com ou sem cerdas na extremidade dorsal dos artículos.

Cerdas curtas e grossas ao redor da base; ísquio liso ou nos 1º, 2º e 3º pares de pernas locomotoras com uma, duas ou três cerdas longas na superfície ventral distal; ausentes no último par.

Mero do 1º e 2º pares de pernas locomotoras com três lóbulos na porção distal, uma, duas ou três cerdas longas e grossas na extremidade do lóbulo central; uma ou duas cerdas na superfície dorsal. Mero do 3º e 4º pares com lóbulos da porção distal pouco pronunciados, com ou sem uma cerda no central e na superfície dorsal.

Carpo dos 1º, 2º e 3º pares de pernas locomotoras com uma cerda curta na extremidade distal da margem interna; carpo subtriangular e liso no 3º e 4º pares.

Própodo subtriangular, achatado; extremidade arredondada na qual o dátilo se articula formando a subquela, originando um hiato entre o própodo e o dátilo, ornamentado por um tufo de cerdas originadas no própodo. Mais pronunciado do 1º para o 4º par.

Dátilo com duas fileiras de espinhos intercalados com cerdas finas na superfície ventral; com ou sem cerdas finas e longas distribuídas aleatoriamente; extremidade afiada e pontiaguda.

Esternitos dos machos e das fêmeas não ovígeras lisos e opacos, cerdas curtas e grossas no primeiro esternito (1+2+3). Nas fêmeas ovígeras, com cerdas curtas e finas ao redor da margem.

Seis somitos abdominais (4-5 fusionados); triangular nos machos, quase elíptico nas fêmeas (Fig. 4F), redondo nas fêmeas ovígeras com somitos 6 e (5+4) mais largos e compridos que os demais (Fig. 4G); telso triangular; primeiro pleópodo do macho com extremidade formada por um lobo triangular com espinhos (Fig. 12A).

Tamanho. Variando entre 3,60 até 24,82 mm de comprimento de carapaça.

Distribuição. Pacífico Oriental: da Baía de Magdalena, Baixa Califórnia (México) até Valparaíso (Chile); Ilhas Mariás, Revillagigedo e Galápagos (Garth, 1946; Retamal, 1981; Hernández-Aguilera *et al.*, 1997); Atlântico Ocidental: Estados Unidos (Flórida), Golfo do México, Bahamas, Antilhas, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Porto Rico, Equador, Peru (Rathbun, 1901, 1925, 1933; Crane, 1974; Lemaitre, 1981; Hendrickx, 1999; Castaño & Campos, 2003; Felder *et al.*, 2009); Brasil (Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo) (Fausto-Filho, 1966; Coelho, 1971; Hiyodo *et al.*, 1994; Marcano & Bolanós, 2001) (Fig. 5).

Coloração. Varia de verde a marrom, dependendo da cor das algas onde se encontra associado (Coelho, 1971; Crane, 1947). Em espécimes frescos, coloração variando entre mancha escura em formato de coração na região gástrica e duas manchas arredondadas em volta dos tubérculos da região protogástrica; extremidade dos dedos dos quelípodos branca e vermelha; região hepática alaranjada; duas faixas mais escuras na região entre os dentes pré-orbitais.

Ecologia. Comum sobre algas de fundos costeiros duros (arrecifes de arenito, e plataformas de coral), poças de maré em prados de *Diplanthera* (Saupe), sobre coral e fundo de areia, entre 4 a 29 m (Coelho, 1971; Retamal, 1981; Hendrickx, 1999; Felder *et al.*, 2009), associado a bancos de *Sargassum*.

Comentários. O holótipo é um macho de 18 mm de comprimento que se encontra no Muséum National d'Histoire Naturelle, em Paris (França) (Rathbun, 1925; Garth, 1958). A ausência ou presença de tubérculos com cerdas e sem elas na carapaça pode variar formando distintas combinações. As cerdas de cada lado na margem dorsal do rostro podem variar em tamanho e espessura, bem como estar ausentes; o espinho do ápice pode estar ausente. No indivíduo juvenil, o lobo pré-orbital é pouco elevado em relação aos adultos; cerdas longas e grossas podem ocorrer entre os lobos pré-orbitais e entre estes e os hepáticos. No juvenil o lobo hepático não é retangular, mas ligeiramente arredondado, não curvado para cima e sem cerdas na

margem. As cerdas do lobo hepático variam quanto o tamanho. As regiões gástrica e cardíaca podem ser um pouco elevadas em relação à carapaça, tornando-as evidentes; o tamanho, a quantidade das cerdas e a presença de tubérculos variam podendo também estar ausentes. Os dentes da região branquial podem ser lisos, e puderam ser observadas cerdas espaçadas na margem e na superfície da região metabranquial de seis exemplares de ambos os sexos. A região intestinal pode ser lisa e em um macho de 13,5 mm foi observado presença de três tubérculos pouco evidentes com tufo de cerdas. No artículo basal da antena o segundo artículo pode ser liso e o flagelo ter cerdas finas. A base e o ísquio dos quelípodos podem ser lisos; o mero pode ser observado sem as cerdas no ventre e com cerdas nos espinhos dorsais. Carpo do quelípodo nos indivíduos com menos de 5,8 mm sem crista dorsal ou com esta pouco pronunciada; tubérculos ausentes, às vezes somente as cerdas estão presentes (até seis cerdas finas em fileira na margem interna). Nos indivíduos menores que 6,7 mm, palma do própodo não alargada e achatada, ausência de hiato entre dátilo e o dedo fixo; o dátilo pode apresentar cerdas finas distribuídas aleatoriamente; foi observado um dente maior, quase central em um macho de 12,6 mm de comprimento e em uma fêmea de 7,8 mm. Nos machos dos lotes MNRJ 4470 e MNRJ 6487, os dedos eram predominantemente lisos com dentes apenas nas extremidades. Nos machos com menos de 5,8 mm e nas fêmeas menores que 6,7 mm de comprimento, as pernas locomotoras não são subqueladas. As cerdas encontradas na superfície ventral do ísquio das pernas locomotoras podem estar ausentes também no terceiro par. Nos indivíduos menores que 4,0 mm de comprimento, as pernas locomotora tem três lóbulos pouco pronunciados na porção distal; as cerdas da superfície dorsal podem estar presentes em todos os pares e observou-se cerdas ventrais em duas fêmeas ovígeras. As cerdas do carpo das pernas locomotoras podem estar ausentes; podem ocorrer também no 4º par. Próximo das pernas locomotoras dos indivíduos com menos de 4,0 mm de comprimento e de fêmeas ovígeras com comprimento entre 7,0 e 8,7 mm subcilíndrico; extremidade ligeiramente arredondada na qual o dátilo se articula, mas não forma a subquela; tufo de cerdas na face inferior próximo da extremidade; cerdas muito finas distribuídas aleatoriamente. Nos esternitos das fêmeas ovígeras, as cerdas ao redor da margem podem não ocorrer. *Acanthonyx dissimulatus* e *A. petiverii* são maiores (20 mm de CC) do que algumas espécies do oeste africano, *A. depressifrons* Manning & Holthuis, 1981 e *A. minor* Manning & Holthuis, 1981 (menos de 5 mm) (Manning & Holthuis, 1981). Quanto ao formato de “U” do espaço entre o rostro, as espécies de *Acanthonyx* deste estudo se assemelham à *A. lunulatus* (Risso, 1816) e diferem de *A. minor* e *A. depressifrons*, sendo em forma de “V” nas duas últimas (Manning & Holthuis, 1981). A fusão dos

somitos abdominais 4 e 5 que ocorre em *A. dissimulatus*, *A. petiverii* e *A. scutiformis* (presente estudo) não ocorrem em *A. minor* e *A. depressifrons* (Manning & Holthuis, 1981). *Acanthonyx formosa* Wu, Yu & Ng, 1999 tem o dente pré-orbital triangular e inclinado para fora (Wu *et al.*, 1999) enquanto que em *A. petiverii*, *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* é inclinado para frente. Os somitos abdominais 4-5 são fusionados em ambos os sexos das três espécies de *Acanthonyx* desse estudo, enquanto que em *A. formosa* esta condição difere entre os sexos. Machos com somitos 3 a 5 fusionados e fêmeas com 3 a 6 (Wu *et al.*, 1999).

Figura 4: *Acanthonyx petiverii* H. Milne Edwards, 1834. (A) Vista dorsal; (B) Rostro bífido; (C) Quelípedo esquerdo do macho (vista dorsal); (D) Quelípedo direito da fêmea (vista ventral); (E) Subquela do própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras; (F) Abdome da fêmea; (G) Abdome da fêmea ovígera. Figura A: macho, CC 13,5 mm (CCDB 1063). Figuras B, C, E: macho, CC 24,5 mm (CCDB 3949). Figuras D, F, G: fêmea (CCDB 3423). Barras de escala: 5 mm (A, C); 2 mm (B, D, F,G); 0,6 mm (E).

Figura 5: Distribuição geográfica da espécie *Acanthonyx petiverii* H. Milne Edwards, 1834.

Acanthonyx scutiformis (Dana, 1851)

(Fig. 6; Fig. 12A)

Peltinia scutiformis Dana, 1851: 273.*Acanthonyx petiverii* - Moreira, 1901: 66.*Acanthonyx scutiformis* - Coelho & Torres, 1993: 228; Melo, 1996: 171; Melo, 1998: 455; Melo, 2008: 4; Teixeira *et al.*, 2009: 89.**Localidade-tipo.** Rio de Janeiro (Dana, 1851).**Material examinado.** BRASIL, Rio de Janeiro, Angra do Reis: 1 macho (CC 13,07 mm), 22/V/1966, col. não disponível (MZUSP 2781); 1 fêmea ovígera (CC 15,64 mm), 21/V/1966, col. não disponível (MZUSP 2782).**Diagnose.** Região hepática com lobo anterior inclinado para frente; quelípodos com própodo sem hiato nos dedos, com dois tufos de cerdas na margem interna; quelípodos com dátilo com dois tufos de cerdas finas externas.**Redescrição.**

Carapaça quase lisa, subpentagonal com base mais larga, tubérculos com tufos de cerdas nas regiões gástrica, cardíaca e intestinal; margens laterais quase paralelas com três dentes com cerdas, o primeiro é largo e na região hepática, os outros dois na região branquial.

Rostro curvado para baixo, bífido, com os ápices terminando em tufos de cerdas longas; dois tufos de cerdas curvas na superfície dorsal; fileira de cerdas retas nas margens laterais e no seio entre os dentes.

Órbitas ausentes, formando ângulos obtusos; lobo pré-orbital não pontiagudo, elevado, curvado para cima e para dentro, ornados anterior e dorsalmente com cerdas. Olhos visíveis em vista dorsal; pequenos, móveis, sem pedúnculo e base arredondada.

Dente pré-orbital elevado, não pontiagudo, curvado para cima e para dentro; com cerdas longas e grossas na margem. Dente pós-orbital ausente.

Região hepática com lobo largo e ligeiramente retangular; margem anterior inclinada para cima e para frente, com cerdas longas na lateral.

Região gástrica pouco evidente com três tubérculos dispostos em triângulo, dois com ou sem cerdas na região protogástrica e um na mesogástrica com cerdas longas e grossas na extremidade.

Região cardíaca com um tubérculo com cerdas longas e finas na extremidade.

Região branquial com dois dentes não pontiagudos curvados para cima, com cerdas grossas de tamanho variado.

Região intestinal evidente, arredondada e estreita em relação à base da carapaça no macho e arredondada e mais larga na fêmea ovígera; com um tubérculo com cerdas longas e finas.

Artículo basal da antena com a base mais larga que a extremidade; os dois artigos seguintes subcilíndricos ultrapassando o final do rostrum; cerdas na extremidade dorsal do 2º artigo; cerdas curtas e longas ao redor da extremidade do 3º; flagelo pequeno e fino.

Quelípodos curtos e pouco robustos.

Ísquio com três cerdas finas na superfície ventral.

Mero com três tubérculos na parte distal da superfície dorsal, um no centro e outros dois laterais, com uma cerda na extremidade do tubérculo central.

Carpo com uma crista com duas cerdas na parte dorsal; dois tubérculos com cerdas grossas, um proximal e outro lateral com uma cerda.

Própodo com palma alargada e achatada, duas cerdas longas e finas na margem interna; sem hiato entre o dedo fixo e o dátilo; dedo fixo denticulado de forma contínua externamente e liso na margem interna do outro, com dois tufo de cerdas na margem interna e dois na externa.

Dátilo denticulado de forma contínua na margem externa e liso na interna, com dois tufo de cerdas finas externas, dois tufo de cerdas longas e finas internamente.

Pernas locomotoras subqueladas, decrescendo de tamanho do primeiro para o quarto par.

Base com cerdas curtas e grossas na superfície ventral; ísquio com duas ou três cerdas distal ventral.

Mero do 1º e 2º pares de pernas locomotoras com três lóbulos na porção distal, com tufo de cerdas no central, uma ou duas cerdas no lateral; 1º, 2º e 3º pares com uma ou duas cerda no meio da superfície dorsal, e uma na ventral; no 4º par liso.

Carpo subtriangular; nos 1º, 2º e 3º pares de pernas locomotoras com dois tufo de cerdas dorsais, um distal e o outro central; um tufo ventral de poucas cerdas; 4º par liso.

Própodo subtriangular, achatado; extremidade arredondada na qual o dátilo se articula formando a subquela, originando um hiato entre o própodo e o dátilo, ornamentado por um tufo de cerdas originadas no própodo. Mais pronunciado do 1º para o 4º par.

Dátilo com duas fileiras de espinhos intercalados com cerdas finas na superfície ventral; cerdas finas e longas distribuídas aleatoriamente; extremidade lisa e pontiaguda.

Esternitos do macho lisos e opacos, cerdas curtas, pequenas e grossas no primeiro esternito (1+2+3); sem cerdas nos três últimos. Nas fêmeas ovígeras, cerdas finas e curtas ao redor da margem.

Seis somitos abdominais (4-5 fusionados) mais o telso triangular; primeiro pleópodo do macho com extremidade formada por um lobo triangular com espinhos (Fig. 12A); nas fêmeas ovígeras, somitos 6 e (5+4) mais largos e compridos que os demais.

Tamanho. Variando entre 13,07 até 15,64 mm de comprimento de carapaça.

Distribuição. Atlântico Ocidental: Brasil (Espírito Santo até São Paulo) (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Boschi, 2000; Dall'Occo *et al.*, 2004; Melo, 2008) (Fig. 7).

Coloração. Sua coloração e ornamentação faz com que fique irreconhecível na alga, dificultando a visualização (Teixeira *et al.*, 2009).

Ecologia. Habita regiões costeiras, águas rasas (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Boschi, 2000).

Comentários. O holótipo é informado na literatura como não existente (Dana, 1851; Moreira, 1901; Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996). O rostro pode ter ou não cerdas nas margens laterais e no seio entre os dentes e possuir uma fileira de três cerdas espaçadas de cada lado entre o lobo pré-orbital e a região protogástrica. As cerdas dos artículos da antena podem estar ausentes. Quando o primeiro pleópodo do macho foi comparado entre as três espécies de *Acanthonyx* do Brasil não há como diferenciá-las. Segundo Melo (1996), *A. scutiformis* pode ser diferenciada de *A. dissimulatus* por meio da curvatura para cima e frente dos lobos hepáticos e pelo comprimento mais longo das cerdas da carapaça. No entanto, estas características variaram de acordo com o tamanho e sexo do indivíduo. As cerdas não foram caracteres informativos porque se mostraram variáveis no tamanho, espessura e quantidade.

Figura 6: *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851). Vista dorsal (modificado de Melo, 1996).

Figura 7: Distribuição geográfica da espécie *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851).

Epialtus H. Milne Edwards, 1834**Descrição** (Rathbun 1901, 1925):

Espécies de pequeno porte.

Carapaça larga, subpentagonal ou oblonga, quase lisa, com duas projeções laterais mais ou menos laminadas, às vezes amplamente desenvolvidas.

Rostro largo, triangular ou oblongo, inteiro ou bifurcado na extremidade.

Olhos pequenos.

Dente pré-orbital presente ou ausente; pós-orbital pequeno ou ausente. Artículo basal da antena triangular; parte móvel oculta por baixo do rostro.

Quelípodos do macho robustos; dedos com hiato ou ausente; extremidade escavada ou em forma de colher.

Pernas locomotoras subcilíndricas, decrescendo em tamanho da primeira para a quarta; própodos podem apresentar um dente inferior ou tufo de cerdas; dátilo com duas fileiras de espinhos na margem ventral.

Abdome do macho com seis ou sete somitos e da fêmea com cinco ou sete.

Epialtus bituberculatus H. Milne Edwards, 1834

(Figs. 8 A-D; Fig. 12B)

Epialtus affinis Stimpson, 1859: 50.

Epialtus bituberculatus Milne Edwards, 1834: 345 lâmina 18: fig. 11.

Epialtus bituberculatus – Rathbun, 1894: 67; Rathbun, 1925: 148, lamina 45: figs 3-4; Rathbun, 1933: 14, fig. 12; Fausto-Filho, 1970: 59; Abele & Kim, 1986: 38, 164 (chave); Coelho *et al.*, 1986: 96; Lima Júnior *et al.*, 2010: 71, 72; Melo, 1996: 174, fig. 1; Melo, 1998: 456; Hernández-Aguilera *et al.*, 1997: 61; Marcano & Bolaños, 2001: 75; McLaughlin *et al.*, 2005: 250, 309; Serejo *et al.*, 2006: 313; Hernández-Ávila *et al.*, 2007: 38; Almeida & Coelho, 2008: 192.

Epialtus brasiliensis - Fausto-Filho, 1966: 33.

Localidade-tipo. Chile (?) (Rathbun 1925, 1933; Abele & Kim, 1986) ou proveniente do Atlântico (Garth, 1958).

Material examinado. MÉXICO, Quintana Roo, Cozumel: 2 machos (CC 10,43 ± 0,76 mm), 1 fêmea (CC 6,08 mm), 1 fêmea ovígera (CC 6,08 mm), 15/I/1985, col. J.C. Nates, J.L. Villalobos & A. Cantu (CNCR 3710); Quintana Roo, José María Morelos: 1 macho (CC 5,12 mm), 1 fêmea ovígera (CC 6,20 mm), 27/I/1987, col. não disponível

(CNCR 21051); Quintana Roo, Solidaridad: 2 machos (CC 9,16 $\pm$ 4,79 mm), 1 fêmea ovígera (CC 7,44 mm), 26/VI/1988, col. não disponível (CNCR 9578); BELIZE, Dondriga, Pelican Beach Resort: 1 macho (CC 11,05 mm), 1 fêmea (CC 7,73 mm), sem data, col. D.L. Felder (ULLZ 12624); Dondriga, Pelican Beach Resort: 1 fêmea ovígera (carapaça danificada), 10/V/2006, col. S. Fredericq (ULLZ 6695); COSTA RICA, Puerto Viejo: 1 macho (CC 7,95 mm), 2 fêmeas ovígeras (CC 7,34 $\pm$ 0,08 mm), 12/II/1981, col. D. Moron (UCR 1038); PANAMÁ, Bocas del Toro: 1 macho (CC 7,97 mm), 2 fêmeas (CC 4,55 $\pm$ 2,04 mm), 1 fêmea ovígera (CC 5,84 mm), 09/VIII/2004, col. D.L. Felder (ULLZ 10755); Bocas del Toro, Playa Paunch: 1 macho (CC 6,95 mm), 1 fêmea (CC 4,77 mm), 05/VIII/2011, col. F.L. Mantelatto (CCDB 917); VENEZUELA, Isla Margarida, Boca Chica: 4 machos (CC 5,83 $\pm$ 1,95mm), 3 fêmeas (CC 4,78 $\pm$ 1,19 mm), 3 fêmeas ovígeras (CC 6,69 $\pm$ 0,27 mm), 03/XI/2010, col. R. Lopez (CCDB 2429); Playa Valdez: 1 fêmea ovígera (CC 7,66 mm), 27/VIII/2006, col. F.L. Mantelatto & L. Pileggi (CCDB 1786); BRASIL, Rio Grande do Norte, Bacia Potiguar MF #25: 1 macho (CC 4,72 mm), 23/XI/2003, col. não disponível (DOUFPE 13874); Rio Grande do Norte, Bacia Potiguar MF #26: 4 machos (CC 5,77 $\pm$ 0,25 mm), 6 fêmeas (CC 4,98 $\pm$ 0,85 mm), 23/XI/2003, col. não disponível (DOUFPE 13890); Rio Grande do Norte, Bacia Potiguar MF #29: 1 fêmea (CC 4,90 mm), 1 fêmea ovígera (CC 6,00 mm), 23/XI/2003, col. não disponível (DOUFPE 13899); Pernambuco, Recife, Praia da Boa Viagem: 6 machos (CC 8,87 $\pm$ 2,72 mm), 5 fêmeas (CC 5,24 $\pm$ 0,39 mm), 06/IV/2012, col. F.L. Mantelatto (CCDB 3813); Pernambuco, Recife, Praia da Piedade: 2 machos (CC 8,80 $\pm$ 3,11 mm), 24/VI/1986; col. A.L. Castro, P. Coelho & G. Melo (MNRJ 4476); Pernambuco, Ilha de Santo Aleixo #01: 2 machos (CC 5,66 $\pm$ 2,14 mm), 06/II/2007, col. A.O. Almeida (DOUFPE 13525); Pernambuco, Ipojuca, Município de Serrambi, Praia de Serrambi: 1 fêmea (CC 6,40 mm), 1 fêmea ovígera (CC 7,43 mm), 25/XII/2012, col. F.L. Mantelatto & F.B. Mantelatto (CCDB 4480); Bahia, Abrolhos, Recife de Viçosa: 1 macho (CC 9,5 mm), 23/VIII/1994, col. G. Franco & C. Serejo (MNRJ 4475); Bahia, Ilhéus, Morro de Pernambuco, Praia Badusca: 1 fêmea ovígera (CC 6,90 mm), 06/XI/2010, col. F.L. Mantelatto, F. Carvalho & L. Pileggi (CCDB 2426); Espírito Santo, Praia de Iriri: 2 machos (CC 3,74 $\pm$ 0,15 mm) 2 fêmeas (CC 5,05 $\pm$ 1,97 mm), 19/VI/2012, col. F. L. Carvalho; R. Robles & D. Peiró (CCDB 4067); Rio de Janeiro, Niterói, Praia de Itaipu: 2 machos (CC 3,03 $\pm$ 0,88 mm), 18/VII/2012, col. I. Cardoso *et al.* Turma Decapoda 2012-Disciplina MNRJ (CCDB 4140); Rio de Janeiro, Paraty, Praia do Jurumirim: 1 fêmea ovígera (CC 7,7 mm), 24/IV/2012, col. I.C. Leone, M. Negri & A.F. Tamburus (CCDB 3861); São Paulo, Ubatuba, Enseada do Flamengo: 9 machos (CC 8,48 $\pm$ 3,48 mm), 7 fêmeas (CC 5,22 $\pm$ 1,72 mm), 2 fêmeas ovígeras (CC 9,10 $\pm$ 0,52 mm), 12/V/2010, col. F.L. Mantelatto (CCDB 2441); São Paulo,

Ubatuba, Praia Itaguá: 1 macho (CC 6,16 mm), 6 fêmeas (CC $6,83 \pm 1,07$ mm), 17/II/2010, col. F.L. Mantelatto (CCDB 2431); Paraná, Matinhos, Caiobá, Praia Mansa: 1 fêmea (CC 4,28 mm), 10/II/2002, col. F.L. Mantelatto & E.C. Mossolin (CCDB 2263); Santa Catarina, Florianópolis, Ponta Norte, Praia do Sambaqui: 1 macho (CC 5,53 mm), 1 fêmea ovígera (CC 6,66 mm), 15/IV/2007, col. F.L. Mantelatto, L.A.G. Pileggi, L.S. Torati & E.C. Mossolin (CCDB 1887).

Diagnose. Carapaça subpentagonal em ambos os sexos; região cardíaca ligeiramente elevada; carpo do primeiro e segundo pares de pernas locomotoras com superfície dorsal lisa; própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras sem espinho ventral proximal.

Redescrição.

Carapaça lisa; subpentagonal (Fig. 8A); dois lobos laterais, um hepático e um branquial separados por uma cavidade rasa.

Rostro triangular ou mais comprido do que largo, extremidade arredondada com uma pequena cavidade rasa (Fig. 8B).

Órbitas ausentes; região orbital com ângulos laterais obtusos. Olhos protegidos pelas laterais da carapaça, móveis, pequenos, com pedúnculo curto e base arredondada.

Dente pré-orbital ausente ou muito pequeno, não pontiagudo, com ou sem cerdas que variam no comprimento e na espessura. Dente pós-orbital ausente ou muito pequeno, não pontiagudo.

Região hepática com lóbulo lateral liso, pouco pronunciado, reto dorsalmente ou ligeiramente curvado para cima.

Região gástrica lisa; com dois tubérculos pequenos, lisos ou com tufo de cerdas de espessura e tamanho variado na região protogástrica.

Região cardíaca lisa, ligeiramente elevada.

Região branquial com lóbulo com dois pequenos dentes não pontiagudos lisos ou com cerdas curtas e grossas.

Região intestinal lisa.

Artículo basal da antena subtriangular; dois artigos seguintes cilíndricos ocultos por baixo do rostro; tufo de cerdas curtas e longas na porção distal e margem interna do 2º artigo; cerdas curtas e longas na margem interna do 3º artigo da antena; flagelo pequeno e delgado.

Quelípodos pouco robustos e menores que o primeiro par de pernas locomotoras nas fêmeas e nos dos machos com menos de 7 mm de comprimento;

robustos, tão compridos quanto ou maior que o primeiro par de pernas locomotoras nos machos acima dos 7 mm (Fig. 8C).

Base e ísquio lisos.

Mero com margem interna não laminada nas fêmeas e nos machos com menos de 7,9 mm; margem interna laminada nos machos acima deste comprimento; três lóbulos na parte distal, sendo um lóbulo central e dois laterais.

Carpo com margem interna não laminada; duas cristas na superfície dorsal e um lóbulo em cada lateral. Nos machos acima de 10 mm de comprimento, a margem interna é ligeiramente laminada.

Própodo com palma alargada na região latero-lateral e alta distalmente; dedo fixo denticulado de forma contínua externamente e liso internamente, com tufo de cerdas próximo a extremidade distal.

Dátilo sem hiato nas fêmeas, quase fechando com o dedo fixo (hiato pouco pronunciado) nos machos; denticulado de forma contínua na margem externa e liso na interna, com um tufo de cerdas interno próximo a extremidade. Machos maiores que 7,9 mm de comprimento com um dente central maior que os demais; ambas as margens podem ser lisas.

Pernas locomotoras delgadas, subcilíndricas; decrescendo de tamanho do primeiro para o quarto par.

Base e ísquio lisos.

Mero com três lóbulos na porção distal do 1º e 2º pares e nos últimos pares, lóbulos não pronunciados.

Carpo mais curto que o mero e o própodo; subtriangular nos dois últimos pares de pernas.

Própodo (Fig. 8D) com um tufo de cerdas na superfície ventral próximo a porção distal do 1º e 2º pares de pernas; com dois tufos de cerdas no 3º e 4º pares, um central e outro distal; porção distal externa ligeiramente dilatada.

Dátilo com duas fileiras de espinhos intercalados com cerdas finas na superfície ventral; extremidade lisa e pontiaguda.

Esternitos lisos e opacos. Nas fêmeas ovígeras, cerdas finas e curtas ao redor da margem.

Somitos 4 e 5 fusionados nos machos; 4,5 e 6 fusionados nas fêmeas; primeiro pleópodo do macho terminalmente truncado, com extremidade grossa e pouco saliente possuindo um lobo subtriangular (Fig. 12B); fêmeas ovígeras com abdome arredondado, com cerdas curtas e finas nas margens.

Tamanho. De 2,40 até 15,09 mm de comprimento de carapaça.

Distribuição. Atlântico Ocidental: Estados Unidos (Flórida), Golfo do México, México, Antilhas, Colômbia, Venezuela, Brasil (Piauí até São Paulo) (Coelho, 1971; Powers, 1977; Coelho *et al.*, 1986; Melo, 1996; Hernández-Aguilera *et al.*, 1997; Marcano & Bolaños, 2001; Hernández-Ávila *et al.*, 2007; Coelho *et al.*, 2008; Felder *et al.*, 2009; Lima Júnior *et al.*, 2010); Brasil, distribuição ampliada para Paraná e Santa Catarina (Tamburus & Mantelatto, 2012; presente estudo); Porto Rico (Rathbun, 1933), Panamá (Caribe) (Powers, 1977), Belize, Costa Rica (Tamburus & Mantelatto, 2012; presente estudo) e Chile (Garth, 1958) (Fig. 9).

Coloração. Varia entre verde-escuro, roxo e amarelo-escuro (Fausto-Filho, 1970). Extremidades dos dedos dos quelípodos brancas ou mais claras que os demais artigos; mancha branca arredondada ou triangular nas regiões metagástrica, cardíaca e intestinal; manchas arredondadas mais escuras ao redor dos tubérculos da região gástrica; duas manchas na região cardíaca e duas na intestinal.

Ecologia. Encontrado entre algas, logo abaixo da linha de maré (Fausto-Filho, 1970), em poças deixadas nos arrecifes durante a baixa-mar; em prados de *Diplanthera*, *Sargassum*, em águas rasas até 10m (Coelho, 1971; Marcano & Bolaños, 2001).

Comentários. O holótipo encontra-se no Muséum National d'Histoire Naturelle, em Paris (França) (Milne Edwards, 1834; Rathbun, 1925). O Chile como localidade tipo aparece na distribuição acompanhada de ponto de interrogação (?) por ser aceito por Rathbun (1925; 1933) e Abele & Kim (1986), mas por ter sido mencionada unicamente em Milne Edwards (1834) foi questionada por Garth (1958) e Powers (1997). Num catálogo sobre a fauna de decápodes do Chile, *E. bituberculatus* não foi registrado (Retamal, 1981) e em Retamal & Moyano (2010) ainda não tinha sido registrada. A cavidade da carapaça que separa os dois lobos laterais pode ser pouco evidente ou inexistente. Os indivíduos de rostro triangular tem em média $1,74 \pm 0,58$ mm e aqueles com o rostro mais comprido do que largo, média de $2,01 \pm 0,83$ mm de comprimento. Em duas fêmeas (6,10 e 7,73 mm) foi observado contorno da carapaça com cerdas curtas e grossas até o segundo espinho da região branquial. O rostro pode apresentar as margens mais grossas formando uma cavidade rasa dorsalmente; cerdas curtas ao redor e na extremidade; cerdas finas, longas e plumosas dorsalmente. Na região orbital podem ser observadas, em alguns indivíduos, cerdas longas e grossas e cerdas finas, longas e plumosas. O lobo da região hepática pode apresentar fileira de cerdas curtas e grossas na margem; dois dentes pequenos e não pontiagudos lisos ou com tufo de cerdas curtas e grossas, cerdas longas, finas e plumosas. Em alguns

exemplares foram observadas cerdas finas no flagelo da antena. Pode ser observado um lóbulo na porção distal da margem interna do ísquio dos quelípodos. Nos dois primeiros pares de pernas locomotoras, pode ser observado um pequeno lóbulo dorsal no carpo de alguns indivíduos. No própodo das pernas locomotoras, os tufo de cerdas podem estar ausentes ou variar sua distribuição. *Epialtus sulcirostris* tem a região hepática com ângulo reto mais pronunciado que em *E. bituberculatus* (Rathbun, 1925; Garth, 1958). Os quelípodos dos espécimes de *E. sulcirostris* com algumas cerdas e uma crista dorsal laminiforme bastante pronunciada na palma (Rathbun, 1925; Garth, 1958; Hendrickx, 1999), diferem do própodo do quelípodo de palma alargada, alta e arredondada na superfície dorsal, observado em *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis*. O rostro de *E. longirostris* é mais estreito e longo, a carapaça é notadamente bilobada, o própodo do quelípodo é estreito com dedos curtos, diferente de *E. sulcirostris*, *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis* (Rathbun, 1925).

Figura 8: *Epialtus bituberculatus* H. Milne Edwards, 1834. (A) Vista dorsal; (B) Rostro; (C) Quelípodo direito; (D) própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras. Figura A, B: macho, CC 9,0 mm (CCDB 2441). Figura C: macho (CCDB 2263). Figura D: macho (UCR 1038). Barras de escala: 5 mm (A,B); 2 mm (D); 1 mm (C).

Distribuição: *Epialtus bituberculatus* H. Milne Edwards, 1834

Figura 9: Distribuição geográfica da espécie *Epialtus bituberculatus* H. Milne Edwards, 1834.

Epialtus brasiliensis Dana, 1852

(Figs. 10 A-E; Fig. 12B)

Epialtus brasiliensis - Dana, 1852: 132.

Epialtus brasiliensis – Moreira, 1901: 66; Rathbun, 1925: 149, fig. 55, lâmina 220: fig. 1; Fausto-Filho, 1970: 59; Vélez 1977: 118; Melo *et al.*, 1989: 6; Melo, 1996: 175; Melo, 1998: 456; Marcano & Bolaños 2001: 75; Hernández-Ávila *et al.*, 2007: 38; Melo, 2008: 5.

Localidade-tipo. Rio de Janeiro (Dana, 1852).

Material examinado. PANAMÁ, Bocas del Toro: 1 fêmea ovígera (CC 5,36 mm), 09/VIII/2004, col. D.L. Felder (ULLZ 10755); BRASIL, Rio de Janeiro, Saquarema, Lage de Itaúna: 1 fêmea (CC 8,00 mm), 31/V/2012, col. I. Cardoso (CCDB 4141); São Paulo, Ubatuba: 3 machos (CC 12,18 ± 0,59 mm), 11 fêmeas ovígeras (CC 8,11 ± 0,70 mm), dezembro/1995, col. F.L. Mantelatto (CCDB 437); São Paulo, Ubatuba, Praia do Itaguá: 2 machos (CC 10,30 ± 0,83 mm), 7 fêmeas (CC 7,06 ± 0,65 mm), 17/II/2010, col. F.L. Mantelatto (CCDB 2432); São Paulo, Ubatuba, Praia Vermelha do Sul: 1 macho (CC 10,58 mm), 1 fêmea ovígera (CC 8,64 mm), 30/I/1984, F.R. Marcondes (CCDB 2433); Santa Catarina, Garopaba: 2 machos (CC 8,59 ± 1,37 mm), 1971, col. não disponível (UFRGS 034); Rio Grande do Sul, Torres: 1 macho (CC 13,96 mm), 3 fêmeas ovígeras (CC 10,72 ± 0,95 mm), 08/XII/1981, col. não disponível (UFRGS 580).

Diagnose. Carapaça subhexagonal e sem cavidade rasa separando os lóbulos nas fêmeas; região intestinal mais larga nas fêmeas; artículos da antena ocultos por baixo do rostro nos machos e quase ocultos nas fêmeas; carpo do primeiro e segundo pares de pernas locomotoras com um tubérculo no centro da superfície dorsal; 2º, 3º, 4º pares com espinho ventral proximal, com ou sem tufo de cerdas em cima.

Redescrição.

Carapaça subpentagonal nos machos (Fig. 10A), subhexagonal nas fêmeas (Fig. 10B); dois lóbulos laterais, um na região hepática e um na região branquial separados por uma cavidade rasa e formando ângulos obtusos nos machos e cavidade ausente nas fêmeas.

Rostro longo nos machos e curto nas fêmeas, subtriangular e arredondado na extremidade.

Órbitas ausentes; região orbital com ângulos laterais obtusos. Olhos protegidos pelas laterais da carapaça, móveis; pequenos, com pedúnculo curto e base arredondada.

Dente pré-orbital ausente ou muito pequeno, não pontiagudo, com ou sem cerdas curtas e grossas na extremidade. Dente pós-orbital ausente ou muito pequeno, não pontiagudo.

Região hepática com lóbulo lateral pouco pronunciado e ligeiramente curvado para cima; liso ou com fileira de cerdas de tamanho e espessura variados na margem.

Região gástrica lisa; com dois tubérculos pequenos, lisos ou com tufo de cerdas de espessura e tamanho variado na região protogástrica.

Região cardíaca lisa.

Região branquial com lóbulo com dois pequenos dentes não pontiagudos lisos ou com cerdas curtas e grossas.

Região intestinal lisa e mais larga nas fêmeas.

Artículo basal da antena subtriangular; dois artículos seguintes cilíndricos ocultos por baixo do rostro nos machos, quase ocultos nas fêmeas; tufo de cerdas curtas e longas na porção distal e margem interna do 2º artículo; cerdas curtas e longas na margem interna do 3º artículo da antena; flagelo pequeno, delgado com ou sem cerdas finas e curtas.

Quelípodos robustos e maiores que o primeiro par de pernas locomotoras nos machos (Fig. 10C); pouco robustos, menores ou do mesmo tamanho que o primeiro par de pernas locomotoras nas fêmeas (Fig. 10D).

Base lisa; ísquio liso ou com um lóbulo na porção distal da margem interna.

Mero com margem interna não laminada nas fêmeas e nos machos com menos de 9,7 mm; margem interna laminada nos machos acima deste comprimento; três lóbulos na parte distal, sendo um lóbulo central e um em cada lateral.

Carmo com margem interna ligeiramente laminada e duas cristas na superfície dorsal nos machos; margem interna não laminada nas fêmeas, duas cristas na superfície dorsal e um lóbulo em cada lateral.

Própodo com palma larga na região latero-lateral, margem superior aguda e alta distalmente nos machos, pouco alta e menos larga nas fêmeas; dedo fixo denticulado de forma descontínua externamente nos machos e fêmeas com comprimento maior que 9,7 mm; dedo denticulado continuamente nas fêmeas menores que este comprimento; dedo liso internamente, com um tufo de cerdas próximo a extremidade. Dentes maiores em machos acima de 11,84 mm de comprimento.

Dátilo sem hiato nas fêmeas, quase fechando com o dedo fixo (hiato pouco pronunciado) nos machos; denticulado de forma contínua na margem externa e liso na interna, com um tufo de cerdas interno próximo a extremidade. Machos maiores que 9,7 mm de comprimento com um dente central maior que os demais.

Pernas locomotoras delgadas, subcilíndricas; decrescendo de tamanho do primeiro para o quarto par.

Base e ísquio lisos.

Mero com três lóbulos na porção distal do 1º e 2º pares e nos últimos pares, lóbulos não pronunciados.

Carpo mais curto que o mero e o própodo; primeiro e segundo pares de pernas com um tubérculo no centro da superfície dorsal; os dois últimos pares de pernas subtriangulares.

Própodo com um tufo de cerdas na superfície ventral próximo a porção distal do 1º par de pernas locomotoras; 2º, 3º, 4º pares com espinho ventral proximal (Fig. 10E), com ou sem tufo de cerdas em cima; tufo de cerdas próximo à porção distal nos 3º e 4º pares; porção distal externa dilatada. Os espinhos decrescem do segundo para o quarto própodo (Fig. 10E).

Dátilo com duas fileiras de espinhos intercalados com cerdas finas na superfície ventral; extremidade lisa e pontiaguda.

Esternitos lisos e opacos. Nas fêmeas ovígeras, cerdas finas e curtas ao redor da margem, abertura dos gonópodos no terceiro.

Somitos 4 e 5 fusionados nos machos; 4,5 e 6 fusionados nas fêmeas; primeiro pleópodo do macho terminalmente truncado, com uma ponta grossa e pouco saliente possuindo um lobo subtriangular (Fig. 12B).

Tamanho. Variando entre 5,36 até 13,96 mm de comprimento de carapaça.

Distribuição. Atlântico Ocidental: Venezuela; Colômbia; Brasil, Ceará, do Espírito Santo até Santa Catarina (Fausto-Filho, 1970; Melo *et al.*, 1989; Melo, 1996; Masunari & Dubiaski-Silva, 1998; Marcano & Bolaños, 2001; Hernández-Ávila *et al.*, 2007; Coelho *et al.*, 2008; Melo, 2008) e Rio Grande do Sul (Tamburus & Mantelatto, 2012; presente estudo) (Fig. 11).

Coloração. Varia entre marrom e verde escuro, dependendo da alga onde se encontra associado. Extremidades dos dedos dos quelípodos brancas ou mais clara que os demais artículos; manchas escuras em volta dos tubérculos da região gástrica.

Ecologia. Habita bosques de algas dos gêneros *Sargassum*, *Padina* e *Laurentia* na zona entremarés. Não se camuflam com material do meio, mas são miméticos com o substrato (Melo, 1996; Marcano & Bolaños, 2001).

Comentários. Segundo Rathbun (1925) o holótipo dessa espécie não existe ou foi perdido. O rostro longo nos machos tem em média $3,12 \pm 0,74$ mm de comprimento e curto nas fêmeas com $1,78 \pm 0,30$ mm. O rostro pode possuir uma pequena depressão na extremidade em ambos os sexos; no rostro das fêmeas podem ter cerdas finas, curtas, longas e plumosas em cada lado da borda, na extremidade ou distribuídas de forma aleatória na superfície dorsal. Na superfície dorsal da região orbital podem estar presentes tufo de cerdas longas e grossas, duas ou três cerdas finas, longas e plumosas. O lobo da região hepática pode apresentar dois dentes pequenos e não pontiagudos lisos ou com tufo de cerdas de tamanho e espessura variados. A região gástrica pode ser completamente lisa e sem tubérculos, bem como apresentar apenas os tufo de cerdas na região protogástrica. Região cardíaca com duas manchas pequenas escuras alinhadas com os tubérculos da região gástrica em duas fêmeas. A região branquial pode apresentar lóbulo lateral liso e sem dentes. Os quelípodos podem apresentar cerdas finas e curtas distribuídas aleatoriamente pelos artículos. Foi observado um lóbulo dorsal proximal no mero dos quelípodos de quatro machos. Presença de cerdas finas e longas distribuídas de forma aleatória nos artículos das pernas locomotoras. Em cinco fêmeas, o primeiro par de apêndices locomotores tem um tubérculo na superfície ventral distal do ísquio. O tufo de cerdas em cima do espinho ventral proximal do própodo dos três últimos pares de apêndices locomotores pode estar ausente bem como o tufo de cerdas próximo a porção distal. *E. peruvianus* possui um espinho ventral proximal nos três últimos pares de pernas locomotoras similar ao de *E. brasiliensis* (Rathbun, 1925). O rostro simples, presente em *E. brasiliensis* e em *E. bituberculatus* distingue estas duas espécies de outras espécies de *Epialtus* com rostro bilobado, *E. dilatatus*, *E. hiltoni*, *E. minimus*, *E. peruvianus* (Rathbun, 1925; Garth, 1958; Hendrickx, 1999). O número de somitos abdominais e a fusão deles variam dentro do gênero. Para *E. kingsleyi* e *E. hiltoni*, são seis somitos com o 3, 4 e 5 fusionados em ambos os sexos (Rathbun, 1925), enquanto que nas duas espécies deste estudo são 6 somitos no macho (4 e 5 fusionados) e cinco nas fêmeas (4, 5 e 6 fundidos).

Figura 10: *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852. (A, B) Vista dorsal; (C) Quelípodo direito do macho (vista ventral); (D) Quelípodo direito da fêmea (vista dorsal); (E) Própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras (macho). Figura A: macho, CC 13,2 mm (CCDB 437). Figura B: fêmea ovígera, CC 9,0 mm (CCDB 437). Figuras: C, D (CCDB 437). Figuras E (UFRGS 580). Barras de escala: 5 mm (A,B); 2 mm (C, D, E).

Figura 11: Distribuição geográfica da espécie *Epiplatys brasiliensis* Dana, 1852.

Figura 12: Primeiro pleópodo direito de *Acanthonyx* Latreille, 1828 (A) e *Epialtus* H. Milne Edwards, 1834 (B) da costa brasileira (modificado de Garth, 1958).

Visando facilitar a identificação das espécies tanto do gênero *Epialtus* quanto de *Acanthonyx*, é proposta uma chave de identificação única para exemplares do Brasil. Além disso, tendo em vista a semelhança morfológica entre as três espécies pertencentes ao gênero *Acanthonyx*, esta chave mostra que as duas reportadas para o Brasil foram sinonimizadas, considerando apenas *A. petiverii* como válida por prioridade, tendo em vista sua descrição ser mais antiga.

Chave de identificação para as espécies dos gêneros *Acanthonyx* e *Epialtus* do Brasil.

1 Rostro bífido com cerdas curvas quase enrolando na superfície dorsal; pernas locomotoras subqueladas.....*Acanthonyx petiverii*

1' Rostro simples, arredondado na extremidade; pernas locomotoras subcilíndricas.....2

2 Ausência de espinho ventral proximal no própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras; carapaça subpentagonal em ambos os sexos com cavidade rasa separando os lóbulos.....*Epialtus bituberculatus*

2' Espinho ventral proximal no própodo dos três últimos pares de pernas locomotoras; fêmeas com carapaça sub-hexagonal sem cavidade rasa separando os lóbulos.....*Epialtus brasiliensis*

COMPARAÇÃO GENÉTICA ENTRE AS ESPÉCIES: DADOS MOLECULARES

Para as análises moleculares foram obtidas sequências de 27 exemplares das espécies alvo do estudo, sendo 3 espécimes de *Acanthonyx dissimulatus* de três localidades diferentes; 10 de *A. petiverii* oriundos de 8 localidades; um *A. scutiformis* de uma localidade; 9 exemplares de *Epialtus bituberculatus* vindos de 8 localidades, 3 de *E. brasiliensis* de 2 localidades, e um espécime de *E. dilatatus* de uma única

localidade (Tab. 3). As sequências obtidas para o gene 16S variaram de 371 a 429 pares de base, e as obtidas para o gene COI variaram de 529 a 712 pares de base. No alinhamento, com o corte das extremidades das sequências, o tamanho variou de 371 a 421 pares de base para 16S e de 529 a 640 pares de base para o gene COI.

GENE MITOCONDRIAL 16S

A partir da matriz de divergência genética para 16S, foi observado que indivíduos dos três gêneros apresentaram distância genética considerável, ficando entre 16,9 a 27,3% e dentro do gênero *Epialtus*, as distâncias variaram de 0 a 16,4%. As distâncias entre as espécies *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis* variaram de 0 a 5,2%, sendo que a distância intraespecífica tanto de *E. bituberculatus* como de *E. brasiliensis* variou de 0 a 4,6%. As distâncias entre exemplares de *A. petiverii* variaram de 0,3 a 1,8% (Tab. 4). Não foi possível obter as sequências de 16S para as demais espécies de *Acanthonyx*.

O filograma mostrou que há distinção entre *E. dilatatus* e as duas espécies de interesse, mas quando comparamos *E. bituberculatus* com *E. brasiliensis* esta separação não ocorreu (Fig.13). Os espécimes de *E. brasiliensis* se distribuíram dentro do grupo de *E. bituberculatus*. A partir disso observou-se a formação de três grupos distintos, grupo A com os espécimes do Caribe, um grupo B do Brasil formado pelo ramo "b" com as espécies do Nordeste e ramo "c" com exemplares do Sudeste, e o grupo C com o espécime da Venezuela (Fig. 13). Todos os ramos foram suportados com valores de bootstrap acima de 50, com valores de 72 e 89 para o grupo do Caribe e do Brasil, respectivamente.

Tabela 4. Matriz de divergência genética para o gene 16S entre as espécies do gênero *Epialtus* (*Sequências do GenBank, (1) EU682828, (2) EU682803, (3) EU682802; ATL: costa Atlântica; BA: Bahia; Br: Brasil; CR: Costa Rica; EUA: Estados Unidos; Pa: Panamá; PE: Pernambuco; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; Ve: Venezuela).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 <i>Taliepus nuttallii</i> _EUA*	0,00														
2 <i>Acanthonyx petiverii</i> _EUA*	17,33	0,00													
3 <i>A. petiverii</i> _EUA*	16,95	0,30	0,00												
4 <i>A. petiverii</i> _SP-Br	17,68	1,80	1,50	0,00											
5 <i>E. dilatatus</i> _Pa_ATL	20,67	25,67	25,24	25,24	0,00										
6 <i>E. bituberculatus</i> _CR_ATL	23,55	26,52	26,52	26,52	16,97	0,00									
7 <i>E. bituberculatus</i> _Pa_ATL	23,55	26,52	26,52	26,52	16,97	0,00	0,00								
8 <i>E. bituberculatus</i> _Ve	23,13	26,46	26,46	25,59	17,31	4,92	4,92	0,00							
9 <i>E. bituberculatus</i> _BA-Br	22,69	27,27	27,27	26,39	17,29	4,58	4,58	3,03	0,00						
10 <i>E. bituberculatus</i> _PE-Br	22,69	27,27	27,27	26,39	17,29	4,58	4,58	3,03	0,00	0,00					
11 <i>E. bituberculatus</i> _RJ-Br	22,69	27,27	27,27	26,39	16,91	4,58	4,58	3,03	0,30	0,30	0,00				
12 <i>E. bituberculatus</i> _SP-Br	22,69	27,27	27,27	26,39	16,91	4,58	4,58	3,03	0,30	0,30	0,00	0,00			
13 <i>E. brasiliensis</i> _Pa_ATL	23,55	26,97	26,97	26,97	17,36	0,30	0,30	5,25	4,58	4,58	4,58	4,58	0,00		
14 <i>E. brasiliensis</i> _SP-Br	22,69	27,27	27,27	26,39	16,91	4,58	4,58	3,03	0,30	0,30	0,00	0,00	4,58	0,00	
15 <i>E. brasiliensis</i> _SP-Br	22,69	27,27	27,27	26,39	16,91	4,58	4,58	3,03	0,30	0,30	0,00	0,00	4,58	0,00	0,00

Figura 13: Filograma para as espécies brasileiras do gênero *Epialtus*, obtido pelo método de Máxima verossimilhança com fragmentos de sequências nucleotídicas do gene 16S (*Sequências do GenBank de cima para baixo, EU682828, EU682803, EU682802; A: Caribe; ATL: costa Atlântica; B: Brasil; b: Nordeste; BA: Bahia; Br: Brasil; c: Sudeste; C: Venezuela; CR: Costa Rica; EUA: Estados Unidos; Pa: Panamá; PE: Pernambuco; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; Ve: Venezuela). Os números correspondem aos valores de bootstrap; valores >50% não foram representados. Os espécimes identificados com aspas indicam possível mudança de nome.

GENE MITOCONDRIAL COI

Para o gene COI, foi observado que a variação entre *T. nuttallii* e as espécies do gênero *Acanthonyx* foi de 13,1 a 20,1% e dentro do gênero *Acanthonyx*, as distâncias variaram de 0 a 17,4%. As distâncias entre as espécies de *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* foram de 0 a 6,9%. Para *A. dissimulatus* e *A. petiverii* a variação foi de 0 a 6,7%. Entre *A. scutiformis* e os espécimes de *A. petiverii*, o intervalo foi de 0 a 6,9%. As distâncias genéticas intraespecíficas de *A. petiverii* variaram de 0 a 6,7% (Tab. 5). Com essas variações genéticas, a separação entre as três espécies de *Acanthonyx*, foco deste trabalho, não ficam bem claras, uma vez que os valores intraespecíficos são semelhantes aos interespecíficos.

Foi observado que os indivíduos dos três gêneros apresentaram distância genética entre 17,6 a 23,9% e dentro do gênero *Epialtus*, as distâncias variaram de 0 a 21,3%. As distâncias entre as espécies *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis* variaram de

0 a 9,2%, sendo que a distância intraespecífica de *E. bituberculatus* foi de 0,2 a 9,2% e para *E. brasiliensis*, foi observada variação de 0 a 0,2% (Tab. 6). As distâncias encontradas para *E. brasiliensis* estão dentro do intervalo de *E. bituberculatus*, sugerindo proximidade entre elas.

Tabela 5. Matriz de divergência genética para o gene COI entre as espécies do gênero *Acanthonyx* (*Sequências tiradas do GenBank, (1) EU682873, (2) JQ305885, (3) EU682854; BA: Bahia; Br: Brasil; CR: Costa Rica; EUA: Estados Unidos; Pa: Panamá; PE: Pernambuco; SP: São Paulo; Ve: Venezuela).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 <i>Talliepus nuttallii</i> _EUA*	0,00														
2 <i>A. lunulatus</i> _Itália*	20,13	0,00													
3 <i>A. petiverii</i> _EUA*	14,06	17,42	0,00												
4 <i>A. dissimulatus</i> _México_ATL	14,06	17,42	0,00	0,00											
5 <i>A. dissimulatus</i> _SP-Br	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00										
6 <i>A. scutiformis</i> _SP-Br	13,13	15,95	6,87	6,87	0,19	0,00									
7 <i>A. petiverii</i> _México_ATL	14,06	17,42	0,00	0,00	6,66	6,87	0,00								
8 <i>A. petiverii</i> _CR_ATL	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00	0,19	6,66	0,00							
9 <i>A. petiverii</i> _Pa_ATL	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00	0,19	6,66	0,00	0,00						
10 <i>A. petiverii</i> _Ve	13,36	15,71	6,66	6,66	0,19	0,38	6,66	0,19	0,19	0,00					
11 <i>A. petiverii</i> _Ve	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00	0,19	6,66	0,00	0,00	0,19	0,00				
12 <i>A. petiverii</i> _PE-Br	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00	0,19	6,66	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00			
13 <i>A. petiverii</i> _BA-Br	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00	0,19	6,66	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00	0,00		
14 <i>A. petiverii</i> _SP-Br	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00	0,19	6,66	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	
15 <i>A. petiverii</i> _SP-Br	13,36	15,71	6,66	6,66	0,00	0,19	6,66	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabela 6. Matriz de divergência genética para o gene COI entre as espécies do gênero *Epiplatys* (*Sequências tiradas do GenBank, (1) EU682873; ATL: costa Atlântica; BA: Bahia; Br: Brasil; EUA: Estados Unidos; Pa: Panamá; PE: Pernambuco; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; Ve: Venezuela).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 <i>Talliepus nuttallii</i> _EUA*	0,00												
2 <i>E. dilatatus</i> _Pa_ATL	23,91	0,00											
3 <i>E. bituberculatus</i> _Pa_ATL	18,23	19,69	0,00										
4 <i>E. bituberculatus</i> _Ve	17,55	19,87	9,25	0,00									
5 <i>E. bituberculatus</i> _Ve	17,55	20,12	9,25	0,36	0,00								
6 <i>E. bituberculatus</i> _PE-Br	19,49	19,79	8,36	6,92	6,92	0,00							
7 <i>E. bituberculatus</i> _PE-Br	19,24	19,29	8,58	6,71	6,71	0,55	0,00						
8 <i>E. bituberculatus</i> _BA-Br	19,24	19,79	8,15	6,71	6,71	0,18	0,36	0,00					
9 <i>E. bituberculatus</i> _RJ-Br	18,98	21,07	7,72	6,70	6,70	1,84	2,03	1,65	0,00				
10 <i>E. bituberculatus</i> _SP-Br	19,23	20,82	7,93	6,91	6,91	2,03	2,22	1,84	0,18	0,00			
11 <i>E. bituberculatus</i> _SP-Br	19,23	21,33	7,93	6,91	6,91	2,03	2,22	1,84	0,18	0,36	0,00		
12 <i>E. brasiliensis</i> _SP-Br	18,98	21,07	7,72	6,70	6,70	1,84	2,03	1,65	0,00	0,18	0,18	0,00	
13 <i>E. brasiliensis</i> _SP-Br	18,98	21,07	7,72	6,70	6,70	1,84	2,03	1,65	0,00	0,18	0,18	0,00	0,00

Por meio do filograma observou-se de forma clara que os gêneros *Acanthonyx* (bootstrap: 56) e *Epialtus* (bootstrap: 100) são distintos. No ramo de *Epialtus*, a espécie *E. brasiliensis* inseriu-se dentro de *E. bituberculatus*. Ademais, foram observados três grupos distintos, um ramo A com o exemplar de *E. bituberculatus* do Panamá; um grupo B do Brasil, e um ramo com os exemplares da Venezuela, representado pela letra C. Dentro do ramo do Brasil, os dois ramos foram bem suportados, o ramo "b" com espécimes do Nordeste (bootstrap: 97) e "c" representado pelos espécimes do Sudeste (bootstrap: 99) (Fig. 14).

Dentro do grupo de *Acanthonyx*, as espécies *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* se inseriram dentro dos ramos de *A. petiverii* com suporte de ramos 99 e 66, respectivamente. Além disso, dois grupos distintos são formados, um grupo com os espécimes da América do Norte (D) e outro com espécimes da América Central e do Sul (E) (Fig. 14).

A partir dos filogramas e das distâncias genéticas, foi observada uma estruturação genética e a partir daí optou-se pela construção de duas redes de haplótipos com agrupamentos artificiais, uma para *Acanthonyx* utilizando 13 sequências e outra com 11 sequências para os espécimes *Epialtus*. Foram obtidos 4 haplótipos para *Acanthonyx* e diversidade haplotípica de 0,60; e 9 haplótipos para *Epialtus* com diversidade haplotípica de 0,95.

Os haplótipos compartilhados para *Acanthonyx* foram H1 com indivíduos da América do Norte, sendo um *A. dissimulatus* do México, um *A. petiverii* do México e um *A. petiverii* dos EUA; e H3 com indivíduos do Brasil e Caribe, sendo um *A. dissimulatus* e dois *A. petiverii* de São Paulo, cinco *A. petiverii*: um da Bahia, um de Pernambuco, um do Panamá, um da Costa Rica e um da Venezuela. Em relação a *Epialtus*, o haplótipo compartilhado foi H8, com espécimes do Sudeste do Brasil, sendo dois *E. brasiliensis* de São Paulo e um *E. bituberculatus* do Rio de Janeiro.

Redes de haplótipos foram construídas para *Acanthonyx* (Fig. 15) e *Epialtus* (Fig. 16) usando o método Median-Joining. A AMOVA com os espécimes de *Epialtus* indicou variação de 54,2 % dentro das populações, de 9,8% entre cada população e de 35% entre os grupos estruturados, Caribe, Sudeste e Nordeste. Os valores obtidos com base na frequência de haplótipos por meio de permutação paramétrica foram significativos ($p=zero$; entre grupos, FCT: 0,360; entre populações, FSC: 0,154; dentro das populações, FST: 0,458). Devido a não estruturação observada no filograma, as análises de AMOVA não foram feitas para *Acanthonyx*.

Figura 14: Filograma para as espécies dos gêneros *Acanthonyx* e *Epialtus*, obtido pelo método de Máxima verossimilhança com fragmentos de sequências nucleotídicas do gene COI (*Sequências do GenBank de cima para baixo, EU682873, JQ305885, EU682854; A: Caribe; ATL: costa Atlântica; B: Brasil; b: Nordeste; BA: Bahia; Br: Brasil; c: Sudeste; C: Venezuela; CR: Costa Rica; D: América do Norte; E: Américas Central e do Sul; EUA: Estados Unidos; Pa: Panamá; PE: Pernambuco; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; Ve: Venezuela). Os números correspondem aos valores de bootstrap; valores >50% não foram representados. Os espécimes identificados com aspas indicam possível mudança de nome.

Figura 15: Rede de haplótipos com base no método de Median-Joining para os espécimes de *Acanthonyx* indicando a distribuição de cada haplótipo (H). A identificação de cada haplótipo encontra-se ao lado de cada círculo. Cada pequeno traço indica um passo mutacional. O círculo pequeno e cinza claro representa a perda de um haplótipo. (*Sequências do GenBank: EU682854; ATL: costa Atlântica; BA: Bahia; Br: Brasil; CR: Costa Rica; EUA: Estados Unidos; Pa: Panamá; PE: Pernambuco; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; Ve: Venezuela).

Figura 16: Rede de haplótipos com base no método de Median-Joining para os espécimes de *Epialtus* indicando a distribuição de cada haplótipo (H). A identificação de cada haplótipo encontra-se ao lado de cada círculo. Cada pequeno traço indica um passo mutacional. O quadrado pequeno e cinza claro representa a perda de um haplótipo.

Discussão

REVISÃO TAXONÔMICA

Os resultados possibilitaram a construção de uma chave de identificação única que abordou tanto as espécies brasileiras de *Epialtus* como de *Acanthonyx*, e sugestão de sinonimização das três espécies de *Acanthonyx*. Isto difere do que é encontrado na literatura, em que é apresentada uma chave para cada um desses gêneros que ocorrem no Brasil (Melo, 1996). Esta chave facilitará a identificação dos indivíduos, uma vez que tanto as espécies de *Acanthonyx* como as de *Epialtus* podem ser observadas em coexistência no mesmo habitat.

Na literatura as descrições disponíveis das espécies avaliadas no presente estudo são breves, pouco detalhadas e não incluem a caracterização de grande parte das estruturas. Por isso foram feitas redescrições mais completas para as cinco espécies foco deste estudo. Além disso, alguns nomes e termos utilizados na caracterização morfológica foram atualizados. As superfícies ventral, dorsal e as pernas locomotoras utilizadas no presente estudo, por exemplo, foram denominadas faces dorsal e ventral e patas ambulatórias por Coelho & Torres (1993) e Melo (1996).

Muitos caranguejos da superfamília Majoidea exibem um comportamento característico de cobrirem-se com material para camuflar-se, tendo para isso cerdas especializadas com formato de gancho na carapaça (Wicksten, 1979; 1993). Nas espécies de *Acanthonyx*, estas cerdas foram encontradas em fileira na superfície dorsal do rosto, enquanto que em *Epialtus* tais estruturas não foram detectadas, sendo uma característica favorável para reconhecer os indivíduos destes dois gêneros quando observados juntos no mesmo ambiente. Ainda nesta superfamília, de acordo com Garth (1958), a morfologia do gonópodo do macho é utilizada como um caráter taxonômico eficiente para reconhecer famílias e gêneros, mas não espécies. No entanto, o gonópodo de *Acanthonyx petiverii* (Garth, 1958, lâmina O, fig.3) é semelhante ao de *A. minor* (Manning & Holthuis, 1981, fig. 64h) e claramente diferente de *A. depressifrons* e *A. formosa* (Manning & Holthuis, 1981, fig. 62f; Wu *et al.*, 1999, fig. 3d). Os gonópodos de *Epialtus bituberculatus* e *E. brasiliensis* são semelhantes ao da espécie *E. sulcirostris* e diferentes de *E. minimus* (Garth, 1958, lâmina O, fig. 6 e 5). Para as espécies de *Acanthonyx* e *Epialtus* do Brasil, não há como diferenciá-las quando da comparação do primeiro pleópodo do macho de forma intraespecífica, sendo este um caráter pouco informativo.

O GÊNERO ACANTHONYX

Nas redescrições de *A. dissimulatus* e *A. scutiformis*, foram acrescentadas as descrições dos olhos, dentes pré e pós-orbital e de todos os artículos dos quelípodos e apêndices locomotores (Tab. 1), diferente das observações gerais feitas em trabalhos

anteriores (Dana, 1851; Garth, 1958; Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996). Além disso, foram feitas observações e descrições referentes aos juvenis de *A. dissimulatus* e *A. petiverii*, mostrando que o acréscimo de novas informações, bem como o maior detalhamento de estruturas previamente descritas, pode facilitar a identificação e a comparação entre as três espécies. Quanto a *A. petiverii*, as descrições encontradas na literatura são mais completas (Milne Edwards, 1834; Rathbun, 1901, 1925; Garth, 1958; Emparanza *et al.*, 2007) e neste caso, além de acrescentar mais detalhes, a linguagem foi ajustada para terminologia atual.

Corroborando os resultados deste estudo e enfatizando a semelhança entre as três espécies, a revisão de Coelho & Torres (1993) constatou que os adultos de *A. petiverii* são próximos aos jovens e adultos de *A. scutiformis* e *A. dissimulatus*. O comprimento das cerdas é um caráter que foi usado por Coelho & Torres (1993) e Melo (1996) para separar *A. dissimulatus* de *A. scutiformis*. No entanto, tal característica mostrou-se pouco informativa, não permitindo ser utilizada para distinguir estas duas espécies. O dedo fixo e o dátilo, utilizados como caracteres diagnósticos por Garth (1958), também foram bastante variáveis quanto à presença ou ausência de dentes, dificultando a diferenciação de *A. dissimulatus* e *A. petiverii*. Dessa forma, as variações nos caracteres de cada indivíduo devem ser consideradas não só para evitar a proposição de novas espécies como para encontrar características diagnósticas para o grupo de interesse (Dayrat, 2005; Puillandre *et al.*, 2011).

Há uma sobreposição de ocorrência entre as três espécies de *Acanthonyx* no Brasil. *Acanthonyx petiverii* tem distribuição mais ampla no Atlântico Ocidental desde os Estados Unidos até o Brasil (Rathbun, 1901, 1925, 1933; Coelho, 1971; Crane 1974; Fausto-Filho, 1966; Lemaitre, 1981; Hiyodo *et al.*, 1994; Hendrickx, 1999; Marcano & Bolanós, 2001; Castaño & Campos, 2003). Dentro desta amplitude encaixam-se as distribuições de *A. dissimulatus* e *A. scutiformis*. Além disso, há um hiato que envolve Espírito Santo e Rio de Janeiro onde não há registro de ocorrência de *A. dissimulatus* (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Almeida & Coelho, 2008; Ng *et al.*, 2008), bem como a presença única de *A. scutiformis* na Região Sul do Brasil (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Boschi, 2000; Melo, 2008). Tais registros sugerem a necessidade de mais amostragens destes caranguejos nestas áreas; que há dificuldade na identificação; e que devido às semelhanças morfológicas, as três espécies possivelmente sejam apenas uma, com *A. petiverii* válida e com distribuição ampla.

De acordo com Ng *et al.* (2008), *A. scutiformis* é uma espécie válida, no entanto sua validade e seu status taxonômico são pouco abordados. Há apenas a

revisão feita por Coelho & Torres (1993), em que foram identificados espécimes de *Peltinia scutiformis* Dana, 1851 do Brasil e foram encontradas diferenças que justificavam sua mudança para o gênero *Acanthonyx*. Após esta revisão, os demais trabalhos usam este trabalho como referência para identificar exemplares coletados (Hiyodo & Fransozo, 1995; Melo, 1996; Boschi, 2000; Melo, 2008), ou então *P. scutiformis* é considerada *A. petiverii* (Emparanza *et al.*, 2007). Ademais, é usada como modelo em estudos de ecologia (Hiyodo & Fransozo, 1995; Teixeira *et al.*, 2009; Vasconcelos *et al.*, 2009), em que é considerada endêmica do litoral Sudeste e não há comparação com espécies afins quando os exemplares são identificados. Para *A. dissimulatus*, ocorre situação semelhante, sendo adotada como espécie válida (Emparanza *et al.*, 2007; Ng *et al.*, 2008), mas sua identificação segue ou a descrição original (Coelho & Torres, 1993) ou livros de referência (Melo, 1996), sem nenhum estudo detalhado como o desenvolvido no presente estudo. Além disso, parte do material examinado proveniente do Nordeste tem sido identificado como *A. dissimulatus* em vários trabalhos (Melo & Veloso, 2005; Almeida *et al.*, 2008; Coelho *et al.*, 2008), embora tenha sido considerado antes como *A. petiverii* (Rathbun, 1894; Moreira, 1901; Rathbun, 1925; Fausto-Filho, 1996; Coelho, 1971; Powers, 1977; Gouvêa, 1986). Tais indícios constituem fortes argumentos para questionar a validade dessas espécies e justificar os resultados do presente estudo.

Ainda que as três espécies do gênero *Acanthonyx* tenham sido tratadas de forma separada nas redescritções, as variações observadas em suas estruturas e as semelhanças morfológicas mostram que tais espécies não podem ser separadas e, portanto sugere-se a sinonimização de *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* com *A. petiverii*, sendo esta última válida por ter a descrição mais antiga.

O GÊNERO *EPIALTUS*

Em relação às redescritções de *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis* houve detalhamento dos caracteres mais utilizados na identificação como carapaça, rostro, quelípodo e própodo dos apêndices locomotores (Desbone, 1867; Rathbun, 1901, 1925; Melo, 1996). Foram acrescentadas observações sobre as diferentes regiões da carapaça, artículo basal da antena e primeiro pleópodo do macho (Tab. 1), sendo estes dois últimos eficientes no reconhecimento das famílias e gêneros (Garth, 1958), mas pouco informativo no presente estudo.

Em Rathbun (1925), o rostro é um dos principais caracteres utilizados para separar *Acanthonyx* de *Epialtus*, sendo que o primeiro apresenta o rostro bifido e o segundo possui rostro simples. Esta mesma autora ressaltou em uma figura (fig. 53, p. 147) as diferenças marcantes entre formato da carapaça e dos rostros das espécies

de *Epialtus* utilizados para identificá-las. No entanto, os exemplares analisados no presente estudo mostraram ampla variação de comprimento e grande semelhança entre o formato do rostró de *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis*, mostrando-se, portanto, pouco eficiente no reconhecimento destas duas espécies.

As duas espécies de *Epialtus* do Brasil apresentam habitat muito semelhante, coexistindo nas mesmas algas (Mantelatto & Corrêa, 1996; Melo, 1996; Mantelatto *et al.*, 2004), sugerindo hábitos e estruturas similares. A comparação morfológica entre *E. bituberculatus* e *E. brasiliensis* mostrou que estas podem ser diferenciadas por meio da presença do espinho ventral proximal do própodo nos três últimos pares de pernas ambulatórias em *E. brasiliensis* e ausência deste em *E. bituberculatus*.

A sobreposição de ocorrência também é constatada entre as espécies de *Epialtus*: distribuição ampla desde a Flórida (Estados Unidos) até Santa Catarina (Brasil) para *E. bituberculatus* (Rathbun, 1933; Coelho, 1971; Powers, 1977; Coelho *et al.*, 1986; Melo, 1996; Hernández-Aguilera *et al.*, 1997; Marcano & Bolaños, 2001; Lima Júnior *et al.*, 2010), englobando a distribuição de *E. brasiliensis*, com destaque para o hiato entre Rio Grande do Norte e Sergipe onde não há registro da segunda espécie (Fausto-Filho, 1966; Melo *et al.*, 1989; Melo, 1996; Masunari & Dubiaski-Silva, 1998; Marcano & Bolaños, 2001; Melo, 2008), além do recente registro novo para o Rio Grande do Sul (Tamburus & Mantelatto, 2012; presente estudo). Gouvêa (1986) citou a ocorrência de *E. brasiliensis* para Salvador, mas Almeida & Coelho (2008) questionaram as ocorrências para a Bahia. Dessa forma, o Ceará é o único Estado do nordeste brasileiro com presença desta espécie (Fausto-Filho, 1970; Coelho *et al.*, 2008). A aparente distribuição geográfica descontínua de *E. brasiliensis*, com ocorrência na Colômbia, na Venezuela e sudeste do Brasil (Melo, 1996; Marcano & Bolaños, 2001), pode ser resultado da carência de levantamentos faunísticos, monitoramentos adequados (Lima Júnior *et al.*, 2010), ou mesmo oriundo de erros de identificação em função da similaridade morfológica.

COMPARAÇÃO GENÉTICA ENTRE AS ESPÉCIES

No filograma (Fig. 14), observa-se que *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* se inseriram dentro de *A. petiverii*, com os nós bem suportados (bootstrap: 99 e 94), baixas distâncias genéticas (zero e 0,19% para o gene COI), e compartilhamento de haplótipos (Fig. 15), corroborando os caracteres morfológicos. Assim, os caracteres morfológicos diagnósticos utilizados na literatura para cada uma das três espécies de *Acanthonyx* (Garth, 1958; Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996) mostraram-se bastante variáveis, inconsistentes e não permitiram a separação morfológica entre elas. Com isso, *A. petiverii* seria a única espécie que ocorre no Brasil e tanto o hiato geográfico

como o endemismo das outras duas (Coelho & Torres, 1993; Melo, 1996; Boschi, 2000; Almeida & Coelho, 2008; Melo, 2008; Ng *et al.*, 2008) não se justificaria.

A politomia em que um dos espécimes de *A. petiverii* da Venezuela ficou inserido no grupo Brasil (Fig. 14E) pode estar relacionada à alta similaridade genética, é apoiada também pelo compartilhamento de haplótipos (Fig. 15), sugerindo a existência de fluxo genético contínuo entre elas. Condições semelhantes de separação no Atlântico Ocidental foram recentemente detectadas entre espécimes de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) (Pileggi & Mantelatto, 2010; Rossi, 2012; Rossi & Mantelatto, 2013), *Petrolisthes armatus* (Gibbes 1850) (Mantelatto *et al.*, 2011) e *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Terossi & Mantelatto, 2012).

A separação intraespecífica observada entre os espécimes de *Acanthonyx* (Fig. 14D, E) foi consistente, com valor de bootstrap 63%, divergência genética 6,9%, e formação de dois haplótipos com muitos passos mutacionais. Situação semelhante ao de outros grupos, como o do ermitão *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) em relação às divergências genéticas (gene COI: 4,7-5,8%; 16S: 1,4%) (Negri *et al.*, 2012) e da lagosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804), em que foram identificadas uma população do Caribe e outra do Brasil (divergências genéticas 8,3 e 19,8% para os genes 16S e COI, respectivamente) (Sarver *et al.*, 1998). Assim, sugere-se que há barreiras geográficas entre o grupo de *A. petiverii* da América do Norte e o grupo do Brasil, pode ainda existir fluxo gênico entre eles, como relatado para *P. argus* (Sarver *et al.*, 1998). O fluxo gênico poderia ocorrer devido as distâncias percorridas pelas larvas antes do assentamento (Mathews *et al.*, 2002), uma vez que estas toleram variações de temperatura, salinidade e podem ser encontradas no plâncton (Bacardit, 1986). No entanto, não foram observadas diferenças morfológicas que possam justificar essa divergência entre os grupos.

As divergências encontradas entre as três espécies de *Acanthonyx* não permitiram sua diferenciação. Com valores de distância semelhantes aos de *Acanthonyx*, duas espécies simpátricas de ermitões, *Clibanarius vittatus* e *C. sclopetarius* (Herbst, 1796) foram consideradas espécies válidas (entre zero e 5,8% para o gene COI; entre 4,5 e 5,9% para 16S) (Negri *et al.*, 2012), o que mostra que valores diferentes podem ser usados para diferenciar e validar espécies, ou para criar sinonímias. Neste caso, é válido verificar se as variações intraespecíficas são menores que as interespecíficas para diferenciar os espécimes.

Nos filogramas de ML, *E. brasiliensis* ficou posicionado no grupo formado por espécimes de *E. bituberculatus*. Além disso, valores muito baixos de divergências foram encontrados tanto intra como interespecificamente (0 e 0,3% para 16S; 0,2 e 0,4% para o gene COI), e houve compartilhamento de haplótipos (Fig. 16). Pérez-

Barros *et al.* (2008) também encontraram baixa divergência genética entre os galateídeos simpátricos *Munida gragraria* e *M. subrugosa* tanto pra COI como para 16S (0% e 0,24% para 16S e COI, respectivamente). Com isso não puderam diferenciá-las e ainda sugeriram que pudessem ser morfotipos de uma única espécie. Para um par de caranguejos simpátricos *Cyrtograpsus altimanus* Rathbun, 1914 e *C. affinis* (Dana, 1851), diferenciados apenas pelo formato da carapaça, a comparação de sequências de 16S não mostrou diferenças entre eles, sugerindo proximidade e que possivelmente fosse uma única espécie com plasticidade fenotípica e ecológica (Spivak & Schubart, 2003). Assim, entende-se que o mesmo se aplica para as espécies simpátricas *E. brasiliensis* e *E. bituberculatus*, podendo ser uma única espécie com plasticidades fenotípica e ecológica, e que o espinho encontrado no primeiro e a ausência deste no segundo seja um caráter plástico em relação ao meio em que vivem. O espinho é uma estrutura com mesma função que a subquela em *Acanthonyx* em que o dátilo forma com o própodo uma estrutura semelhante a uma pinça, e atua na sustentação sobre as algas (Vélez, 1977; Melo, 1996; Quirós *et al.*, 2012; observação pessoal).

Em Majoidea, o desenvolvimento larval caracteriza-se pela presença de três estágios, duas zoeas e uma megalopa. A morfologia das larvas é usada para a resolução de algumas relações taxonômicas e filogenéticas (Lebour, 1944; Yang, 1968; Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1991; Hiyodo *et al.*, 1994; Guerao & Abelló, 1996; Pohle & Marques, 2000; Negreiros-Fransozo & Fransozo, 2001; Marques & Pohle, 2003). As características larvais apontam semelhanças entre as duas espécies de *Epialtus*, dando suporte para os dados genéticos deste trabalho. As zoeas I de *E. bituberculatus* e de *E. brasiliensis* são bastante semelhantes em relação a quantidade e padrão de espinhos e cerdas na carapaça; quanto a presença e posição de tubérculos no abdome; quantidade de cerdas na maxílula; e mesmo padrão de cerdas no escafognatito, 1º e 2º maxilípodos (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1991; 2001). Compartilham uma única característica (endito basal da maxílula com um lobo) com *E. dilatatus* e diferem nas demais (Yang, 1968; Negreiros-Fransozo & Fransozo, 2001). Assim estas características comungam com a ideia de similaridade genética entre ambas, e, portanto um indício da possibilidade de sinonímia para os espécimes do Brasil. Para *Acanthonyx*, apenas *A. petiverii* (Lebour, 1944; Hiyodo *et al.*, 1994) e *A. lunulatus* (Guerao & Abelló, 1996) possuem descrições larvais que mostram que estas espécies são bastante similares, embora diferenciadas pelo padrão de cerdas nos apêndices (Guerao & Abelló, 1996).

A formação de três grupos distintos com os espécimes de *Epialtus* foi observada nos filogramas. Há um grupo com representantes do Caribe e um grupo do

Brasil devido às maiores divergências genéticas (4,6 e 5,2% para 16S; 8,6 e 9,2% para COI), estruturados também na rede de haplótipos e reflexo das distâncias geográficas. No entanto, não foram observadas diferenças morfológicas que evidenciassem essa separação. Assim, com base nos dados moleculares sugere-se uma nova divisão na qual *E. bituberculatus* ocorre no Caribe, e *E. brasiliensis* endêmica do Brasil. Ainda, pode ser que o espécime de *E. brasiliensis* observado para o Caribe seja um morfotipo, assim como observado em *Munida gragraria* e *M. subrugosa* (Pérez-Barros *et al.*, 2008).

O compartilhamento de haplótipos entre os espécimes de *E. brasiliensis* e os espécimes de *E. bituberculatus* (Fig. 16, haplótipo 8) indica a existência de fluxo gênico dentro do grupo e as diferenças morfológicas usadas para identificar seriam a expressão da variabilidade intraespecífica (Puillandre *et al.*, 2011). Assim, a ocorrência no Brasil seria endêmica e de uma única espécie, *E. brasiliensis*, colocando em dúvida as ocorrências para Colômbia e Venezuela reportadas por Marcano & Bolaños (2001). Considerando a rede de haplótipos (Fig. 16) e o ramo que engloba o Brasil, há dois grupos separados e bem suportados com os espécimes do Nordeste e um do Sudeste. No entanto, as baixas divergências genéticas indicam proximidade entre eles.

Os espécimes da Venezuela em um ramo separado e formando haplótipos distantes com vários passos mutacionais podem ser indícios da ocorrência de uma espécie distinta, identificada nos filogramas como *Epialtus* sp. No entanto, não foram observadas características morfológicas que as diferenciem das demais. Seria necessária a análise morfológica de mais exemplares e de mais sequências nucleotídicas para tal inferência.

Pérez-Barros *et al.* (2008) propuseram dois cenários possíveis para o uso de marcadores moleculares: no primeiro, dados de morfologia e dados moleculares correspondem, e no segundo morfologia e molecular se contradizem. Neste estudo pôde-se observar o primeiro cenário para o gênero *Acanthonyx* e a segunda situação para o gênero *Epialtus*. Com isso evidenciou-se a importância da ferramenta molecular no presente estudo.

As semelhanças morfológicas não permitiram a diferenciação entre as três espécies de *Acanthonyx* que ocorrem na costa brasileira. No filograma de COI, *A. dissimulatus* e *A. scutiformis* inseriram-se no ramo de *A. petiverii*, e observaram-se os haplótipos compartilhados entre *A. dissimulatus* e *A. petiverii*, sendo este resultado de acordo com as observações morfológicas. Havia um único caráter que diferenciava morfológicamente entre as espécies de *Epialtus* que ocorrem no Brasil. No entanto, no filograma baseado em sequências parciais de 16S e COI, *E. brasiliensis* agrupou-se

no ramo formado por *E. bituberculatus* e houve compartilhamento de haplótipos, não corroborando os dados morfológicos. Por fim, isto permite questionar a validade taxonômica de *A. dissimulatus*, *A. scutiformis* e *E. brasiliensis*.

Conclusões

Para as espécies *Acanthonyx dissimulatus*, *A. petiverii* e *A. scutiformis* os caracteres morfológicos foram complementares aos caracteres genéticos, não permitindo diferenciação clara entre as espécies, e questionando a validade taxonômica de *A. dissimulatus* e *A. scutiformis*. Sugere-se, então, a sinonimização de ambas com *A. petiverii*, sendo esta espécie válida pelo critério de descrição mais antiga.

A formação de dois ramos pelas espécies de *A. petiverii* mostra que há certa diferenciação genética entre os espécimes com separação geográfica. A formação de haplótipos separados com muitos passos mutacionais indica separação, mas que ainda há fluxo gênico entre eles. Uma análise populacional com mais espécimes seria necessária para inferir uma separação mais concreta entre as populações.

Os grupos formados pelos espécimes de *Epialtus* do Caribe e do Brasil, ainda que separados nos filogramas e nas redes de haplótipos, não são distinguidos morfológicamente. Com base nos dados moleculares sugere-se a divisão na qual *E. bituberculatus* está presente no Caribe e *E. brasiliensis* no Brasil.

Entre os espécimes de *Epialtus* do Brasil, os dados morfológicos não foram corroborados pelos dados moleculares. O espinho proximal ventral presente nos três últimos pares de pernas locomotoras de *E. brasiliensis*, único caráter que distinguia duas espécies, pode ser considerado caráter plástico em relação ao meio em que vivem. As diferenças genéticas foram nulas ou mínimas e houve o compartilhamento de haplótipos, sugerindo grande proximidade genética e a existência de uma única espécie no Brasil, sendo esta *E. brasiliensis*.

Por fim, deve-se ressaltar a necessidade do uso de mais de uma ferramenta na resolução de problemas taxonômicos, mostrando a importância da ferramenta molecular em conjunto com a morfológica. Além disso, outras fontes devem ser procuradas: dados larvais, geográficos, comportamentais, de desenvolvimento, ecológicos, populacionais, filogenéticos etc.

Referências

- Abele, L.G. & W. Kim. 1986. An illustrated guide to the Marine decapod crustaceans of Florida. **Technical Series**, 8(1): 1-225.
- Almeida, A.O. & P.A. Coelho. 2008. Estuarine and marine brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Bahia, Brazil: checklist and zoogeographical considerations. **Latin American Journal of Aquatic Research**, 36(2): 183-222.
- Bacardit, R. 1986. Larvas de Crustacea Decapoda del mar patagonico Argentino, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfologicos, ecologicos y filogeneticos. Tese de Doutorado da Universidad de Buenos Aires. 297p.
- Bandelt, H.J.; Forster, P. & A. Röhl. 1999. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular Biology and Evolution**, 16(1): 37-48.
- Bell, T. 1841. Some account of the Crustacea of the coasts of South America, with descriptions of new genera and species: founded principally on the collections obtained by Mr. Cuming and Mr. Miller. **Transactions of the Zoological Society of London**, 2: 39-66.
- Bertini, G.; Fransozo, A. & G.A.S. Melo. 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, 13: 2185-2207.
- Boschi, E.E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. **Revista de Investigacion y Desarrollo Pesquero**, 13: 7-136.
- Buhay, J.E. & K.A. Crandall. 2008. Taxonomic revision of cave crayfishes in the genus *Orconectes*, subgenus *Orconectes* (Decapoda: Cambaridae) along the Cumberland Plateau, including a description of a new species, *Orconectes barri*. **Journal of Crustacean Biology**, 28(1):57-67.
- Camp, D.K.; Lyons, W.G. & T.H. Perkins. 1998. **Checklists of selected shallow-water marine invertebrates of Florida**. Florida Marine Research Institute Technical Reports, FMRI Technical Report TR-3. 254p.
- Castaño, N.C. & N.H. Campos. 2003. Los cangrejos araña (Decapoda: Brachyura: Majoidea) del Caribe Colombiano. **Biota Colombiana**, 4(2): 261-269.
- Coelho, P.A. 1971. Nota prévia sobre os Majidae do Norte e Nordeste do Brasil (Crustacea: Decapoda). **Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro**, 54: 137-143.
- Coelho, P.A. & Torres, M.F.A. 1993. Taxonomia e distribuição das espécies do gênero *Acanthonyx* Latreille, no Brasil (Crustacea: Decapoda: Majidae). **Trabalhos do Instituto Oceanográfico da Universidade Federal de Pernambuco**, 22: 221-241.

- Coelho, P.A.; Almeida, A.O. & L.E.A. Bezerra. 2008. Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northern and northeastern Brazil. **Zootaxa**, **1956**: 1-58.
- Coelho, P.A.; Ramos-Porto, M. & T.C. Calado. 1986. Litoral do Rio Grande do Norte: Decapoda. **Caderno Ômega da Universidade Federal de Pernambuco, Série Ciências Aquáticas, Recife**, **2**: 79-105.
- Crane, J. 1947. Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society. XXXVIII. Intertidal brachygnathous crabs from the West Coast of Tropical America with special reference to ecology. *Zoologica*; **Scientific Contributions of the New York Zoological Society**, **32**(2): 68-95.
- Dall'Occo, P.L.; Campos Jr., O. & G.A.S. Melo. 2004. The brachyuran (Crustacea: Decapoda) fauna from the coast of the State of São Paulo. **O Mundo da Saúde**, **28**(4): 456-462.
- Dana, J.D. 1851. Conspectus Crustaceorum quae in orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Reipublicae Foederatae Duce, lexit et descripsit J.A. Dana - Pars VI. **American Journal of Science and Arts, series 2**, **11**(32): 268-274.
- Dana, J.D. 1852. Crustacea, Part 1. *In: United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes*. U.S.N. Philadelphia, 13. 685p.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. **Biological Journal of the Linnean Society**, **85**: 407-415.
- Desbonne, I. 1867. **Crustacés de la Guadeloupe**. I^{re} parte Brachyures. Besse Terre Imprimerie Du Government. 83p.
- Emparanza, E.J.M.; Guzmán, G.L. & P.K.L. Ng. 2007. A redescription of *Acanthonyx petiverii* H. Milne Edwards, 1834, and designation of a neotype for *Acanthonyx simplex* Dana, 1852 (Brachyura, Majidae). **Crustaceana**, **80**(5): 533-543.
- Excoffier, L.; Laval, G. & S. Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. **Evolutionary Bioinformatics Online**, **1**: 47-50.
- Excoffier, L.; Smouse, P.E. & J.M. Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. **Genetics**, **131**: 479-491.
- Fausto-Filho, J. 1966. Primeira contribuição ao inventário dos crustáceos decápodos marinhos do Nordeste brasileiro. **Arquivos da Estação de Biologia Marinha da Universidade Federal do Ceará**, **6**(1): 31-37.

- Fausto-Filho, J. 1970. Quarta contribuição ao inventário dos crustáceos decápodos marinhos do Nordeste brasileiro. **Arquivos de Ciências do Mar**, **10**(1): 55-60.
- Felder, D.L.; Álvarez, F.; Goy, J.W. & R. Lemaitre. 2009. Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with Comments on the Amphionidacea. *In*: D.L. Felder & D.K. Camp (Eds.). **Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota - Volume 1, Biodiversity**. Texas A&M University Press, USA: 1019-1104.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution**, **39**(4):783-791.
- Garth, J.S. 1946. Littoral brachyuran fauna of the Galapagos Archipelago. **Allan Hancock Pacific Expedition**, **5**(10): 341-601.
- Garth, J.S. 1958. Brachyura of the Pacific coast of America; Oxyrhyncha. **Allan Hancock Pacific Expedition**, **21**(1-2): 1-854.
- Gouvêa, E.P. 1986. A carcinofauna do litoral rochoso de Salvador, BA, e alguns aspectos ecológicos. **Ciência e Cultura**, **38**(2), 346-355.
- Griffin, D.J.G. & H.A. Tranter. 1986. The Decapoda Brachyura of the Siboga expedition. Part VIII. Majidae. **Siboga Expédition**, **39**(C4): 1-335.
- Guerao, G & P. Abelló. 1996. Larval development of *Acanthonyx lunulatus* (Brachyura, Majidae, Epialtinae). **Journal of Plankton Research**, **18**(7): 1185-1200.
- Guinot D.; Jamieson, B.G.M. & C.C. Tudge. 1997. Ultrastructure and relationships of spermatozoa of the freshwater crabs *Potamon fluviatile* and *Potamon ibericum* (Crustacea, Brachyura, Potamidae). **Journal of Zoology**, **241**(2): 229-244.
- 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.
- Hendrickx, M.E. 1995. Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie** **65**: 125-150.
- Hendrickx, M.E. 1999. **Los cangrejos braquiúros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano**. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México, XIV-274p.
- Hendrickx, M.E.; Brusca, R.C. & L.T. Findley. 2005. **Listado y Distribución de la Macrofauna Del Golfo de California, México. Parte 1. Invertebrados**. Arizona-Sonora Desert Museum. 429p.
- Hernández-Aguilera, J.L.; Toral-Alamzán, R.E. & J.A. Ruíz-Nuño. 1997. **Especies catalogadas de crustáceos estomatópodos y decápodos para el Golfo de**

- México, Río Bravo, Tamaulipas a Progreso, Yucatán.** Secretaría de Marina-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 132p.
- Hernández-Ávila, I.; Gómez, A.; Lira, C. & L. Galindo. 2007. Benthic decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) of Cubagua Island, Venezuela. **Zootaxa**, **1557**: 33-45.
- Hiyodo, C.M.; Fransozo, A. & M.L. Negreiros-Fransozo. 1994. Larval development of the spider crab *Acanthonyx petiverii* H. Milne Edwards, 1834 (Decapoda, Majidae) in the laboratory. **Crustaceana**, **66**(1): 53-66.
- Hiyodo, C.M. & A. Fransozo. 1995. Relative growth of spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851) (Crustacea, Decapoda, Majidae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, **38**(3): 969-981.
- Houvenaghel, G.T. & N. Houvenaghel. 1974. Aspects écologiques de la zonation intertidale sur les côtes rocheuses des îles Galapagos. **Marine Biology**, **26**: 135-152.
- Huelsenbeck, J.P. & K.A. Crandall. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **28**: 437-466.
- Hultgren, K.M. & J.J. Stachowicz. 2008. Molecular phylogeny of the brachyuran crab superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **48**: 986-996.
- Hultgren, K.M.; Guerao, G.; Marques, F.P.L. & F.P. Palero. 2009. Assessing the contribution of molecular and larval morphological characters in a combined phylogenetic analysis of the Superfamily Majoidea. *In*: Martin, J.W.; Crandall, K.A. & D.L. Felder (Eds.) Decapod Crustacean Phylogenetics. Taylor and Francis/CRC Press, Boca Raton. **Crustacean Issues**, **18**: 437-455.
- Lebour, M.V. 1944. Larval crabs from Bermuda. **Zoologica**, **29**(11): 113-128.
- Lefébure, T.; Douady, C.J.; Gouy, M. & J. Gibert. 2006. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: Proposal of a molecular threshold to help species delimitation. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **40**: 435-447.
- Lemaitre, R. 1981. Shallow-water crabs (Decapoda, Brachyura) collected in the southern Caribbean near Cartagena, Colombia. **Bulletin of Marine Science**, **31**(2): 234-266.
- Librado, P. & J. Rozas. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**, **25**: 1451-1452.

- Lima Júnior, T.B.; Aragão, M.I.C.; Leite, J.R.S.A.; Lotufo, T.M.C. & G.A.S Melo. 2010. Inventário dos Brachyura de substratos consolidados naturais do mesolitoral da Praia do Coqueiro, Luís Correia - Piauí. **Biotemas**, **23**(2): 69-75.
- Manning, R.B. & L.B. Holthuis. 1981. West African brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). **Smithsonian Contributions to Zoology**, **306**: 1-379.
- Mantelatto, F.L.; Faria, F.C.R.; Biagi, R. & G.A.S Melo. 2004. Majoid crabs community (Crustacea: Decapoda) from infralittoral rock/sandy bottom of Anchieta Island. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, **47**(2): 273-279.
- Mantelatto, F.L.; Robles, R. & D.L. Felder. 2007. Molecular phylogeny of the western Atlantic species of the genus *Portunus* (Crustacea: Brachyura, Portunidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, **150**(1): 211-220.
- Mantelatto, F.L.; Pardo, L.M.; Pileggi, L.G. & D.L. Felder. 2009a. 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.; Schubart, C.D. & D.L. Felder. 2009b. Molecular phylogeny of the genus *Cronius* Stimpson, 1860, with reassignment of *C. tumidulus* and several American species of *Portunus* to the genus *Achelous* De Haan, 1833 (Brachyura: Portunidae). In: Martin, J.W.; Crandall, K.A. & D.L. Felder (Eds.). Decapod Crustacean Phylogenetics. Taylor and Francis/ CRC Press, Boca Raton. **Crustaceas Issues**, **18**: 567-579.
- Mantelatto, F.L.; Pileggi, L.G.; Miranda, I. & I.S. Wehrtmann. 2011. Does *Petrolisthes armatus* (Anomura, Porcellanidae) form a species complex or are we dealing with just one widely distributed species? **Zoological Studies**, **50**(3): 372-384.
- Mantelatto F.L.M. & E.K. Corrêa. 1996. Composition and seasonal variations of the brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda) living on *Sargassum cymosum* in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. **Revista Bioikos**, **9-10**(1/2): 22-31.
- Mantelatto, F.L.M.; Robles, R.; Biagi, R. & D.L. Felder. 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.
- Marcano, J. & J. Bolaños. 2001. Cangrejos májidos (Decapoda: Brachyura: Majidae) de las aguas someras marinas venezolanas. **Boletín del Instituto Oceanografico de Venezuela**, **40**: 71-82.
- Marques, F. & G. Pohle. 2003. Searching for larval support for majoid families (Crustacea: Brachyura) with particular reference to Inachoididae Dana, 1851. **Invertebrate Reproduction and Development**, **43**(1): 71-82.

- Martin, J.W. & G.E. Davis. 2001. An Update classification of the recent Crustacea. **Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series**, **39**: 1-124.
- Masunari, S. & J. Dubiaski-Silva. 1998. Crustacea Decapoda da praia rochosa da Ilha do Farol, Matinhos, Paraná. II. Distribuição espacial de densidades das populações. **Revista Brasileira de Zoologia**, **15**(3): 643-664.
- Mathews, L. M.; Schubart, C.D.; Neigel, J.E. & D.L. Felder. 2002. Genetic, ecological, and behavioural divergence between two sibling snapping shrimp species (Crustacea: Decapoda: *Alpheus*). **Molecular Ecology**, **11**: 427-1437.
- McLaughlin, P.A.; Camp, D.K.; Angel, M.V.; Bousfield, E.L.; Brunei, P.; Brusca, R.C.; Cadien, D.; Cohen, A.C.; Conlan, K.; Eldredge, L.G.; Felder, D.L.; Goy, J.W.; Haney, T.; Hann, B.; Heard, R.W.; Hendrycks, E.A.; Hobbs III, H.H.; Holsinger, J.R.; Kensley, B.; Laubitz, D.R.; LeCroy, S.E.; Lemaitre, R.; Maddocks, R.F.; Martin, J.W.; Mikkelsen, P.; Nelson, E.; Newman, W.A.; Overstreet, R.M.; Poly, W.J.; Price, W.W.; Reid, J.W.; Robertson, A.; Rogers, D.C.; Ross, A.; Schotte, M.; Schram, F.R.; Shih, C.T.; Watling, L.; Wilson, G.D.F. & D.D. Turgeon. 2005. Common and scientific names of aquatic invertebrates from the United States and Canada: crustaceans. **American Fisheries Society, Special Publication**, **31**: 209-326.
- Melo, G.A.S. 1996. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do Litoral Brasileiro**. São Paulo: Editora Plêiade/Fapesp. 604p.
- Melo, G.A.S. 1998. **Malacostraca-Eucarida. Brachyura. Oxyrhyncha and Brachyrhyncha**. In: Young, P.S. (Ed.). Catalogue of Crustacea of Brazil. Rio de Janeiro, Museu Nacional (Série Livros nº 6): 455-515.
- Melo, G.A.S. 2008. The Brachyura (Decapoda) of Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, Brazil. **Nauplius** **16**(1): 1-22.
- Melo, G.A.S. & V.G. Veloso. 2005. The Brachyura (Crustacea, Decapoda) of the coast of the State of Paraíba Brazil, collected by Project Algas. **Revista Brasileira de Zoologia**, **22**(3): 796-805.
- Melo, G.A.S.; Veloso, V.G. & M.C. Oliveira. 1989. A fauna de Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral do Estado do Paraná. Lista preliminar. **Nerítica**, **4**(1/2): 1-31.
- Miller, M.A.; Pfeiffer, W. & T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. **Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop**, **14**: 1-8.
- Milne Edwards, H. 1834. Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux, 1: 1-468.
- Moreira, C. 1901. Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. Crustaceos do Brazil. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, **11**: 1-151.

- Negreiros-Fransozo, M.L. & A. Fransozo. 1991. Larval stages of *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Decapoda, Brachyura, Majidae) reared in the laboratory, with notes on characters of the Majid subfamilies. **Crustaceana**, **60**(2): 200-212.
- Negreiros-Fransozo, M.L. & A. Fransozo. 2001. Larval development of *Epialtus bituberculatus* H. Milne Edwards, 1934 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) with comments on majid larvae from the southwestern Atlantic. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, **114**(1): 120-138.
- Negri, M.; Pileggi, L.G. & F.L. Mantelatto. 2012. Molecular barcode and morphological analyses reveal the taxonomic and biogeographical status of the stripedlegged hermit crab species *Clibanarius scolopetarius* (Herbst, 1796) and *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Diogenidae). **Invertebrate Systematics**, **26**: 561-571.
- Ng, P.K.L.; Guinot, D. & P.J.F. Davie. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. **The Raffles Bulletin of Zoology**, **17**: 1-286.
- Page, R.D.M. & E.C. Holmes. 1998. **Molecular evolution: a phylogenetic approach**. Blackwell Science, Oxford. 346p.
- Pardo, L.M.; Ampuero, D. & D. Véliz. 2009. Using morphological and molecular tools to identify megalopae larvae collected in the field: the case of sympatric *Cancer* crabs. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, **89**: 481-490.
- Pereira, S.L.; Miyaki, C.Y. & C.A.M. Russo. 2001. Reconstrução filogenética: métodos probabilísticos. In: S.R. Mاتيoli (Ed.) **Biologia Molecular e Evolução**. Editora Holos, Ribeirão Preto: 117-129.
- Pérez-Barros, P.; D'Amato, M.E.; Guzmán, N.V. & G.A. Lovrich. 2008. Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda: Galatheididae), challenged by DNA sequence information. **Biological Journal of the Linnean Society**, **94**: 421-434.
- Pileggi, L.A.G. 2009. **Sistemática Filogenética dos Camarões do Gênero *Macrobrachium* Bate, 1868 do Brasil: Análises Morfológicas e Moleculares**. Tese de Doutorado da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. 236p.
- Pileggi, L.G. & F.L. Mantelatto. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae) with emphasis on the relationships among American species. **Invertebrate Systematics**, **24**(2): 194-208.

- Pohle, G. & F. Marques. 2000. Larval stages of *Paradasygyius depressus* (Bell, 1835) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) and a phylogenetic analysis for 21 genera of Majidae. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, **113**(3): 739-760.
- Powers, L.W. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. **Contributions in Marine Science**, **20** (supplement): 1-190.
- Puillandre, N.; Macpherson, E.; Lambourdière, J.; Cruaud, C.; Boisselier-Dubayle, M.C. & S. Samadi. 2011. Barcoding type specimens helps to identify synonyms and an unnamed new species in *Eumunida* Smith, 1883 (Decapoda: Eumunididae). **Invertebrate Systematics**, **25**: 322-333.
- Quirós, R.J.; Dueñas, P.R & N.H. Campos. 2012. Crustáceos decápodos asociados a ensamblajes macroalgales en el litoral rocoso de Córdoba, Caribe colombiano. **Revista MVZ Córdoba**, **17**(1): 2834-2845.
- Rathbun, M.J. 1894. Notes on the crabs of the family Inachidae in the United States National Museum. **Proceedings of the United States National Museum** **17**(984): 43-75.
- Rathbun, M.J. 1901. The Brachyura and Macrura of Porto Rico. **Bulletin of the United States Fish Commission**, **2**: 1-127.
- Rathbun, M.J. 1925. The spider crabs of America. **Bulletin of the United States National Museum**, **129**: 1-613.
- Rathbun, M.J. 1933. Brachyuran crabs of Porto Rico and the Virgin Islands. *In*: Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. **New York Academy of Sciences**, **15**(1): 1-121.
- Retamal, M.A. 1981. Catalogo ilustrado de los crustaceos decapodos de Chile. Editorial Universidad de Concepcion. **Gayana Zoologia**, **44**: 1-110.
- Retamal, M.A. & H.I. Moyano. 2010. Zoogeografía de los crustáceos decápodos chilenos marinos y dulceacuícolas. **Latin American Journal of Aquatic Research**, **38**(3): 302-328.
- Rossi, N. 2012. **Revisão das espécies de *Macrocrachium*, Bate, 1868, pertencentes ao complexo *M. offersii* (Crustacea, Palaemonidae): análises morfológicas e moleculares**. Dissertação de Mestrado da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. 135p.
- Rossi, N. & F.L. Mantelatto. 2013. Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium offersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. **Plos One**, **8**(1): e54698. doi:10.1371/journal.pone.0054698.

- Sarver, S.K.; Silberman, J.D. & P.J. Walsh. 1998. Mitochondrial DNA sequence evidence supporting the recognition of two subspecies or species of the Florida spiny lobster *Panulirus argus*. **Journal of Crustacean Biology**, **18**(1): 177-186.
- Serejo, C.; Young, P.S.; Cardoso, I.; Tavares C.R. & C.R. Abreu Jr. 2006. **Filo Arthropoda, Subfilo Crustacea**. In: H.P. Lavrado & B.L. Ignacio (Eds.). Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira. Museu Nacional, Rio de Janeiro: 299-337.
- Schubart, C.D. & M.G.J. Huber. 2006. Genetic comparisons of german populations of the stone crayfish, *Austropotamobius torrentium* (Crustacea: Astacidae). **Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture**, **380-381**: 1019-1028.
- Schubart, C.D.; Cuesta, J.A.; Diesel R. & D.L. Felder. 2000. Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of nonmarine lineages within the American grapsoid crabs (Crustacea: Brachyura). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **15**(2): 179-190.
- Spivak, E.D & C.D. Schubart. 2003. Species status in question: a morphometric and molecular comparison of *Cyrtograpsus affinis* and *C. altimanus* (Decapoda, Brachyura, Varunidae). **Journal of Crustacean Biology**, **23**(1):212-222.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: Maximum Likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. **Bioinformatics**, **22**(21):2688-2690.
- Stimpson, W. 1859. Notes on North American Crustacea, No. 1. **Annals of the Lyceum of Natural History of New York**, **7**: 49-93.
- Tamburus, A.F. & F.L. Mantelatto. 2012. Range extensions along western Atlantic for Epialtidae crabs (Brachyura, Majoidea) genera *Acanthonyx* Latreille, 1828 and *Epialtus* H. Milne Edwards, 1834. **Nauplius**, **20**(2): 179-186.
- Tamura, K.; Peterson, D.; Peterson, N.; Stecher, G.; Nei, M. & S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. **Molecular Biology and Evolution**, **28**(10): 2731-2739.
- Teixeira, G.M.; Fransozo, V.; Cobo, V.J. & C.M. Hiyodo. 2009. Population features of the spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associated with rocky-shore algae from southeastern Brazil. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, **4**(1): 87-95.
- Terossi, M. & F.L. Mantelatto. 2012. Morphological and genetic variability in *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Brazil and the Caribbean Sea. **Crustaceana**, **85**(6): 685-712.

- Thompson, J.D.; Higgins, D.G. & T.J. Gibson. 1994. Clustal W, improving position the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific, gap penalties and weight matrix choice. **Nucleic Acid Research**, **22**(22): 4673-4680.
- Tirelli, T.; Pessani, D.; Silvestro, D. and C. Tudge. 2008. Reproductive biology of Mediterranean hermit crabs: fine structure of spermatophores and spermatozoa of *Diogenes pugilator* (Decapoda: Anomura) and its bearing on a sperm phylogeny of Diogenidae. **Journal of Crustacean Biology**, **28**(3): 534-542.
- Tudge, C.C. 2009. Spermatozoal morphology and its bearing on decapod phylogeny. In: Martin, J.W.; Crandall, K.A. & D.L. Felder (Eds.). Decapod Crustacean Phylogenetics. Taylor and Francis/ CRC Press, Boca Raton. **Crustaceas Issues**, **18**: 101-119.
- Vasconcelos, M.A.; Mendes, T.C; Fortes W.L.S. & R.C. Pereira. 2009. Feeding and decoration preferences of the Epialtidae crab *Acanthonyx scutiformis*. **Brazilian Journal of Oceanography**, **57**(2): 137-143.
- Vélez, M.M. 1977. Distribucion y ecologia de los Majidae (Crustacea: Brachyura) en La region de Santa Marta, Colombia. **Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betin**, **9**: 109-140.
- Wenzel, J.W. 2002. **Phylogenetic analysis: the basic method**. In: DeSalle, R.; Giribet, G. & W. Wheeler (Eds.). Techniques in Molecular Systematics and Evolution. Basel; Boston, MA: Birkhäuser Verlag. 4-30.
- Wicksten, M.K. 1979. Decorating behavior in *Loxorhynchus crispatus* Stimpson and *Loxorhynchus grandis* Stimpson (Brachyura, Majidae). **Crustaceana**, (suppl.) **5**: 37-46.
- Wicksten, M.K. 1993. A review and a model of decorating behavior in spider crabs (Decapoda, Brachyura, Majidae). **Crustaceana**, **64**(3): 314-325.
- Wilson, R.P. 1987. Substrate selection and decorating behavior in *Acanthonyx petiveri* related to exoskeleton color (Brachyura, Majidae). **Crustaceana**, **52**(2): 135-140.
- Windsor, A. & D.L. Felder. 2009. Re-evaluation of species allied to *Mithrax hispidus* (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae) based on three mitochondrial genes. **Zootaxa**, **2302**: 61-68.
- Wu, S.-H.; Yu, H.-P. & P.K.L. Ng. 1999. *Acanthonyx formosa*, a new species of spider crab (Decapoda, Brachyura, Majidae) from seaweed beds in Taiwan. **Crustaceana**, **72** (2): 193-202.
- Yang, W. T. 1968. The zoeae, megalopa and first crab of *Epialtus dilatatus* (Brachyura, Majidae) reared in the laboratory. **Crustaceana**, (suppl.) **2**: 181-202.