

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

**ANA LUIZA VERA E SILVA**

**Revisão taxonômica do gênero *Isocheles* Stimpson, 1858 e *Loxopagurus* Forest, 1964  
(Decapoda, Anomura, Diogenidae) por dados morfológicos e moleculares**

**RIBEIRÃO PRETO – SP**

**2018**

**ANA LUIZA VERA E SILVA**

**Revisão taxonômica do gênero *Isocheles* Stimpson, 1858 e *Loxopagurus* Forest, 1964  
(Decapoda, Anomura, Diogenidae) por dados morfológicos e moleculares**

**Versão Original**

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

Orientador: Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto

**RIBEIRÃO PRETO – SP**

**2018**

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

Vera-Silva, Ana Luiza

Revisão taxonômica do gênero *Isocheles* Stimpson, 1858 e *Loxopagurus* Forest, 1964 (Decapoda, Anomura, Diogenidae) por dados morfológicos e moleculares. Ribeirão Preto, 2018.

86 f. : il. ; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Mantelatto, Fernando Luis Medina.

1. Paguroidea. 2. Chave de identificação. 3. América. 4. 16S. 5. COL. 6. H3.

VERA-SILVA, A. L. **Revisão taxonômica do gênero *Isocheles*, Stimpson 1858 e *Loxopagurus* Forest, 1964 (Decapoda, Anomura, Diogenidae) por dados morfológicos e moleculares.** 2018. 86 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Julgamento: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Julgamento: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Julgamento: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Julgamento: \_\_\_\_\_

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a meu orientador, Prof. Dr. Fernando Mantelatto, pela confiança em mim depositada para a realização deste trabalho e pelo incentivo e dedicação para cumprir este objetivo, desde os esforços em conseguir o material necessário, até a torcida pelo sucesso das PCRs. E também a todos os membros, ex-membros e agregados do Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos, amigos sempre dispostos a ajudar na rotina do laboratório e discutir os mais variados assuntos, científicos ou não.

Agradeço a CAPES (Ciências do Mar II Proc. 2005/2014 - 23038.004308/2014-14), pela concessão da bolsa de mestrado para a realização deste projeto.

Aos projetos que proporcionaram todo o apoio financeiro e logístico, direta ou indiretamente, para o desenvolvimento desta pesquisa junto ao LBSC, concedidos e/ou coordenados do Prof. Dr. Fernando Mantelatto: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) – Procs. No 1998/07454-5 e 2002/08178- 9 (Projetos Individuais de Pesquisa), 2010/50188-8 (Projeto Temático Biota), 2009/54931-0 (Projeto Coleções Científicas); à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Procs. No 315/2009 (Projeto Cooperação Internacional) e 2005/2014 - 23038.004308/201414 (Ciências do Mar II); ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) - Procs. 472746/2004-9, 471794/2006-6, 473050/2007-2, 471011/2011-8 (Edital Universal, Auxílio Individual a Pesquisa), 491490/2004-6, 490122/2006-0, 490353/2007-0 (Projetos Cooperação Internacional); 301359/2007-5, 302748/2010-5 (Produtividade em Pesquisa).

Ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (FFCLRP/USP), por todo apoio e suporte logístico.

Muito obrigada aos curadores e responsáveis pelas coleções de onde recebemos empréstimos de animais ou tecidos, ou buscamos informações a respeito de material das espécies de interesse. Pela atenção e indispensável ajuda agradeço Adam R. Wall, do Natural History Museum of Los Angeles County; Lily Berniker e Estefania Rodriguez, do American Museum of Natural History; Darryl L. Felder, da University of Louisiana at Lafayette Zoological Collection; Rafael Lemaitre, do National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; Ingo Wehrtmann, do Museo de Zoología da Universidad de Costa Rica; Manuel Ayón-Parente, da Universidad de Guadalajara; Laure Carbari, Paula Martin-Lefevre e Inmaculada Frutos, do Muséum National d'Histoire Naturelle; Adam Baldinger, do Museum of Comparative Zoology; Christina Piotrowski, da California Academy of Sciences; Karen van Dorp, do Naturalis Biodiversity Center; Paul Callomon, da Academy of Natural Sciences of Drexel University, Philadelphia; Irene Cardoso, do Museu Nacional do Rio de Janeiro; e Marcos Tavares, do Museu de Zoologia da USP, que também mediou empréstimos do Museum of Comparative Zoology e California Academy of Sciences. Pelo apoio aos empréstimos e análise de material em coleções do exterior agradeço imensamente Ana Francisca Tamburus Gomes, Raquel Buranelli e Tatiana Magalhães.

Agradeço a minha família e amigos pelo carinho, apoio e paciência sempre, seja nos períodos de calma ou tempestade.

## RESUMO

VERA-SILVA, A. L. **Revisão taxonômica do gênero *Isocheles* Stimpson, 1858 e *Loxopagurus* Forest, 1964 (Decapoda, Anomura, Diogenidae) por dados morfológicos e moleculares.** 2018. 86 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

Os gêneros *Isocheles* e *Loxopagurus* são endêmicos da América e ocorrem em águas tropicais e subtropicais. *Isocheles* é composto por cinco espécies, duas encontradas no Atlântico oeste (*I. sawayai* e *I. wurdemanni*) e três no Pacífico leste (*I. pilosus*, *I. pacificus*, e *I. aequimanus*). *Loxopagurus* é um gênero monotípico e ocorre apenas na costa sudeste da América do Sul. Estes dois gêneros são morfológicamente semelhantes, tendo como principal diferença a heteroquelia em *Loxopagurus* em contraste com a isoquelia de *Isocheles*. Há poucas informações na literatura sobre estes gêneros, e dúvidas quanto a seu status taxonômico foram recentemente ressuscitadas. Dessa forma este estudo visa elucidar as relações filogenéticas de *Isocheles* e *Loxopagurus* e avaliar a sua validade taxonômica. Para isso, foram realizadas análises moleculares utilizando os genes 16S rRNA, COI e H3, e análises morfológicas, buscando caracteres que facilitem a identificação destas espécies, bem como a contextualização de ambos os gêneros dentro da Família. Os tipos de *I. aequimanus* e *I. pilosus* foram perdidos e erros de identificação entre as espécies de *Isocheles* são bem comuns. Assim, foram propostos caracteres que delimitam de maneira clara estas espécies, como ornamentação e formato dos quelípodos e o número de dentes presentes no segundo segmento da antena. A proposição de neótipos não foi necessária, uma vez que não há problemas taxonômicos entre estas espécies que não puderam ser resolvidos com base nas descrições originais e desenhos. Um dos lotes de *I. wurdemanni* do Museum of Comparative Zoology foi identificado pelo presente estudo como o holótipo da espécie. *Isocheles* e

*Loxopagurus* se mostraram gêneros monofiléticos distintos, com base nos 3 marcadores utilizados, e grupos irmãos dentro de Diogenidae. Além disso, constatou-se que as espécies de *Isocheles* também formam grupos monofiléticos e uma nova espécie foi encontrada, divergindo tanto morfológica quanto molecularmente das demais. Assim, com base na morfologia, na topologia das árvores geradas e nas distâncias genéticas, conclui-se que, não somente os dois gêneros, mas também as espécies englobadas, são unidades taxonômicas distintas válidas.

Palavras-chave: Paguroidea. Chave de identificação. América. 16S. COI. H3.



## ABSTRACT

VERA-SILVA, A. L. **Taxonomic revision of the genus *Isocheles* Stimpson, 1858 and *Loxopagurus* Forest, 1964 (Decapoda, Anomura, Diogenidae) using morphological and molecular data.** 2018. 86 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

The genera *Isocheles* and *Loxopagurus* are endemic to America and occur in tropical and subtropical waters. There are five species of *Isocheles*, two of them are found in West Atlantic (*I. sawayai* and *I. wurdemanni*) and three are found in East Pacific (*I. pilosus*, *I. pacificus* and *I. aequimanus*). *Loxopagurus* is a monotypic genus and occurs only in southeast coast of South America. These two genera are morphologically similar, but the main difference between them is the heterochelia of *Loxopagurus*, while the chelipeds of *Isocheles* are similar in shape and size. There are few published information about these genera, and some doubts about their taxonomic status arised recently. Thus, this study aims to elucidate the phylogenetic relationship of *Isocheles* and *Loxopagurus* and evaluate their taxonomic validity. For that, molecular analyses were performed based on the genes 16S rRNA, COI and H3, as well as morphological analysis, seeking characters that facilitate the identification of these species, and that contextualize both genera in the family. The type specimens of *I. aequimanus* and *I. pilosus* were lost and identification errors are common between *Isocheles* species. Therefore, characters that clearly delimit these species were stated, as the ornamentation and shape of the chelipeds and the number of teeth in the second segment of the antenna. There was no need to designate neotypes, once there are no taxonomic problems between the species that could not be solved based on the original descriptions and illustrations. Also, we identified that one of the lots of *I. wurdemanni* from the Museum of Comparative Zoology is the holotype of the species. The analysis based on the three

molecular markers showed that *Isocheles* and *Loxopagurus* are two different monophyletic genera, and sister taxa among Diogenidae. We also verified that each one of the species of *Isocheles* are monophyletic, and found a new species that differs both molecular and morphologically from the others. Thus, based on the morphology, on the tree topology and on genetic divergences, we concluded that not only the two genera, but also the species that they encompass, are valid taxonomic units.

Keywords: Paguroidea. Identification key. America. 16S. COI. H3.

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>OBJETIVOS</b> .....	4
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	5
<b>Obtenção dos espécimes</b> .....	5
<b>Dados morfológicos</b> .....	5
<b>Dados moleculares</b> .....	6
Extração do DNA.....	6
Escolha dos marcadores.....	8
Amplificação do DNA.....	8
Purificação e sequenciamento.....	9
Edição das sequências.....	9
Análise filogenética.....	10
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	12
<b>Dados morfológicos</b> .....	12
Taxonomia.....	12
Considerações.....	43
<b>Dados moleculares</b> .....	46
<b><i>Isocheles</i> sp. nov.</b> .....	54
Chave de identificação para <i>Isocheles</i> .....	59
<b>CONCLUSÕES</b> .....	64
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	65

## INTRODUÇÃO

Os gêneros *Isocheles* STIMPSON, 1858 e *Loxopagurus* FOREST, 1964 fazem parte da família Diogenidae, ermitões com tendência à assimetria favorecendo o lado esquerdo (MCLAUGHLIN, 1983).

O gênero *Isocheles* engloba cinco espécies: *Isocheles pilosus* (HOLMES, 1900), *I. pacificus* (BOUVIER, 1907), *I. aequimanus* (DANA, 1852), *I. sawayai* FOREST; DE SAINT LAURENT, 1968, e *I. wurdemanni* STIMPSON, 1859, restritas à América, sendo as três primeiras encontradas na costa oeste e as demais na costa leste. Estes ermitões são encontrados em águas rasas, em regiões tropicais e subtropicais do continente (FOREST; DE SAINT LAURENT, 1968).

Há grande semelhança interespecífica entre *Isocheles*: *Isocheles pacificus* já foi considerada uma variação de *I. wurdemanni* (CHIRICHIGNO, 1970), e ambas são similares a *I. aequimanus*. Guzmán (2004) apresentou uma diagnose e propôs uma chave de identificação para *I. aequimanus*, além de confirmar a presença dessa espécie no Chile, antes considerada com distribuição desconhecida (FOREST; DE SAINT LAURENT, 1968). Forest e de Saint Laurent (1968) destacaram a semelhança existente entre *I. sawayai* e *I. wurdemanni*, corroborada por Nucci e Melo (2015), e sugeriram caracteres para diferenciá-las. Há sobreposição de ocorrência destas duas espécies na Venezuela, porém *I. sawayai* ocorre também no Brasil, enquanto *I. wurdemanni* ocorre no Golfo do México e Colômbia (PROVENZANO, 1959; FOREST; DE SAINT LAURENT, 1968; SÁNCHEZ; CAMPOS, 1978; MELO, 1999; MANTELATTO et al., 2006; NUCCI; MELO, 2015).

Já *Loxopagurus* é monotípico, apresentando como única espécie *Loxopagurus loxochelis* (MOREIRA, 1901), e é endêmico da costa sudeste atlântica. No Brasil é encontrada do Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul, e também ocorre no Uruguai e Argentina (MELO, 1999; MANTELATTO et al., 2004). Esta espécie pode co-ocorrer com *Isocheles*

*sawayai* em algumas áreas, mas aparentemente não há competição por recursos entre elas, uma vez que existem diferenças em sua distribuição espacial (STANSKI et al., 2016) e na ocupação de conchas (BIAGI et al., 2006; FANTUCCI et al., 2008; GALINDO et al., 2008; AYRES-PERES et al., 2012). *Isocheles sawayai* é encontrado em regiões costeiras, preferencialmente até 5 m de profundidade ou menos (FANTUCCI et al., 2009). Já *Loxopagurus loxochelis* é encontrado entre 12 e 30 m de profundidade (AYRES-PERES; MANTELATTO, 2008; FRANSOZO et al., 2008).

*Loxopagurus loxochelis* foi inicialmente descrito por Moreira (1901) como uma espécie de *Pagurus* Fabricius, 1775. Uma característica desse gênero é ter o flagelo da antena nu, no entanto, *L. loxochelis* apresenta cerdas longas nessa estrutura. Considerando esta diferença, Forest (1964) criou o gênero *Loxopagurus*, e realocou *Pagurus loxochelis* neste gênero. Além disso, análises morfológicas da carapaça, pedúnculos oculares e antenulares, e das peças bucais revelaram grande afinidade de *Loxopagurus* com *Isocheles* (FOREST, 1964). *Loxopagurus* é morfológicamente similar a *Isocheles*, sendo a relação entre os quelípodos a principal diferença entre estes gêneros, subiguais em tamanho e forma em *Isocheles* e bastante desiguais em *Loxopagurus* (FOREST, 1964; MELO, 1999).

Foi apontada por Moran (1984) a necessidade de estudos sobre o gênero *Isocheles*, e ainda hoje, apesar de estudos sobre ocupação de conchas e ecologia serem relativamente abundantes, são poucos os estudos sobre estes ermitões referentes a sistemática e taxonomia, não havendo trabalhos que comparem as cinco espécies do gênero. Em alguns casos, informações conflitantes dificultam a identificação das espécies de *Isocheles* e levantam dúvidas sobre o status taxonômico de *Loxopagurus*. Com base no gene mitocondrial 16S rRNA, Mantelatto et al. (2006) mostraram a separação de *Isocheles* e *Loxopagurus* em dois clados monofiléticos. Contudo, Nucci e Melo (2015) afirmaram que mais estudos envolvendo

estes dois gêneros são necessários, sob a possibilidade de *Isocheles* e *Loxopagurus* serem sinonimizados.

## **OBJETIVOS**

Considerando as semelhanças entre as espécies de *Isocheles* e *Loxopagurus*, este estudo visa elucidar as relações filogenéticas entre os dois gêneros, buscando suporte nas evidências moleculares e morfológicas que permitam a distinção mais clara destes táxons e a avaliação de seu status taxonômico.

Adicionalmente, objetivou-se verificar o posicionamento destes dois gêneros na família e as relações entre as espécies de *Isocheles*. Considerando a ausência de trabalhos que comparem estas cinco espécies, buscaram-se caracteres que permitam a distinção de todas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Obtenção dos espécimes**

Foram coletados espécimes ao longo da área de distribuição das espécies, e analisados exemplares depositados em coleções nacionais e internacionais – i.e. Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia (CCDB) da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo (FFCLRP/USP); Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); American Museum of Natural History (AMNH), Estados Unidos; National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Estados Unidos (USMN); Natural History Museum of Los Angeles County (NHM), Estados Unidos; University of Louisiana at Lafayette Zoological Collection, Estados Unidos (ULLZ); Museum of Comparative Zoology (MCZ), Harvard University, Estados Unidos; Museo de Zoología da Universidad de Costa Rica (MZUCR) e Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN-Paris), Paris, França – por meio de empréstimos e fotos.

A identificação prévia do material foi realizada com base nas características morfológicas diagnósticas das espécies (STIMPSON, 1859; FOREST, 1964; FOREST; DE SAINT LAURENT, 1968; MELO, 1999; GUZMÁN, 2004; WICKSTEN, 2012) e por comparações entre espécimes.

### **Dados morfológicos**

Foram analisados tamanho e formato do rostro, número de espinhos nas projeções laterais, relação entre largura e comprimento do escudo cefálico (CEC), entre região posterior da carapaça e CEC, intensidade do sulco em W no centro da porção distal do escudo cefálico, comprimento do pedúnculo ocular pelo CEC, número de dentes na escama ocular, tamanho e forma dos segmentos dos pedúnculos antenulares e antenais, número de dentes na escama



antenal, número de dentes no segundo segmento da antena, ornamentação dos quelípodos, relação entre comprimento e largura das quelas, relação dátilo/palma, quela/carpo, carpo/mero dos quelípodos, comparação da largura e comprimento entre quela esquerda e direita, relação dátilo/carpo, dátilo/própedo e carpo/mero do segundo e terceiro pereópodo, número de dentes no dátilo, própedo e carpo do quarto pereópodo, formato dos urópodes e número de dentes no telson.

### **Dados moleculares**

A obtenção de sequências nucleotídicas (extração, purificação, amplificação e sequenciamento) foi efetuada, em linhas gerais, com base em protocolos descritos por Schubart et al. (2000), com modificações descritas em Mantelatto et al. (2006 e 2007), além de outras visando a adequação ao material disponível.

#### **Extração do DNA**

Foram selecionados de cada lote, sempre que possível, espécimes de maior tamanho, e adultos. Os testemunhos genéticos, dos quais foram extraídas amostras de tecido para as análises e obtenção das sequências, foram depositados nas coleções de origem (Tabela 1).

O DNA genômico foi extraído do tecido muscular dos quelípodos dos exemplares selecionados. Dois tipos de extração foram empregados neste estudo: extração salina, e extração com resina Chelex<sup>®</sup> 100 (Chelating Ion Exchange Resin - Chelex) (ESTOUP et al., 1996), indicado para animais com pouco tecido disponível (WALSH et al., 1991; WANG; WANG, 2012).

Extração salina: o tecido foi incubado por 24 h em 600 µL de tampão de lise a 55 °C com adição de 200 µL de Proteinase K (Thermo Scientific) (~500 µg/ml). Após este procedimento, 200 µL de acetato de amônio (7,5 M) foram adicionados e a amostra foi centrifugada a 14.000 rpm por 10 minutos a 18 °C. O sobrenadante foi coletado e transferido

para um eppendorf contendo 600  $\mu$ L de isopropanol. A amostra resultante foi centrifugada a 14.000 rpm por 10 minutos a 18 °C, e mantida no freezer a -20 °C. Após 24 a 48 h a amostra foi centrifugada novamente a 14.000 rpm por 10 minutos a 18 °C e o sobrenadante foi descartado. O resíduo (pellet) resultante foi lavado com etanol 70%, seco e ressuspendido em 20  $\mu$ L de tampão TE 1x.

**Tabela 1 – Localidade, número de tombo e número no GenBank dos espécimes utilizados nas análises moleculares.**

Espécie	Localidade	N° de tombo	Sequências obtidas*		
			16S	COI	H3
<i>Isocheles pacificus</i>	Equador	USNM 1277887			x
	Magdalena, México	NHM 1972-1		x	x
	Magdalena, México	NHM 1972-1	x		x
<i>Isocheles pilosus</i>	San Pedro, Califórnia, Estados Unidos	NHM 75-1	x	x	x
	San Diego, Califórnia, Estados Unidos	NHM 1242-41	x	x	x
<i>Isocheles sawayai</i>	Santos, São Paulo, Brasil	CCDB 2487	x		
	São Francisco do Sul, Santa Catarina, Brasil	CCDB 3054	x	x	x
	Praia do Mucuripe, Ceará, Brasil	MNRJ 181			x
	São Francisco do Sul, Santa Catarina, Brasil	CCDB 5768	x	x	x
	Guarujá, São Paulo, Brasil	CCDB 1683	x	x	x
	Caraguatatuba, São Paulo, Brasil	CCDB 1690	x	x	x
	Isla Margarita, Venezuela	CCDB 1183	x	x	x
	Isla Margarita, Venezuela	CCDB 1183	x	x	x
<i>Isocheles sp. nov.</i>	Golfo de Nicoya, Costa Rica	UCR 2270-03	x		x
<i>Isocheles wurdemanni</i>	Off Galveston, Texas, Estados Unidos	USNM 1277884			x
	Texas, Estados Unidos	MCZ 532			x
<i>Loxopagurus loxochelis</i>	Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil	MZUSP 4666			x
	Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina	CCDB 857		x	x
	São José do Norte, Rio Grande do Sul, Brasil	MNRJ 1600			x
	Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina	CCDB 1180		x	x
	São Francisco do Sul, Santa Catarina, Brasil	CCDB 5769		x	x
	Cananéia, São Paulo, Brasil	CCDB 3240	x	x	x
	Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina	CCDB 764	x		
	GEDIP, Rio Grande do Sul, Brasil	MZUSP 4688			x
	GEDIP, Rio Grande do Sul, Brasil	MZUSP 4675			x
	Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil	MZUSP 4645			x

\*Todas foram submetidas ao GenBank, porém os números de acesso não foram disponibilizados antes da impressão desta dissertação.

Extração com Chelex: o tecido foi levado ao banho seco em um tubo tipo eppendorf com a tampa aberta até que o álcool evaporasse. Foram adicionados a cada tubo 200  $\mu$ L de

solução de Chelex 5% e 10 µL de proteinase K (20 mg/ml). As amostras foram homogeneizadas no vortex e, em seguida, mantidas em banho seco a 55 °C até que o tecido fosse completamente digerido. Após inativação da proteinase K, as amostras foram centrifugadas a 14.000 rpm a 18 °C por 3 min e o sobrenadante foi transferido para novos tubos.

A concentração de DNA extraído foi medida em espectrofotômetro NanoDrop® 2000/2000c (Thermo Fisher Scientific, Wilmington, DE, USA) com absorvância de 260 nm (Negri et al., 2014).

#### Escolha dos marcadores

Foram analisados fragmentos dos genes 16S, COI e H3. O gene mitocondrial 16S apresenta uma combinação de regiões conservadas e variáveis, sendo este um dos motivos de sua ampla utilização com sucesso em estudos de reconstrução filogenética, incluindo crustáceos decápodes (FRANCISCO; GALETTI JUNIOR, 2005; CARVALHO et al., 2013; TIMM; BRACKEN-GRISSOM, 2015). Ele é um gene estrutural não codificante e mais conservado (SCHUBART et al., 2000). Os genes 16S e COI são marcadores capazes de distinguir variações no âmbito específico. O gene mitocondrial COI é menos conservado, podendo ser utilizado para mapear a estrutura e a variabilidade genética entre populações de uma espécie (HARRISON, 2004; FRANCISCO; GALETTI JUNIOR, 2005; LIU et al., 2007; NEGRI et al., 2012). O gene nuclear codificador de proteína H3 é bastante conservado, e mostra níveis moderados de divergência entre espécie de decápodes, sendo utilizado para o estudo de relações filogenéticas intergenéricas (COLGAN et al., 1998; TOON et al., 2009).

#### Amplificação do DNA

Fragmentos dos genes mitocondriais 16S rRNA (L2 – TGC CTG TTT ATC AAA AAC AT e H2 – AGA TAG AAA CCA ACC TGG), citocromo c oxidase subunidade I – COI (COL6b – ACA AAT CAT AAA GAT ATY GG e COH6 – TAD ACT TCD GGR TGD

CCA AAR AAY CA) e histona 3 – H3 (H3af – ATG GCT CGT ACC AAG CAG ACV GC e H3ar – ATA TCC TTR GGC ATR ATR GTG AC) foram amplificadas por meio de técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction). Os produtos de PCR foram obtidos em reação de 25 µL contendo 4,5 µL de água deionizada, 5 µL de Betaína 5M, 3 µL de PCR Buffer 10x, 3 µL de MgCl<sub>2</sub> 25 mM, 4 µL de DNTPs, 2 µL de BSA 1%, 2 µL de primers (1 µL de cada), 0,5 µL de Taq DNA Polimerase recombinante (Thermo Scientific) (5 U/µL) e 1 µL de DNA.

A amplificação foi realizada em termociclador Veriti 96 Well Thermal Cycler<sup>®</sup> (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA), com os seguintes ciclos termais: desnaturação inicial de 5 min a 95 °C; pareamento por 40 ciclos: 45 s a 95 °C, 45 s a 48-54 °C, 1 min a 72 °C; extensão final de 3 min a 72 °C para 16S rRNA; desnaturação inicial de 2 min a 94 °C; pareamento por 40 ciclos: 30 s a 94 °C, 30 s a 46-48 °C, 1 min a 72 °C; extensão final de 10 min a 72 °C para COI; e desnaturação inicial de 5 min a 94 °C; pareamento por 40 ciclos: 30 s a 94 °C, 30 s a 48-58 °C, 1 min a 72 °C; extensão final de 10 min a 72 °C para H3. O produto de PCR foi observado em eletroforese com gel de agarose 1,5% com GelRed<sup>™</sup>.

#### Purificação e sequenciamento

A etapa de purificação foi realizada por meio do kit SureClean Plus<sup>®</sup> (Bioline Reagents, London, UK). O sequenciamento das amostras deu-se em sequenciador automatizado ABI 3730 XL DNA<sup>®</sup> (Genetic Analyzer - Applied Biosystems) no Departamento de Tecnologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (FCAV-UNESP), por meio do kit de reação ABI Big Dye<sup>®</sup> Terminator Mix (Applied Biosystems).

#### Edição das sequências

O sequenciamento de ambas as fitas (senso e antisenso) foi realizado para um maior grau de confiabilidade das sequências obtidas. A edição das sequências de cada fita e a construção da sequência consenso foram feitas no software BioEdit v7.0.5 (HALL, 2005). O

alinhamento das sequências foi feito pelo software MAFFT v7.158 (KATO; STANDLEY, 2013).

#### Análise filogenética

Como grupo externo, foram utilizadas sequências de Paguridae (*Pagurus heblingi*, *Pagurus pollicaris* e *Pagurus prideaux*) e Parapaguridae (*Sympagurus acinops* e *Sympagurus pictus*) disponíveis no GenBank. Também foram extraídas do GenBank e incorporadas nas análises algumas sequências de 16S de *L. loxochelis*, *I. pilosus* e *I. wurdemanni* e sequências de 16S, COI e H3 de Diogenidae (*Aniculus aniculus*, *Areopaguristes hewatti*, *Calcinus tibicen*, *Ciliopagurus galzini*, *Clibanarius antillensis*, *Clibanarius vittatus*, *Dardanus lagópodes*, *Diogenes pugilator*, *Paguristes puncticeps*, *Paguropsis typica*, *Petrochirus diogenes*, *Strigopagurus poupini* e *Tetralobiste weddellii*) e Coenobitidae (*Coenobita perlatus* e *Coenobita violascens*) (Tabela 2).

As estimativas de divergência genética não corrigida (p-distance) foram realizadas com o programa MEGA 6 (TAMURA et al., 2011). A seleção estatística de modelos de substituição de nucleotídeos foi realizada no software jModelTest v2.1.4 (DARRIBA et al., 2012) e os modelos de substituição de nucleotídeos utilizados foram selecionados pelo Critério de Informação Akaike (AIC). Foram realizadas análises bayesianas no programa MrBayes v3.2.2 (RONQUIST et al., 2012) com base nos parâmetros fornecidos pelo jModelTest. As análises foram finalizadas ao atingir desvio padrão médio entre duas simulações menor que 0,01, o que ocorreu entorno de  $10^6$  gerações para matrizes de marcadores individuais e  $10^7$  para a matriz concatenada. O primeiro quarto dos parâmetros e árvores foram descartados e apenas nós com probabilidade *a posteriori* maior ou igual a 50% foram mantidos.

Análises de máxima verossimilhança foram realizadas no programa RAxML (7.6.3) (Stamatakis, 2006), implementado na plataforma CIPRES (“Cyberinfrastructure for

Phylogenetic Research”; <http://www.phylo.org>). A consistência das topologias foi medida pelo método bootstrap (1000 pseudorepetições), apenas valores maiores que 50% foram considerados e o modelo de substituição utilizado foi GTR+ $\Gamma$ +I, inerente ao software.

**Tabela 2 – Sequências extraídas do GenBank.**

Espécie	N° GenBank		
	16S	COI	H3
<b>Diogenidae</b>			
<i>Aniculus aniculus</i>		EF683578	
<i>Areopaguristes hewatti</i>	KF182535		KF182734
<i>Calcinus tibicen</i>	DQ369940	FJ620372 FJ620319	FJ620469 FJ620470
<i>Ciliopagurus galzini</i>	EU334654	EF683570	EU334643
<i>Clibanarius antillensis</i>	DQ369941 KF182529		KF182693
<i>Clibanarius vittatus</i>		KM101462	
<i>Dardanus lagopodes</i>	EU334646	LN908210	FJ620492
<i>Diogenes pugilator</i>		KT209297	
<i>Isocheles pilosus</i>	AF436057		
<i>Isocheles wurdemanni</i>	DQ369936 KF182530		
<i>Loxopagurus loxochelis</i>	DQ369939		
<i>Paguristes puncticeps</i>	KF182538		KF182727
<i>Paguroopsis typica</i>		KM043478	
<i>Petrochirus diogenes</i>	DQ369942		KF182719
<i>Strigopagurus poupini</i>	EU334656	EU334658	EU334645
<b>Coenobitidae</b>			
<i>Coenobita perlatus</i>	LC065461	HQ241545	HQ241557
<i>Coenobita violascens</i>	KJ132519	AB998664	KJ133074
<b>Paguridae</b>			
<i>Pagurus heblingi</i>			JQ805796
<i>Pagurus pollicaris</i>	KT959522	KU906009	KF182737
<i>Pagurus prideaux</i>	JN107615	JQ306027	
<b>Parapaguridae</b>			
<i>Sympagurus acinops</i>	KF182526		KF182701
<i>Sympagurus pictus</i>	KF182525		KF182700

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Dados morfológicos

Foram analisados 52 indivíduos de *Isocheles*, sendo 5 de *I. aequimanus*, 15 de *I. pacificus*, incluindo o lectótipo, 7 de *I. pilosus*, 22 de *I. sawayai*, incluindo o holotipo, 3 de *I. wurdemanni* e 30 de *L. loxochelis*, incluindo o holotipo.

### Taxonomia

#### **Família Diogenidae ORTMANN, 1892**

#### **Gênero *Isocheles* STIMPSON, 1858**

Espécie tipo: *Isocheles aequimanus* (DANA, 1852)

#### ***Isocheles aequimanus* (DANA, 1852)**

(Figs. 1, 17A, 18A e 19A)

*Bernhardus aequimanus* DANA, 1852: 445, pl. 27, fig. 6.

*Isocheles aequimanus* – STIMPSON, 1858: 73; – RATHBUN, 1910:596.

*Isocheles equimanus* – PORTER, 1935: 136.

*Isocheles aequimanus* – HAIG, 1955: 16; – GUZMÁN, 2004: 129, fig. 1;– MCLAUGHLIN et al., 2010: 22.

Material tipo: Valparaíso, Chile. Este material foi coletado durante a U.S. Exploring Expedition, da qual James D. Dana fez parte, a bordo da embarcação “Peacock” (SMITHSONIAN LIBRARIES, sem data). Contudo, a volumosa coleção de espécimes a bordo do “Peacock”, incluindo o material coletado em Valparaíso (WILKES, 1844), foi perdida durante seu naufrágio na foz do rio Columbia, em 1841. Apesar da perda de cerca de 900 espécies, sendo 50 destas pertencentes aos Anomura e várias espécies novas, resultado de duas temporadas de coleta na região tropical do Pacífico (DANA, 1853; POUPIN, 1996;

MENDEZ et al., 2017), a tripulação, incluindo Dana e suas anotações, sobreviveram ao desastre (BORDWELL, 1991). Dessa forma, uma breve descrição e uma ilustração detalhada é o que restou do material tipo de *I. aequimanus* (DANA, 1852).

Material analisado: Playa Chapas, Caldera, Chile, col. Guillermo Guzmán, 5 ♀, CEC 3,90 mm, 4,20 mm, 4,22 mm, 4,55 mm e 4,60 mm, col. Guzmán (CCDB 1807).

Diagnose: rostró curto, triangular, de mesmo tamanho que as projeções laterais; largura do escudo cefálico semelhante ao comprimento, com cerdas e pequenos espinhos, laterais paralelas; sulco pós-frontal transverso em W, com vértices arredondados; 6 a 8 dentes na margem interna do segundo segmento da antena; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal; quelípodos iguais ou subiguais; quelas oblongas; lateral externa da quela convexa; tubérculos arredondados, cerdas curtas e esparsas na superfície dorsal das quelas; uma fileira de espinhos em cada lateral das quelas, cerdas mais longas e em maior número nas laterais; 6 a 10 espinhos na superfície dorsolateral do mero dos quelípodos, na extremidade distal, próximos à crista dorsal.

Descrição: Rostro curto, triangular, de tamanho semelhante às projeções laterais; projeções laterais pouco proeminentes, cada uma apresenta 1 ou 2 espinhos; escudo cefálico de largura semelhante ao comprimento (relação largura/comprimento entre 0,93 e 0,98); região anterior da carapaça entre o rostró e as projeções laterais côncava; sulco pós-frontal transverso em forma de W, no centro da porção distal do escudo cefálico, com quinas arredondadas, pode haver descontinuidade no centro do W; margens anterolaterais levemente inclinadas; laterais paralelas, levemente convexas; sulco cervical profundo; tufo de cerdas com pequenos espinhos na base espalhados pelo escudo cefálico; região posterior da carapaça de 0,92 a 1,03 vezes o comprimento do escudo cefálico. Pedúnculos oculares cilíndricos, mais curtos que o comprimento do escudo cefálico (relação pedúnculo/escudo cefálico entre 2/3 e 3/4), delgados, ligeiramente inflados na base, córneas pequenas, de mesma largura que os



pedúnculos oculares; 3 ou 4 dentes na escama ocular, escama triangular com margem íngreme (Fig. 19A). Pedúnculos antenulares ultrapassando ligeiramente a córnea ou com tamanho muito semelhante aos pedúnculos oculares; seguimentos com cerdas esparsas dorsalmente; palpo no último seguimento, com  $\frac{2}{3}$  do comprimento do flagelo antenular; flagelo antenular curto, alcança até a metade do carpo dos quelípodos, muitas cerdas na região ventral. Pedúnculos antenais não ultrapassam a córnea; fileira de dentículos na margem distal do primeiro segmento; margem latero-distal do segundo segmento arredondada, com 6 a 8 dentes, um forte espinho com cerdas na lateral externa distal, pode apresentar um segundo espinho menor (Fig. 18A); projeção na face ventral do terceiro seguimento, alcança até o ápice do quarto segmento; quarto e quinto seguimentos desarmados, com cerdas esparsas; flagelo antenal mais longo que o antenular, alcança até o ápice da palma dos quelípodos; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal, uma em cada lateral do ápice; escama antenal alcança metade do último segmento, com espinho terminal, 8 a 11 espinhos laterais, várias cerdas mais longas que os espinhos.

Quelípodos: iguais ou subiguais; quelas oblongas, lateral externa convexa do início da palma ao final do dedo fixo; quela esquerda até 1,07 vezes maior que a direita em comprimento e 1,04 vezes em largura; comprimento das quelas de 1,54 a 1,65 vezes a largura, comprimento do dátilo de 0,63 a 0,78 vezes o da palma; dedos terminando em uma forte unha, se sobrepõem quando fechados, tubérculos por toda a face cortante e superfície da quela; superfície dorsal da quela pode apresentar três fileiras de tubérculos, pouco mais proeminentes do que os demais; quela de 1,15 a 1,21 vezes o carpo; carpo de tamanho semelhante ao mero (relação carpo/mero de 1,08 a 1,18); uma fileira de espinhos bem pronunciados na crista dorsal do carpo, coberta por cerdas longas; tubérculos e poucas cerdas na superfície dorsolateral do carpo (Fig. 17A); pequenos espinhos na metade distal da crista dorsal do mero, aumentam tamanho gradualmente; geralmente 6, mas até 10 espinhos na

superfície dorsolateral do mero, posicionados distalmente, próximos à crista dorsal, separados por um sulco transversal da margem distal do mero, uma fileira de espinhos na margem distal. Segundo pereópodo: dáctilo de 1,46 a 1,73 vezes o própodo, de 1,80 a 2,03 vezes o carpo; carpo de tamanho semelhante ao mero (entre 0,94 e 1,03 o comprimento do mero). Terceiro pereópodo: dáctilo de 1,44 a 1,92 vezes o própodo, de 2,08 a 2,27 vezes o carpo; carpo de tamanho semelhante ao mero (entre 1,00 e 1,06 vezes o mero). Segundo e terceiro pereópodos delgados e longos; dáctilo curvado ventralmente, levemente torcido, ultrapassa os quelípodos, duas fileiras de cerdas ventrolaterais, unha córnea no ápice, própodo coberto por dentículos, poucas cerdas na região dorsal, cerdas mais longas no terço proximal da região ventral; fileira de espinhos na crista dorsal do carpo e do mero, cerdas nas superfícies dorsal e ventral. Quarto pereópodo subquelado; processo preungual no dáctilo, 1 ou 2 espinhos na margem interna; raspador propodal bem desenvolvido, várias fileiras de escamas na superfície do dedo fixo, 1 a 3 espinhos na palma; fileira de 5 a 8 espinhos na crista dorsal do carpo; cerdas em todos os segmentos. Quinto pereópodo quelado, cerdas longas, predominantes na face dorsal, mais concentradas no ápice; raspador propodal na face ventral de todo o dedo fixo e dáctilo.

Quatro pleópodos ímpares no abdome, cobertos por muitas cerdas plumosas; exopodito longo e endopodito pequeno nos machos; exopododito e endopodito longos nas fêmeas.

Telson assimétrico, lado esquerdo maior que o direito, com nítida fissura mediana, superfície dorsal globular lisa, lobos anteriores com cerdas laterais; margem esquerda com 6 a 8 espinhos mais pronunciados e um menor; margem direita com 2 ou 3 espinhos, cerdas por toda a margem. Urópodes assimétricos; esquerdo com dois lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsoproximal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior; urópode direito bem reduzido, com 3 lobos, cada um com várias fileiras

de escamas córneas formando um raspador na face dorsal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior.

Fêmeas: gonóporos nas coxas do terceiro par de pernas ambulatórias, lisos, sem cerdas. Machos: gonóporos nas coxas do quinto par de pernas ambulatórias, margens com cerdas.

Distribuição: Playa Chipana, Iquique; Puerto Viejo, Copiapó, Chile (GUZMÁN, 2004); Valparaíso (DANA, 1852).

Observações: Diferentemente das demais espécies de *Isocheles*, *I. aequimanus* apresenta entre 6 e 8 dentes distribuídos em forma de leque pela margem interna do segundo segmento da antena, a superfície dorsal das quelas pode apresentar três fileiras de tubérculos, porém não muito mais proeminentes do que os demais, as cerdas presentes nas quelas são mais longas e concentradas nas laterais e há espinhos na superfície dorsolateral do mero dos quelípodos.

Existem dúvidas sobre a ocorrência da espécie em Valparaíso, uma vez que, após a descrição da espécie, não há registro de exemplares coletados nesta localidade (HAIG, 1955).



Figura 1 – *Isocheles aequimanus*, vista dorsal (CCDB 1807). Fonte: Vera-Silva (2018).

***Isocheles pacificus* BOUVIER, 1907**

(Figs. 2, 17B, 18B e 19B)

*Isocheles wurdemanni pacificus* BOUVIER, 1907: 115, figs. 2 e 3; – RATHBUN, 1910: 596; – CHIRICHIGNO, 1970: 27; – KAMEYA et al., 1998: 94.

*Isocheles pacificus* – FOREST, 1964: 291, fig. 2; – WESTERVELT, 1967: 61, fig. 24; – SNYDER-CONN, 1980: 280; – HENDRICKX; HARVEY, 1999: 369; – MCLAUGHLIN et al., 2010: 22; – MOSCOSO, 2012: 90.

Material tipo: Paita, Peru. Lectótipo: Museu Nacional de História Natural de Paris (MNHN-IU-2008-14965). Material analisado (CEC 7,5 mm).

Material analisado: Puerto San Carlos, Magdalena Bay, México, 03/11/1971, R/V Searcher Sta. 292, id. Mary K. Wicksten, 2 ♂, CEC 6,45 mm e 6,78 mm, 1 ♀, CEC 6,37 mm (NHM 1972-1); Guerrero, Acapulco, México, 26/01/1860, col. Agassiz, A., 3 ♂, CEC 5,7 mm, 6,18 mm e 6,57 mm (MCZ 1126); Barranca, Puntarenas, Costa Rica, 24/05/1968, 3 ♂, CEC 5,1 mm, 6,19 mm e 6,6 mm (MZUCR 1523); Venado Island, Panama, 31/12/1963, col. Bayer, F. M. e Chester, R., 1 ♂, CEC 6,7 mm, 1 ♀, CEC 6,6 mm (MNHN-Paris IU-2016-9701); Cueva Bay, Askoy Station 93, Colombia, 11/05/1941, R/V Askoy Expedition, 3 ♀, CEC 3,96 mm, 4,25 mm e 4,25 mm (AMNH 12786).

Diagnose: rostro curto, triangular, de mesmo tamanho que as projeções laterais; largura do escudo cefálico semelhante ao comprimento, com cerdas e pequenos espinhos, laterais paralelas; sulco pós-frontal transverso em W, com vértices arredondados; 1 a 3 pequenos espinhos na margem interna do segundo segmento da antena; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal; quelípodos iguais ou subiguais; quelas oblongas; lateral externa da quela convexa; tubérculos e cerdas longas na quela, fileiras de espinhos nas laterais, 3 fileiras de pequenos espinhos na face dorsal; tubérculos e cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos menores que os da crista dorsal.

Descrição: Rostro curto, triangular, de tamanho semelhante às projeções laterais, sem ultrapassá-las; 1 a 4 pequenos espinhos em cada uma das projeções laterais; escudo cefálico de largura semelhante ao comprimento (relação largura/comprimento entre 0,91 e 1,00); região anterior da carapaça entre o rostro e as projeções laterais côncava; sulco pós-frontal transversal em forma de W, no centro da porção distal do escudo cefálico, com vértices arredondadas, pode apresentar descontinuidade no centro do W; margens anterolaterais levemente inclinadas; laterais paralelas, levemente convexas; sulco cervical profundo; tufo de cerdas com pequenos espinhos na base distribuídos pelo escudo cefálico; região posterior da carapaça entre 0,79 e 1,30 o comprimento do escudo cefálico. Pedúnculos oculares cilíndricos, mais curtos que o comprimento do escudo cefálico (relação pedúnculo/escudo cefálico entre 2/3 e 4/5), delgados, ligeiramente inflados na base; córneas pequenas, de mesma largura que os pedúnculos oculares; 3 a 7 dentes na escama ocular, triangular com margem íngreme (Fig. 19B). Pedúnculos antenulares ultrapassam a córnea; seguimentos com cerdas esparsas dorsalmente; palpo no último seguimento, com 2/3 do comprimento do flagelo antenular; flagelo antenular curto, alcança até o início do carpo dos quelípodos, muitas cerdas na região ventral. Pedúnculos antenais de mesmo tamanho que os oculares, não ultrapassam a córnea; fileira de dentículos na margem distal do primeiro segmento; margem latero-distal do segundo segmento arredondada, com 1 a 3 pequenos espinhos, 1 a 3 espinhos na lateral externa distal, um deles mais forte (Fig. 18B); projeção na face ventral do terceiro seguimento, alcança até o ápice do quarto segmento; quarto e quinto seguimentos com cerdas esparsas; flagelo antenal mais longo que o antenular, alcança até metade da palma dos quelípodos; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal, uma em cada lateral do ápice; escama antenal alcança o início do último segmento, com espinho terminal, 5 a 10 espinhos laterais, várias cerdas e espinhos espalhados pela escama.

Quelípodos: iguais ou subiguais; quelas oblongas, lateral externa convexa do início da palma ao final do dedo fixo; quela esquerda até 1,22 vezes maior que a direita em comprimento e 1,26 vezes em largura; comprimento da quela esquerda entre 1,35 e 1,73 a largura; comprimento da quela direita entre 1,66 e 1,75 a largura; dedos de 0,62 a 0,83 vezes o comprimento da palma; fileiras de espinhos nas margens laterais da palma, 3 fileiras de pequenos espinhos na face dorsal, diminuem em direção aos dedos; tubérculos e cerdas longas na quela, mais abundantes na face dorsal, mais esparsos em direção à face ventral; dedos terminando em uma forte unha, se sobrepõem quando fechados; tubérculos por toda a face cortante; quela entre 1,21 e 1,48 vezes o comprimento do carpo; carpo entre 0,83 e 1,13 o comprimento do mero; uma fileira de espinhos na crista dorsal do carpo; tubérculos e cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos, menores que os da crista dorsal (Fig. 17B); pequenos espinhos na metade distal da crista dorsal do mero, aumentam de tamanho gradualmente; longas cerdas na crista dorsal e superfície ventral do mero. Segundos pereópodos: dáctilo de 1,47 a 1,73 vezes o comprimento do própodo e de 1,63 a 2,26 o carpo; carpo de 0,80 a 0,96 o comprimento do mero. Terceiros pereópodos: dáctilo de 1,55 a 1,92 vezes o comprimento do própodo e de 1,83 a 2,47 vezes o carpo; carpo de 0,88 a 1,08 vezes o mero. Segundo e terceiro pereópodos delgados e longos; dáctilo curvado ventralmente, levemente torcido, ultrapassa os quelípodos, com duas fileiras de cerdas ventrolaterais, ápice com unha córnea, dentículos e poucas cerdas na região dorsal e no terço proximal da região ventral do própodo; dentículos na superfície dorsal e laterais do carpo e do mero, cerdas esparsas nas superfícies dorsal, mais concentradas ventralmente. Quarto pereópodo subquelado; processo preungual no dáctilo, até 3 espinhos na margem interna e até 2 na externa; raspador propodal bem desenvolvido, várias fileiras de escamas na superfície do dedo fixo, até 5 espinhos na palma; 4 a 12 espinhos na crista dorsal do carpo; cerdas em todos os segmentos, mais longas e concentradas dorsalmente. Quinto pereópodo

quelado, cerdas longas, predominantes na face dorsal, mais concentradas no ápice; raspador propodal na face ventral de todo o dedo fixo e dátilo.

Quatro pleópodos ímpares no abdome, cobertos por muitas cerdas plumosas; exopodito longo e endopodito pequeno nos machos; exopododito e endopodito longos nas fêmeas.

Telson assimétrico, lado esquerdo maior que o direito, nítida fissura mediana, superfície dorsal globular lisa, lobos anteriores com longas cerdas laterais; entre 7 e 12 espinhos na margem esquerda; entre 3 e 10 espinhos na margem direita; cerdas por todo o contorno. Urópodes assimétricos; esquerdo com dois lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsoproximal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior; urópode direito bem reduzido, com 3 lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior.

Fêmeas: gonóporos nas coxas do terceiro par de pernas ambulatórias, lisos, sem cerdas. Machos: gonóporos nas coxas do quinto par de pernas ambulatórias, margens com cerdas.

Distribuição: Norte do Golfo da Califórnia (México), possivelmente Equador (KAMEYA et al., 1998), e Paita (Peru) (BOUVIER, 1907).

Observações: *I. pacificus* foi inicialmente descrito como uma variação de *I. wurdemanni* e, apesar de muito semelhantes, *I. pacificus* diferencia-se desta espécie por apresentar espinhos pontiagudos nas laterais e em 3 fileiras na face dorsal da palma dos quelípodos, e pelo formato do sulco em W no escudo cefálico, com vértices arredondado e podendo apresentar uma interrupção no centro. Habita zonas inter e subtidal de substrato arenoso, em galerias (SNYDER-CONN, 1980). Westervelt (1967) e Snyder-Conn (1980)

afirmaram que *I. pacificus* apresenta duas listras dorsais escuras em cada pedúnculo ocular, mas elas não foram visualizadas em animais preservados em álcool 80%.



Figura 2 – *Isocheles pacificus*, vista dorsolateral (UCR 1523). Fonte: Vera-Silva (2018).

***Isocheles pilosus* (HOLMES, 1900)**

(Figs. 3, 17C, 18C e 19C)

*Holopagurus pilosus* HOLMES, 1900: 154; – ALCOCK, 1905:163; – SCHMITT, 1921:127, pl. 17, fig. 2.

*Isocheles pilosus* – FOREST, 1964: 294; – HAIG; HOPKINS; SCANLAND, 1970: 17; – HAIG; WICKSTEN, 1975: 102; – WICKSTEN, 1979:100; – RICKETTS et al., 1985: 336, fig. 262; – WICKSTEN, 1988: 321; – MANTELATTO et al., 2006; – HENDRICKX et al., 2008: 18; – WICKSTEN, 2008: 204; – AYÓN-PARENTE; HENDRICKX, 2010; – MCLAUGHLIN et al., 2010: 22.

Material tipo: coletado em San Diego, Califórnia. Coleção de Universidade da Califórnia (HOLMES, 1900). Material não encontrado. Coleções de crustáceos da Califórnia,



como a do Natural History Museum of Los Angeles County e da California Academy of Sciences, bem como de outros grandes museus dos Estados Unidos e da Europa (Smithsonian Institution, Museum of Comparative Zoology, Natural History Museum-London e Muséum National d'Histoire Naturelle-Paris) foram consultadas, porém o tipo de *I. pilosus* não foi encontrado, apesar de inúmeros esforços dos respectivos curadores (Adam Wall – NHM, Christina Piotrowski – CAS, Rafael Lemaitre – USMN, Adam Baldinger – MCZ, Laure Corbari – MNHN-Paris) e consultas a bancos de dados online.

Material analisado: Elkhorn Slough, Califórnia, Estados Unidos, 1950, 1 ♂, CEC 8,7 mm (AMNH 12835); Venice, Califórnia, Estados Unidos, 9/12/1912, col. Schmitt, W. L., 1 ♂, CEC 10,3 mm (MNHN-Paris IU-2016-9702); Cabrillo Beach, San Pedro, Califórnia, 13/03/1976, col. Mary K. Wicksten, 1 ♂, CEC 10,84 mm (NHM 75-1); Cabrillo Beach, San Pedro, California, Estados Unidos, 1979, col. Wicksten, M. K., 1 ♂, CEC 10,1 (MNHN-Paris IU-2016-9706); San Diego Bay Anchorage, Califórnia, 23/02/1941, 2 ♂, CEC 3,95 mm e 5,90 mm (NHM 1242-41); Ilhas Sandwich(?), 1875, col. Ballieu, 1 ♀, CEC 8,1 (MNHN-Paris IU-2016-9881).

Diagnose: rostro curto, triangular, não ultrapassa projeções laterais; largura do escudo cefálico semelhante ao comprimento, com cerdas e pequenos espinhos, laterais paralelas; sulco pós-frontal transversal em W, com vértices arredondados; 1 ou 2 pequenos espinhos na margem interna do segundo segmento da antena; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal; quelípodos iguais ou subiguais; quelas oblongas; abaulamento na base da quela; estreitamento na base dos dedos dos quelípodos; espinhos, tubérculos e cerdas longas na quela, fileiras de espinhos nas laterais, 3 fileiras de espinhos na face dorsal; tubérculos e cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos tão proeminentes quanto os da crista dorsal.

Descrição: Rostro curto, triangular, não ultrapassa as projeções laterais; projeções laterais pouco proeminentes; cada uma com 1 pequeno espinho; escudo cefálico de largura semelhante ao comprimento (relação largura/comprimento entre 0,91 e 1,03); região anterior da carapaça entre o rostro e as projeções laterais côncavas; sulco pós-frontal transverso em forma de W, no centro da porção distal do escudo cefálico, com vértices arredondados, pode apresentar descontinuidade no centro do W; margens anterolaterais levemente inclinadas; fileira transversal de pequenos espinhos e cerdas, do ponto mais distal da margem lateral até pouco antes da sulco em W; laterais paralelas, levemente convexas; sulco cervical profundo; tufo de cerdas com pequenos espinhos na base distribuídos pelo escudo cefálico; região posterior da carapaça entre 1,04 e 1,34 o comprimento do escudo cefálico. Pedúnculos oculares cilíndricos, mais curtos que o comprimento do escudo cefálico (relação pedúnculo/escudo cefálico entre  $2/3$  e  $6/7$ ), delgados, ligeiramente inflados na base; córneas pequenas, de mesma largura que os pedúnculos oculares; 5 a 9 dentes na escama ocular triangular, margem íngreme (Fig. 19C). Pedúnculos antenulares ultrapassam ligeiramente a córnea ou de comprimento semelhante aos pedúnculos oculares; seguimentos com cerdas esparsas dorsalmente, palpo palpo no último seguimento, com  $2/3$  do comprimento do flagelo antenular; flagelo antenular curto, alcança até o início do carpo dos quelípodos; muitas cerdas na região ventral. Pedúnculos antenais não ultrapassam a córnea; fileira de denticulos no primeiro segmento; margem latero-distal do segundo segmento arredondada, 1 ou 2 pequenos espinhos na porção distal da lateral interna; um forte espinho na lateral externa distal (Fig. 18C); projeção na face ventral do terceiro seguimento, alcança até próximo ao ápice do quarto segmento; quarto e quinto seguimentos desarmados, com cerdas esparsas; flagelo antenal mais longo que o antenular, alcança até o ápice do carpo dos quelípodos; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal, uma em cada lateral do ápice; escama antenal alcança metade do

ultimo segmento, com espinho terminal, 5 a 7 espinhos laterais, várias cerdas mais longas que os espinhos.

Quelípodos: subiguais; quelas oblongas, lateral externa da palma convexa; quela esquerda mais larga que a direita; quela esquerda até 1,18 vezes maior que a direita em comprimento e 1,32 vezes em largura; comprimento da quela esquerda de 1,40 a 1,65 a largura; comprimento da quela direita de 1,60 a 1,84 a largura; dedos de 0,64 a 0,86 o comprimento da palma; dedos terminando em uma forte unha que se sobrepõem quando fechados; tubérculos por toda a face cortante; quela com espinhos nas margens laterais e 3 fileiras de espinhos na face dorsal, diminuem em direção aos dedos; quela coberta com espinhos, tubérculos e cerdas longas, mais abundantes na face dorsal, mais esparsos em direção à face ventral; abaulamento na base da palma, mais pronunciado na quela esquerda, estreitamento abrupto na base do dedo fixo; quela entre 1,30 e 1,52 vezes o comprimento do carpo; carpo de tamanho semelhante ao mero (relação carpo/mero entre 0,95 e 1,15); uma fileira de espinhos proeminentes na crista dorsal do carpo; espinhos, tubérculos, cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos menos proeminentes que os da crista (Fig. 17C); crista dorsal do mero com pequenos espinhos na metade distal, aumentam de tamanho gradualmente; longas cerdas na crista dorsal e superfície ventral do mero. Segundos pereópodos: dáctilo de 1,49 a 1,74 vezes o comprimento do própodo e de 1,51 a 1,91 o carpo; carpo de tamanho semelhante ou pouco menor que o mero (por volta de 0,87 a 1,08 o comprimento do mero). Terceiros pereópodos: dáctilo de 1,60 a 1,92 vezes o comprimento do própodo e de 1,65 a 2,42 o carpo; carpo de tamanho semelhante ao mero (entre 0,94 e 1,15 vezes o mero). Segundo e terceiro pereópodos delgados e longos; dáctilo curvado ventralmente, levemente torcido, ultrapassa os quelípodos, com dentículos e uma fileira de cerdas no centro da face ventral, duas fileiras de cerdas ventrolaterais, duas fileiras dorsais de dentículos com cerdas curtas, ápice com unha córnea; própodo com uma fileira

dorsal de dentes mais proeminentes, duas fileiras laterais de dentículos, coberto por cerdas longas; carpo e mero cobertos por dentículos com uma fileira mais proeminente na superfície dorsal, cerdas longas por toda a superfície; mero com maior concentração de cerdas ventrais. Quarto pereópodo subquelado; dátilo com processo preungual, de 4 a 6 espinhos na margem interna; raspador propodal bem desenvolvido, várias fileiras de escamas na superfície do dedo fixo, até dois espinhos na palma; 5 espinhos no carpo; todos os segmentos recobertos por cerdas, mais longas e concentradas dorsalmente. Quinto pereópodo quelado, cerdas longas, predominantes na face dorsal, mais concentradas no ápice; raspador propodal na face ventral de todo o dedo fixo e dátilo.

Quatro pleópodos ímpares no abdome, cobertos por muitas cerdas plumosas; exopodito longo e endopodito pequeno nos machos; exopododito e endopodito longos nas fêmeas.

Telson assimétrico, lado esquerdo maior que o direito, nítida fissura mediana, superfície dorsal globular lisa, lobos anteriores com longas cerdas laterais; entre 8 e 13 espinhos na margem esquerda, 5 mais pronunciados; entre 8 e 10 espinhos na margem direita, 4 mais pronunciados; cerdas por todo o contorno. Urópodes assimétricos; esquerdo com dois lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsoproximal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior; urópode direito bem reduzido, com 3 lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior.

Fêmeas: gonóporos nas coxas do terceiro par de pernas ambulatórias, lisos, sem cerdas. Machos: gonóporos nas coxas do quinto par de pernas ambulatórias, margens com cerdas.

Distribuição: Pacífico leste, da Califórnia à Baixa Califórnia do Sul (ALCOCK, 1905; HAIG et al., 1970; HAIG; WICKSTEN, 1975; WALKER, 1989; HENDRICKX; HARVEY, 1999; HENDRICKX et al., 2008; WICKSTEN, 2008).

Observações: Espécie descrita por Holmes (1900) como *Holopagurus pilosus*, espécie tipo de gênero *Holopagurus*. Nestas descrições o quelípedo esquerdo consta como maior que o direito, porém semelhantes na forma. Nos exemplares analisados os quelípedos apresentaram tamanhos muito semelhantes, sendo o quelípedo esquerdo pouco maior devido ao abaulamento mais pronunciado na margem externa da palma. No quelípedo direito essa margem é apenas levemente convexa.

O grande número de cerdas longas e espessas por todo o animal é um caráter indicado para diferenciar *I. pilosus* das demais espécies de *Isocheles* (WICKSTEN, 2012), no entanto, um padrão semelhante de pilosidade foi observado em alguns indivíduos de *I. sawayai* e *I. wurdemanni*. Nestas duas espécies, quanto maior o animal, mais intensa é a pilosidade, de forma que este se torna um caráter muito subjetivo para diferenciar estas espécies.



Figura 3 – *Isocheles pilosus*, vista dorsolateral (NHM 75-1). Fonte: Vera-Silva (2018).

*Isocheles sawayai* FOREST; DE SAINT-LAURENT, 1968

(Figs. 4, 17D, 18D e 19D)

*Isocheles wurdemanni* – MOREIRA, 1906: 143, figura sem número; – COSTA, 1962: 1, figura sem número [non *Isocheles wurdemanni* Stimpson, 1859: 85].

*Isocheles sawayai* FOREST; DE SAINT-LAURENT, 1968: 107, figs. 62, 63, 68 e 69; – FAUSTO-FILHO, 1970: 58; – COELHO; RAMOS, 1972: 170; – COELHO; SANTOS, 1980: 143; – NEGREIROS-FRANSOZO; HEBLING, 1983: 41-53, figs. 1-12; – COELHO; RAMOS-PORTO, 1987: 52; – HEBLING et al., 1994: 4; – NEGREIROS-FRANSOZO et al., 1997: 188; – RIEGER, 1997: 116; – MELO, 1999: 66, fig. 22; – MCLAUGHLIN et al., 2010: 22; – NUCCI; MELO, 2015: 338, fig. 3D.

Material tipo: Estação 148, 16/12/1961, enseada de Zimbros, a oeste da praia, Bombinhas, Santa Catarina, Brasil. Pesca com rede: 4 machos. Holótipo: Museu Nacional de História Natural de Paris (MNHN-IU-2008-14963). Material analisado (CEC 3,0 mm).

Material analisado: Playa La Restinga, Isla Margarita, Venezuela (10°59'16''S 64°03'43''O), 14/01/2002, col. Mara, J. e Bolaños, J., 1 ♂, CEC 4,5 mm (CCDB 0308); Playa La Restinga, Isla Margarita, Venezuela (10°59'16''S 64°03'43''O), 14/01/2002, col. Mara, J. e Bolaños, J., 1 ♂, CEC 4,0 mm (CCDB 1183); Cumana, Venezuela, 1859, col. Couthouy, J. P., 1 ♀, CEC 4,2 mm (MCZ 12984); Praia do Mucuripe, Ceará, 14/08/1962, 1 ♂, CEC 4,85 mm e 1 ♀, CEC 4,2 mm (MNRJ 181); Caraguatatuba, São Paulo (23°34'52''S 45°17'52''O), 01/03/2002, 1 ♂, CEC 5,8 mm (CCDB 3689); Caraguatatuba, São Paulo (23°36'08''S 45°08'30''O), 01/01/2002, col. Mantelatto, F. L. e Biagi, R., 1 ♂, CEC 7,3 mm (CCDB 1687); Caraguatatuba, São Paulo (23°36'08''S 45°08'30''O), 01/08/2001, col. Leone et al., 3 ♂, CEC 7,1 mm, 8,5 mm, 8,6 mm e 9,3 mm (CCDB 1690); Praia de Barequeçaba, São Sebastião, São Paulo, 09/11/2007, 4 ♂, CEC 5,83 mm, 5,98 mm, 6,3 mm e 7,28 mm e 1 ♀, CEC 4,3 mm (CCDB 2039); Santos, São Paulo, 30/07/2003, 1 ♂, CEC 6,64 mm (CCDB

2487); Praia Guaiuba, Guarujá, São Paulo (24°00'57.4''S 46°17'42,5''O), 22/10/2011, col. Mantelatto e Biagi, 1 ♂, CEC 6,5 mm (CCDB 1683); São Francisco do Sul, Santa Catarina (26°13'S 48°30'O), 5/10/2010, col. Castilho, A. L., 1 ♂, CEC 7,2 mm e 1 ♀, CEC 6,5 mm (CCDB 3054); São Francisco do Sul, Santa Catarina, 11/2010, col. Castilho, 2 ♂, CEC 6,55 mm e 6,6 mm (CCDB 5768).

Diagnose: rostró curto, triangular, não ultrapassa as projeções laterais; largura do escudo cefálico semelhante ao comprimento, com cerdas e pequenos espinhos, laterais paralelas; sulco pós-frontal transverso em W; 1 ou 2 pequenos espinhos na margem interna do segundo segmento da antena; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal; quelípodos iguais ou subiguais; quelas oblongas; lateral externa da quela reta; espinhos, tubérculos e cerdas longas na quela, fileiras de espinhos nas laterais, 3 fileiras de espinhos na face dorsal; espinhos, tubérculos e cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos tão proeminentes quanto os da crista dorsal.

Descrição: Rostro curto, triangular, não ultrapassa as projeções laterais; 1 e 3 pequenos espinhos em cada projeção lateral; escudo cefálico de largura semelhante ao comprimento (relação largura/comprimento entre 0,93 e 1,02); região anterior da carapaça entre o rostró e as projeções laterais côncava; sulco pós-frontal transverso em forma de W, no centro da porção distal do escudo cefálico; margens anterolaterais levemente inclinadas; laterais paralelas, levemente convexas; sulco cervical profundo; tufo de cerdas com pequenos espinhos na base distribuídos pelo escudo cefálico; região posterior da carapaça entre 0,97 e 1,26 o comprimento do escudo cefálico. Pedúnculos oculares cilíndricos, mais curtos que o comprimento do escudo cefálico (relação pedúnculo/escudo cefálico entre 2/3 e 3/4), delgados e ligeiramente inflados na base; córneas pequenas, de mesma largura que os pedúnculos oculares; entre 3 e 7 dentes na escama ocular, triangular com margem íngreme (Fig. 19D). Pedúnculos antenulares ligeiramente mais longos que a córnea; seguimentos com cerdas

esparsas dorsalmente; palpo no último seguimento, com  $2/3$  do comprimento do flagelo antenular; flagelo antenular curto, alcança até  $1/3$  do carpo dos quelípodos, muitas cerdas na região ventral. Pedúnculos antenais de mesmo tamanho que os oculares, não ultrapassam a córnea; fileira de dentículos no primeiro segmento, um pequeno dente lateral; segundo segmento com margem latero-distal arredondada, com 1 ou 2 pequenos espinhos na porção distal da lateral interna, 1 a 3 espinhos na lateral externa distal, um deles mais forte (Fig. 18D); projeção na face ventral do terceiro seguimento, alcança até próximo ao ápice do quarto segmento; quarto e quinto seguimento com cerdas esparsas; flagelo antenal mais longo que o antenular, alcança até  $2/3$  da palma dos quelípodos; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal, uma em cada lateral do ápice; escama antenal alcança até metade do último segmento, com espinho terminal, 5 a 8 espinhos laterais, várias cerdas e espinhos espalhados pela escama.

Quelípodos: iguais ou subiguais; quelas oblongas, lateral externa reta do segundo terço da palma ao final do dedo fixo; quela esquerda até 1,10 vezes maior que a direita em comprimento e 1,30 vezes em largura; comprimento da quela esquerda entre 1,38 e 1,85 a largura; comprimento da quela direita entre 1,51 e 1,91 a largura; dedos de 0,66 a 0,85 vezes o comprimento da palma; fileiras de espinhos nas margens laterais e 3 fileiras de espinhos na face dorsal da palma, diminuem em direção aos dedos; quela coberta por espinhos, tubérculos e cerdas longas; dedos terminando em uma forte unha, se sobrepõem quando fechados, tubérculos por toda a face cortante; quela entre 1,14 e 1,48 vezes o comprimento do carpo; carpo entre 0,78 e 1,17 o comprimento do mero; uma fileira de espinhos proeminentes na crista dorsal do carpo; espinhos, tubérculos, cerdas na superfície dorsolateral do carpo, com uma fileira longitudinal de espinhos tão proeminentes quanto os da crista (Fig. 17D); pequenos espinhos na metade distal da crista dorsal do mero, aumentam de tamanho gradualmente; longas cerdas na crista dorsal e superfície ventral do mero. Segundos



pereópodos: dátilo de 1,49 a 1,60 vezes o comprimento do própodo e de 1,80 a 2,24 o carpo; carpo de 0,78 a 1,04 o comprimento do mero. Terceiros pereópodos: dátilo de 1,46 a 1,85 vezes o comprimento do própodo e de 2,06 a 2,37 vezes o carpo; carpo de 0,76 a 1,06 vezes o mero. Segundo e terceiro pereópodos delgados e longos; dátilo curvado ventralmente, levemente torcido, ultrapassa os quelípodos, com duas fileiras de cerdas ventrolaterais, duas fileiras dorsais de dentículos com cerdas curtas, ápice com unha córnea; própodo com uma fileira dorsal de dentes bem proeminentes, duas fileiras laterais de dentículos, coberto por cerdas curtas na região dorsal e no terço proximal da região ventral; dentículos com uma fileira mais proeminente na superfície dorsal do carpo e do mero, cerdas na superfície dorsal; cerdas ventrais no mero. Quarto pereópodo subquelado; dátilo com processo preungual, até 4 espinhos na margem interna e 1 na externa; raspador propodal bem desenvolvido, várias fileiras de escamas na superfície do dedo fixo, até 5 espinhos na lateral do própodo; 4 a 10 espinhos no carpo; cerdas em todos os segmentos, mais longas e concentradas dorsalmente. Quinto pereópodo quelado, cerdas longas, predominantes na face dorsal, mais concentradas no ápice; raspador propodal na face ventral de todo o dedo fixo e dátilo.

Quatro pleópodos ímpares no abdome, cobertos por muitas cerdas plumosas; exopodito longo e endopodito pequeno nos machos; exopododito e endopodito longos nas fêmeas.

Telson assimétrico, lado esquerdo maior que o direito, nítida fissura mediana, superfície dorsal globular lisa, lobos anteriores com longas cerdas laterais; entre 5 e 10 espinhos na margem esquerda; até 5 espinhos na margem direita; cerdas por todo o contorno. Urópodes assimétricos; esquerdo com dois lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsoproximal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior; urópode direito bem reduzido, com 3 lobos, cada um com várias fileiras de

escamas córneas formando um raspador na face dorsal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior.

Fêmeas: gonóporos nas coxas do terceiro par de pernas ambulatórias, lisos, sem cerdas. Machos: gonóporos nas coxas do quinto par de pernas ambulatórias, margens com cerdas; pode apresentar gonóporos em uma ou ambas as coxas do terceiro par de pernas ambulatórias.

Distribuição: Venezuela e Brasil (NUCCI; MELO, 2000; MANTELATTO et al., 2006).

Observações: A espécie é muito semelhante a *I. pilosus* e *I. wurdemanni*, diferenciando-se pelo formato das quelas, cuja lateral externa é reta. Diferencia-se de *I. wurdemanni* por apresentar predominância de espinhos a tubérculos nas quelas, e por apresentar espinhos na face dorsolateral do carpo, parte deles formando uma fileira longitudinal, tão proeminentes quanto os espinhos da crista dorsal, enquanto em *I. wurdemanni* há apenas tubérculos e uma fileira de espinhos menos proeminentes do que os da crista dorsal.

*Isocheles sawayai* é normalmente encontrado em águas rasas, desde o intermareal em maior quantidade a 5 m de profundidade e apresenta preferência por águas mais quentes. Esta espécie ocorre em praias de fundo arenoso, com pouca matéria orgânica no substrato, o que possibilita que o animal se enterre e não seja carregado pela força das ondas (FRANSOZO et al., 2008; FANTUCCI et al., 2009). É a espécie com maior número de informações sobre sua biologia, especialmente por conta dos trabalhos realizados no Brasil (COSTA, 1962; FAUSTO-FILHO, 1970; COELHO; RAMOS, 1972; COELHO; SANTOS, 1980; COELHO; RAMOS-PORTO, 1987; HEBLING et al., 1994; NEGREIROS-FRANSOZO et al., 1997; RIEGER, 1997; MELO, 1999; BIAGI et al., 2006; FANTUCCI et al., 2008;

FRANSOZO et al., 2008; FANTUCCI et al., 2009; NUCCI; MELO, 2015; STANSKI et al., 2016).



Figura 4 – *Isocheles sawayai*, vista dorsal (CCDB 3689). Fonte: Vera-Silva (2018).

***Isocheles wurdemanni* STIMPSON, 1859**

(Figs. 5, 17E, 18E e 19E)

*Isocheles wurdemanni* STIMPSON, 1859: 85; – WASS, 1955: 151; – PROVENZANO, 1959: 375, fig. 7; – SÁNCHEZ; CAMPOS, 1978: 39, fig. 12; – ABELE; KIM, 1986: 24; – STRASSER; PRINCE, 1999: 38, fig. 4; – MCLAUGHLIN et al., 2010: 22.

Material tipo: Encontrado no Golfo do México, na foz do rio Grande, por G. Wurdemann (STIMPSON, 1859). Não há dados de onde o holotipo se encontra depositado. Stimpson (1859), na descrição original, apresenta uma nota informando que grande parte do material analisado em seu estudo se encontra depositado no Museu do Smithsonian Institute, porém, em consultas a esta coleção, o holotipo de *Isocheles wurdemanni* não foi encontrado. Stimpson, após ser chamado para dirigir a Academia de Ciências de Chicago, em 1865, reuniu

todo material necessário para concluir seu trabalho, incluindo seus tipos depositados no Smithsonian, que foram perdidos durante o grande incêndio de Chicago, em 1871. Com a perda causada pelo incêndio, estimada em 10.000 lotes de crustáceos do Smithsonian (MANNING, 1993), atribuiu-se grande importância à coleção de crustáceos do MCZ por conter os tipos remanescentes de Stimpson (HARVARD UNIVERSITY, 1873: 28; BALDINGER, 1999). Um dos lotes de *I. wurdemanni* presentes nesta coleção (MCZ 532) contém 2 animais, um deles de tamanho muito semelhante ao analisado por Stimpson. Apesar de não haver data de coleta indicada na etiqueta, este material foi coletado por G. Wurdemann no Golfo do México (Texas), como descrito por Stimpson, o que indica que este material, muito provavelmente, seja o holótipo de *I. wurdemanni*, apesar de não estar catalogado como tal.

Material analisado: Texas, Estados Unidos, sem data, col. Wurdemann, G. W., 2 ♂, CEC 5,46 mm e 9,5 mm (Holótipo: MCZ 532); Mustang Island, Texas, Estados Unidos, 4-5/1971, 1 ♀♀, CEC 3,54 mm (MNHN-Paris IU-2016-9703).

Diagnose: rostro curto, triangular, não ultrapassa as projeções laterais; largura do escudo cefálico semelhante ao comprimento, com cerdas e pequenos espinhos, laterais paralelas; sulco pós-frontal transverso em W; 1 a 4 dentes na margem interna do segundo segmento da antena; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal; quelípodos iguais ou subiguais; quelas oblongas; lateral externa da palma convexa e reta no dedo fixo; tubérculos e cerdas longas na quela, fileiras de espinhos de ápice arredondado nas laterais, 3 fileiras de pequenos espinhos de ápice arredondado na face dorsal; tubérculos e cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos menores que os da crista dorsal.

Descrição: Rostro curto, triangular, não ultrapassa as projeções laterais; 1 pequeno espinho em cada projeção lateral; escudo cefálico de largura semelhante ao comprimento (relação largura/comprimento entre 0,93 e 1,00); região anterior da carapaça entre o rostro e

as projeções laterais côncavas; sulco pós-frontal transverso em forma de W, no centro da porção distal do escudo cefálico; margens anterolaterais levemente inclinadas, pode apresentar crenulações; laterais paralelas, levemente convexas; sulco cervical profundo; tufo de cerdas com pequenos espinhos na base distribuídos pelo escudo cefálico; região posterior da carapaça entre 0,93 e 1,26 o comprimento do escudo cefálico. Pedúnculos oculares cilíndricos, mais curtos que o comprimento do escudo cefálico (relação pedúnculo/escudo cefálico entre  $2/3$  e  $3/4$ ), delgados, ligeiramente inflados na base; córneas pequenas, de mesma largura que os pedúnculos oculares; 4 a 9 dentes na escama ocular, triangular, com margem íngreme (Fig. 19E). Pedúnculos antenulares ultrapassam a córnea; seguimentos com cerdas esparsas posicionadas dorsalmente; palpo no último seguimento, com  $2/3$  do comprimento do flagelo antenular; flagelo antenular curto, alcança até a metade do carpo dos quelípodos, muitas cerdas na região ventral. Pedúnculos antenais não ultrapassam a córnea; fileira de dentículos no primeiro segmento; segundo segmento com margem latero-distal arredondada, com 1 a 4 pequenos espinhos na porção distal da lateral interna, 1 ou 2 espinhos na lateral externa distal, um deles mais forte (Fig. 18E); projeção na face ventral do terceiro seguimento, alcança até próximo ao ápice do quarto segmento; quarto e quinto seguimento desarmados, com cerdas esparsas; flagelo antenal mais longo que o antenular, alcança até  $1/3$  da palma dos quelípodos; duas cerdas em cada segmento do flagelo, uma em cada lateral do ápice; escama antenal alcança metade do último segmento, com espinho terminal, uma fileira com 5 a 7 espinhos laterais pouco pronunciados, várias cerdas e pequenos espinhos espalhados pela escama.

Quelípodos: subiguais; quelas oblongas, lateral externa da palma convexa, lateral externa do dedo fixo reta; quela esquerda mais larga que a direita; quela esquerda até 1,33 vezes maior que a direita em comprimento e 1,27 vezes em largura; comprimento da quela esquerda entre 1,46 e 1,70 a largura; comprimento da quela direita entre 1,48 e 1,95 a largura;

dedos de 0,70 a 0,76 vezes o comprimento da palma; dedos terminando em uma forte unha, se sobrepõem quando fechados, tubérculos por toda a face cortante; três fileiras de espinhos de ápice arredondado na superfície dorsal da quela e nas laterais, diminuem em direção aos dedos; tubérculos e cerdas longas na superfície da quela, mais abundantes na face dorsal e cada vez mais esparsos e curtas em direção à face ventral; leve estreitamento na base dos dedos na quela esquerda; quela entre 1,33 e 1,40 vezes o comprimento do carpo; carpo entre 0,86 e 1,12 vezes o comprimento do mero; uma fileira de pequenos espinhos na crista dorsal do carpo, aumentam em tamanho distalmente; tubérculos, cerdas na superfície dorsolateral do carpo, com uma fileira longitudinal de espinhos menos proeminentes que os da crista (Fig. 17E); pequenos espinhos na crista dorsal do mero, aumentam em tamanho distalmente; longas cerdas na crista dorsal e superfície ventral do mero. Segundos pereópodos: dátilo de 1,34 a 1,50 vezes o comprimento do própodo e de 1,70 a 1,83 o carpo; carpo de 0,73 a 0,90 o comprimento do mero. Terceiros pereópodos: dátilo 1,5 vezes o comprimento do própodo e 1,9 vezes o carpo; carpo 0,9 vezes o mero. Segundo e terceiro pereópodos delgados e longos; dátilo curvado ventralmente, levemente torcido, ultrapassa os quelípodos, com duas fileiras de cerdas ventrolaterais, duas fileiras dorsais de dentículos com cerdas curtas, ápice com unha córnea; uma fileira dorsal e duas fileiras laterais de dentículos no própodo, com cerdas esparsas; dentículos na superfície dorsal do carpo e do mero, com cerdas esparsas; maior quantidade de cerdas na face ventral do mero. Quarto pereópodo subquelado; dátilo com processo preungual, 2 a 4 espinhos na margem interna e 1 a 6 na externa; raspador propodal bem desenvolvido, várias fileiras de escamas na superfície do dedo fixo, 3 ou 4 espinhos na palma; 10 espinhos no carpo cerdas em todos os segmentos, mais longas e concentradas dorsalmente. Quinto pereópodo quelado, cerdas longas, predominantes na face dorsal, mais concentradas no ápice; raspador propodal na face ventral de todo o dedo fixo e dátilo.

Quatro pleópodos ímpares no abdome, cobertos por muitas cerdas plumosas; exopodito longo e endopodito pequeno nos machos; exopododito e endopodito longos nas fêmeas.

Telson assimétrico, lado esquerdo maior que o direito, nítida fissura mediana, superfície dorsal globular lisa, lobos anteriores com longas cerdas laterais; 11 espinhos na margem esquerda; 5 espinhos na margem direita cerdas por todo o contorno. Urópodes assimétricos; esquerdo com dois lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsoproximal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior; urópode direito bem reduzido, com 3 lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior.

Fêmeas: gonóporos nas coxas do terceiro par de pernas ambulatórias, lisos, sem cerdas. Machos: gonóporos nas coxas do quinto par de pernas ambulatórias, margens com cerdas.

Distribuição: Flórida, Louisiana, Texas, Colômbia (Cartagena) até a Venezuela (PROVENZANO, 1959; SÁNCHEZ; CAMPOS, 1978).

Observações: semelhante a *I. sawayai*, distingue-se desta espécie pelo padrão de ornamentação dos quelípodos. Apesar de Provenzano (1959) e Sánchez e Campos (1978) afirmarem que a espécie ocorre na Venezuela, todos os exemplares de *I. wurdemanni* coletados nesta localidade que foram analisados neste estudo (CCDB 308, CCDB1183 e MCZ 12984) eram *I. sawayai* identificados incorretamente, o que foi verificado pela análise morfológica e corroborado pela molecular. Isto faz com que as ocorrências para Colômbia e Venezuela sejam vistas com cautela; esta espécie parece estar restrita ao Golfo do México, já que não existe, ao menos documentado na literatura, nenhum registro em águas do Caribe e da América Central.



Figura 5 – *Isocheles wurdemanni*, vista dorsolateral (MCZ 532). Fonte: Vera-Silva (2018).

### Gênero *Loxopagurus* FOREST, 1964

Espécie tipo: *Loxopagurus loxochelis* MOREIRA, 1901

*Loxopagurus loxochelis* (MOREIRA, 1901)

(Figs. 6 e 7)

*Pagurus loxochelis* MOREIRA, 1901: 24.

*Loxopagurus loxochelis* – FOREST, 1964: 281, figs. 1-10; – FOREST, SAINT LAURENT, 1968: 112, figs. 66 e 67; – COELHO; RAMOS, 1972: 170; – SCELZO; BOSCHI, 1973: 208; – BOSCHI, 1979: 138; – COELHO; RAMOS-PORTO, 1987: 52; – COELHO; SANTOS, 1980: 143; – HEBLING et al., 1994: 4; – NEGREIROS-FRANSOZO et al., 1997: 188; – RIEGER, 1997: 116 – MCLAUGHLIN et al., 2010: 22; – NUCCI; MELO, 2015: 338, fig. 4A.



*Loxopagurus loxocheles* – MELO, 1999: 68, fig. 24 [erro].

Material tipo: Bahia, depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ 6468).

Material analisado (CEC 7,6 mm).

Material analisado: Ilha Grande, Rio de Janeiro, 01/08/1966, 2 ♂, CEC 3,0 mm e 3,2 mm (MZUSP 4645); Ilha Grande, Rio de Janeiro, 30/06/1966, 1 ♀♀, CEC 5,0 mm (MZUSP 4666); Enseada de Ubatuba, Ubatuba, São Paulo (23°26'10''S 45°01'36''O), 01/07/2001, col. Biagi, R. e Meireles, A., 3 ♂, CEC 7,3 mm, 7,5 mm e 8,1 mm (CCDB 1763); Enseada de Caraguatatuba, Caraguatatuba, São Paulo (23°34'52''S 45°17'52''O), 01/07/2002, col. Mantelatto et al., 4 ♂, CEC 5,8 mm, 5,8 mm, 5,9 mm e 6,1 mm (CCDB 1486); Enseada de Caraguatatuba, Caraguatatuba, São Paulo (23°34'52''S 45°17'52''O), 01/01/2003, col. Mantelatto et al., 1 ♂, CEC 6,4 mm e 1 ♀, CEC 5,2 mm (CCDB 1493); Enseada de Caraguatatuba, Caraguatatuba, São Paulo (23°34'52''S 45°17'52''O), 01/06/2002, col. Mantelatto et al., 1 ♂, CEC 5,9 mm (CCDB 1769); Rio Iriquia-Açu, Pariqueira-Açu, São Paulo (24°52'20,26''S 47°54'30,64''O), 10/11/2011, col. Carvalho et al., 1 ♂, CEC 6,1 mm (CCDB 4281); Cananéia, São Paulo (25°06'25''S 49°52'13''O), 18/04/2011, col. Costa, R. C. e Castilho, A. L., 3 ♂, CEC 6,4 mm, 7,4 mm e 8,6 mm (CCDB 3240); São Francisco do Sul, Santa Catarina, 01/2011, col. Castilho, A. L., 1 ♂, CEC 8,14 mm (CCDB 5769); Barra de Maricá, Rio Grande do Sul, 31/08/1990, col. Equipe Malacologia/MN, 2 ♂, CEC 2,14 mm e 2,22 mm (MNRJ 3651); Praia do Mar Grosso, São José do Norte, Rio Grande do Sul, 04/11/1979, col. Novelli, R. e Gudrum, A. V., 1 ♂, CEC 8,03 mm (MNRJ 1600); GEDIP, Rio Grande do Sul, 01/11/1968, 1 ♂, CEC 4,3 mm e 1 ♀, CEC 4,9 mm (MZUSP4675); GEDIP, Rio Grande do Sul, 01/11/1968, 1 ♂, CEC 3,7 mm e 1 ♀♀, CEC 4,3 mm (MZUSP4676); GEDIP, Rio Grande do Sul, 01/11/1968, 1 ♀, CEC 4,1 mm (MZUSP4688); Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina (38°02'S 57°31'O), 12/02/2003, col. Scelzo, M. A. e Mantelatto, F.

L., 1 ♂, CEC 6,9 mm (CCDB 857); Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina (38°02'S 57°31'O), 10/12/2001, col. Scelzo, M. A., F. L., 2 ♂, CEC 6,4 mm e 6,6 mm (CCDB 1180).

Diagnose: rostro curto, triangular, pontiagudo, não ultrapassa as projeções laterais; projeções laterais pontiagudas; largura do escudo cefálico semelhante ao comprimento, laterais paralelas; sulco pós-frontal transverso em W, com vértices arredondados; até 1 dente na margem interna do segundo segmento da antena; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal; quelípodos desiguais; palma da quela esquerda oblonga, dedos triangulares, abaulamento na base da palma, forte estreitamento no base dos dedos, tubérculos por toda a superfície da quela esquerda, mais proeminentes nas laterais; quela direita triangular, com cerdas; uma fileira longitudinal de espinhos na superfície dorsolateral do carpo, menores que os da crista dorsal.

Descrição: Rostro curto, triangular, pontiagudo, não ultrapassa as projeções laterais; projeções laterais pontiagudas, até 2 espinhos em cada projeção; escudo cefálico de largura semelhante ao comprimento (relação largura/comprimento entre 0,86 e 1,00); região anterior da carapaça entre o rostro e as projeções laterais côncavas; sulco pós-frontal transverso em forma de W, no centro da porção distal do escudo cefálico, vértices arredondados; margens anterolaterais levemente inclinadas; laterais paralelas, levemente convexas; sulco cervical profundo; tufo de cerdas com pequenos dentes na base distribuídos pelo escudo cefálico; região posterior da carapaça entre 0,86 e 1,45 o comprimento do escudo cefálico. Pedúnculos oculares cilíndricos, de 2/3 a 1 vez o comprimento do escudo cefálico, delgados e ligeiramente inflados na base; córneas pequenas, de mesma largura que os pedúnculos oculares; 3 a 5 dentes na escama ocular, triangular, com margem íngreme (Fig. 7A). Pedúnculos antenulares ultrapassam distintamente a córnea; seguimentos com cerdas esparsas posicionadas dorsalmente; palpo no último seguimento, com 2/3 do comprimento do flagelo antenular; flagelo antenular curto, alcança até a metade do carpo dos quelípodos, muitas

cerdas na região ventral. Pedúnculos antenais de tamanho semelhante à córnea, sem ultrapassá-la; fileira de dentículos no primeiro segmento; segundo segmento com margem latero-distal arredondada, com 1 pequeno espinho na porção distal da lateral interna, 1 a 3 espinhos na lateral externa distal (Fig. 7B); projeção na face ventral do terceiro seguimento, alcança até próximo ao ápice do quarto segmento; quarto e quinto seguimento desarmados e com cerdas esparsas; flagelo antenal mais longo que o antenular, alcança o ápice do quelípodo direito; duas cerdas em cada segmento do flagelo, uma em cada lateral do ápice; escama antenal alcança metade do último segmento, com espinho terminal, uma fileira com 7 a 11 espinhos laterais pouco pronunciados, várias cerdas e pequenos espinhos espalhados pela escama.

Quelípodos: muito desiguais; quela esquerda com palma oblonga e dedos triangulares (Fig. 7C), quela direita triangular; quela esquerda de 1,44 a 2,25 vezes maior que a direita em comprimento e de 1,57 a 2,55 vezes em largura; comprimento da quela esquerda entre 1,28 e 1,91 a largura; comprimento da quela direita entre 1,55 e 2,61 a largura; dactilo de 0,60 a 0,98 vezes o comprimento da palma da quela esquerda e de 0,61 a 1,26 da direita; dedos terminando em uma forte unha, se sobrepõem quando fechados; tubérculos por toda a superfície das quelas, pouco mais proeminentes nas laterais; poucas cerdas curtas na face cortante e nas laterais da quela esquerda; cerdas na face dorsal da quela direita; expansão na base da quela esquerda, com lateral convexa, forte estreitamento no ápice da palma (Fig. 7D); quela entre 1,60 e 2,29 vezes o comprimento do carpo da quela esquerda e entre 1,17 a 1,51 da direita; carpo entre 0,68 e 1,10 vezes o comprimento do mero na quela esquerda e entre 0,81 a 1,12 para a direita; crista dorsal do carpo proeminente, com uma fileira de pequenos espinhos e cerdas; tubérculos na superfície dorsolateral do carpo, com uma fileira longitudinal de espinhos menos proeminentes que os da crista; crista dorsal do mero proeminente na metade proximal, com pequenos espinhos; metade distal do mero sem crista, com fileiras

transversais curtas de pequenos espinhos; longas cerdas na crista dorsal e superfície ventral do mero. Segundos pereópodos: dáctilo de 1,44 a 1,87 vezes o comprimento do própodo e de 1,59 a 1,97 o carpo; carpo de 0,81 a 1,29 o comprimento do mero. Terceiros pereópodos: dáctilo de 1,43 a 2,01 vezes o comprimento do própodo e de 1,59 a 2,08 vezes o carpo; carpo de 0,93 a 1,12 vezes o mero. Segundo e terceiro pereópodos delgados e longos; dáctilo curvado ventralmente, levemente torcido, de tamanho semelhante ao quelípodo esquerdo, duas fileiras de cerdas ventrolaterais, duas fileiras dorsais de dentículos, ápice com unha córnea; dentículos e cerdas no dorso do própodo; dentículos e cerdas na superfície dorsal do carpo e do mero; maior quantidade de cerdas na face ventral do mero. Quarto pereópodo subquelado; dáctilo com processo preungual, 3 a 10 espinhos na margem interna e até 5 na externa; raspador propodal bem desenvolvido, várias fileiras de escamas na superfície do dedo fixo; própodo com 1 dente imediatamente anterior ao dáctilo e um na base, até 2 espinhos na lateral; 1 a 12 espinhos no carpo; cerdas em todos os segmentos, mais longas e concentradas dorsalmente. Quinto pereópodo quelado, cerdas longas, predominantes na face dorsal, mais concentradas no ápice; raspador propodal na face ventral de todo o dedo fixo e dáctilo.

Quatro pleópodos ímpares no abdome, cobertos por muitas cerdas plumosas; exopodito longo e endopodito pequeno nos machos; exopododito e endopodito longos nas fêmeas.

Telson assimétrico, lado esquerdo maior que o direito, nítida fissura mediana, superfície dorsal globular lisa, lobos anteriores com longas cerdas laterais; 4 a 10 espinhos maiores na margem esquerda; até 2 espinhos maiores na margem direita; cerdas e pequenos espinhos distribuídas por toda a margem do telson. Urópodes assimétricos; esquerdo com dois lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsoproximal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior; urópode direito bem reduzido,

com 3 lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior.

Fêmeas: gonóporos nas coxas do terceiro par de pernas ambulatórias, lisos, sem cerdas. Machos: gonóporos nas coxas do quinto par de pernas ambulatórias, margens com cerdas.

Distribuição: Costa leste brasileira, do Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul, Uruguai e Argentina, até Mar del Plata (COELHO; RAMOS-PORTO, 1987; MANTELATTO et al., 2004).



Figura 6 – *Loxopagurus loxochelis*, vista dorsolateral (MNRJ 6468). Fonte: Vera-Silva (2018).

Observações: consta na descrição de Moreira (1901) que o holótipo de *L. loxochelis* foi coletado na Bahia, porém, desde então, nenhuma ocorrência da espécie foi registrada para esta localidade. Dessa forma, é provável que esta indicação seja um equívoco (MANTELATTO et al., 2004), sendo o limite norte da distribuição de *L. loxochelis* a costa do

Rio de Janeiro. Esta espécie é encontrada em profundidades entre 20 e 25 m, com preferência por águas frias com alta salinidade e se alimenta de partículas em suspensão, de forma que é mais abundante em áreas com alta concentração de matéria orgânica em suspensão e fundo arenoso, onde seja capaz de se enterrar (AYRES-PERES; MANTELATTO, 2008; FRANSOZO et al., 2008).

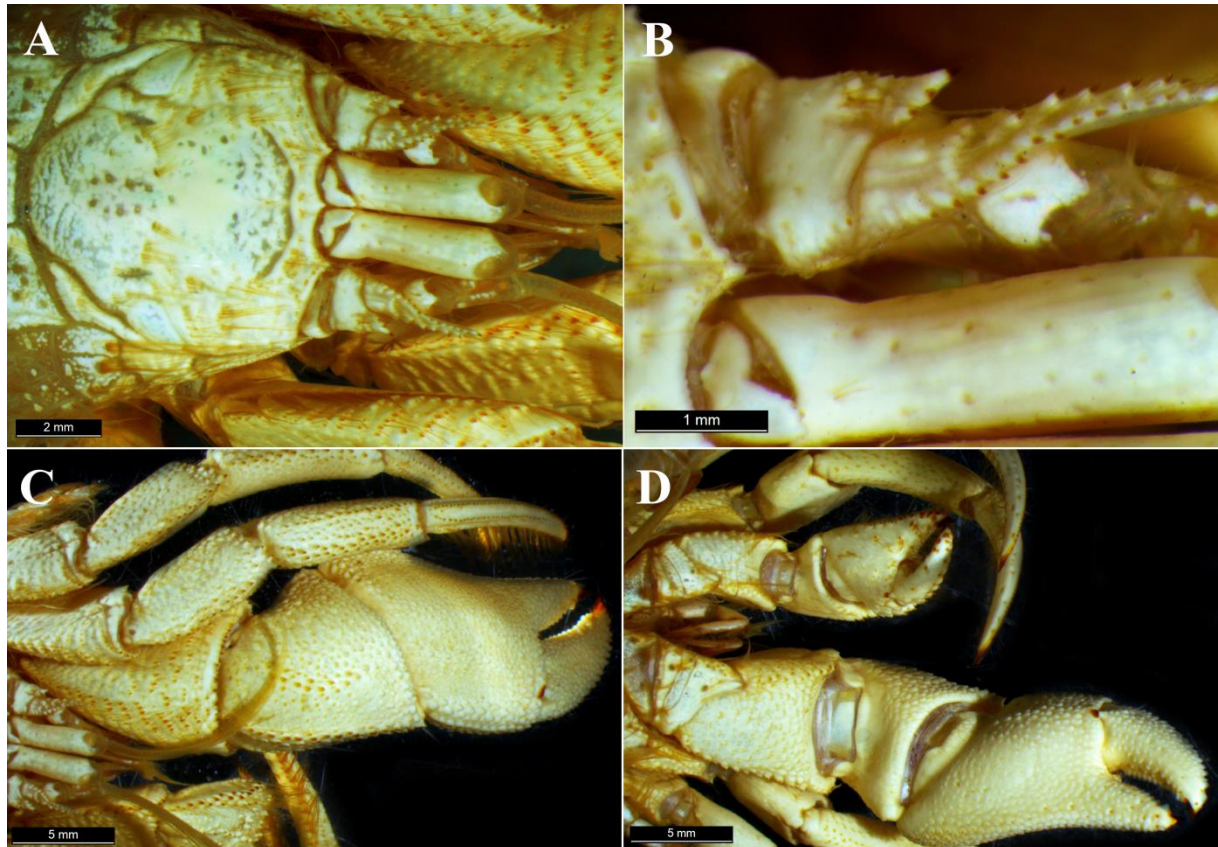


Figura 7 – Detalhes *Loxopagurus loxochelis* (MNRJ 6468). A. Escudo cefálico e pedúnculos oculares, vista dorsal. B. Segundo segmento da antena e escama antenal, vista dorsolateral, lado esquerdo. C. Quelípodo esquerdo, vista dorsolateral. D. Quelípodos direito e esquerdo, vista ventral. Fonte: Vera-Silva (2018).

### Considerações

A diferença morfológica mais explícita entre *Isocheles* e *Loxopagurus* é a heteroquelia em *Loxopagurus*, enquanto em *Isocheles*, as quelas são iguais ou a esquerda é pouco maior que a direita, porém com mesma forma e padrão de ornamentação. Outra diferença é a orientação da articulação das quelas, sendo que a quela de *Isocheles* movimenta-se dorsoventralmente enquanto a de *Loxopagurus* tem movimentação mais lateralizada

(FOREST, 1964; FOREST; DE SAINT-LAURENT, 1968). Como já esperado, houve diferença na relação da proporção queela/carpo (de 1,14 a 1,52 para *Isocheles* e de 1,60 a 2,29 para *Loxopagurus*), e na comparação de largura e comprimento entre as quelas esquerda e direita (respectivamente, de 0,8 a 1,33 e de 0,96 a 1,33 para *Isocheles* e de 1,57 a 2,55 e de 1,44 a 2,26 para *Loxopagurus*). Além disso, o escudo cefálico de *Loxopagurus* tem aspecto mais liso do que o de *Isocheles*, apresentando menos cerdas e espinhos menos proeminentes.

As espécies do gênero *Isocheles* apresentam grande semelhança morfológica (FOREST; DE SAINT LAURENT, 1968; CHIRICHIGNO, 1970; GUZMÁN, 2004; NUCCI; MELO, 2015), e vários dos caracteres analisados (tamanho e formato do rostró, número de espinhos nas projeções laterais, relação entre largura e comprimento do escudo cefálico, entre região posterior da carapaça e comprimento do escudo cefálico, comprimento do pedúnculo ocular pelo comprimento do escudo cefálico, número de dentes na escama ocular, número de dentes na escama antenal, comprimento pela largura das quelas, relação dátilo/palma, queela/carpo, carpo/mero dos quelípodos, comparação da largura e comprimento entre queela esquerda e direita, relação dátilo/carpo, dátilo/própodo e carpo/mero do segundo e terceiro pereópodo, número de dentes no dátilo, própodo e carpo do quarto pereópodo, formato dos urópodes e número de dentes no telson) mostraram grande sobreposição entre elas, sendo ineficientes para diferenciá-las. Além disso, alguns caracteres sugeridos na literatura para identificação de espécies de *Isocheles* – e.g. listras longitudinais nos pedúnculos oculares (WESTERVELT, 1967); quelípodos iguais e cerdas pareadas no flagelo antenal (GUZMÁN, 2004); quarto pereópodo subquelado e pleópodos ímpares (WICKSTEN, 2008); número de dentes no quarto pereópodo (WICKSTEN, 2012) – apesar de úteis para diferenciar *Isocheles* de outros gêneros, não se mostraram eficazes para a diferenciação entre espécies de *Isocheles*. Os caracteres mais informativos para a identificação de *Isocheles* foram: número de dentes no segundo segmento da antena, formato da palma dos quelípodos, intensidade e distribuição de

cerdas na quela, ornamentação da quela e do carpo dos quelípodos e formato do sulco pós-frontal.

Vários dos exemplares analisados provenientes de coleções estavam identificados incorretamente (e.g. *I. sawayai* – CCDB 308, CCDB1183 e MCZ 12984: identificados como *I. wurdemanni*; *I. pacificus* – MCZ 1126: identificado como *I. aequimanus*; *I. pilosus* – MNHN-Paris 9881: identificado como *I. aequimanus*; *I. pacificus* – NHM 1972-1: identificado como *I. pilosus*), o que deixa muito clara a dificuldade de delimitação de cada uma das cinco espécies de *Isocheles*, mesmo com a identificação sendo feita por especialistas conceituados. Tais inconsistências na identificação foram percebidas por meio de minuciosa análise comparativa entre vários espécimes, da análise das descrições originais e ilustrações nelas contidas e com auxílio de análise molecular. Os holótipos de *I. sawayai* (MNHN-IU-2008-14963) e lectótipo de *I. pacificus* (MNHN-IU-2008-14965) também foram analisados. Os exemplares tipo de *I. aequimanus* e *I. pilosus* foram perdidos, e o holótipo de *I. wurdemanni* (MCZ 532) não estava documentado como tal até o presente estudo. A análise de material tipo é um passo importante para revisões taxonômicas e para esclarecer dúvidas quanto à identificação das espécies, porém o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica prevê casos como este (KRELL; MARSHALL, 2017). Apesar de ser desejável a existência de um espécime físico que carregue o nome da espécie, a destruição ou perda destes espécimes não os invalida como tipo, e a designação de neótipos (Art. 75 do código) só é recomendada se houver problemas taxonômicos incapazes de serem solucionados apenas com os registros desses espécimes (e.g. descrições, fotos, ilustrações) (ICZN, 1999). Desta forma, a designação de neótipos não é aconselhada para *I. aequimanus* e *I. pilosus* uma vez que os problemas surgidos até o momento foram sanados por meio da consulta de descrições e desenhos.



### **Dados moleculares**

Foram geradas 11 sequências de *Isocheles* (1 de *I. pacificus*, 2 de *I. pilosus*, 7 de *I. sawayai* e 1 de *Isocheles* sp. nov.) e 2 de *Loxopagurus* do marcador 16S, com 546 pares de base; 9 sequências de *Isocheles* (1 de *I. pacificus*, 2 de *I. pilosus* e 6 de *I. sawayai*) e 4 de *Loxopagurus* do marcador COI, com 644 pares de base; 15 sequências de *Isocheles* (3 de *I. pacificus*, 2 de *I. pilosus*, 7 de *I. sawayai*, 2 de *I. wurdemanni* e 1 de *Isocheles* sp. nov.) e 9 de *Loxopagurus* do marcador H3, com 336 pares de base.

Os modelos de substituição selecionados pelo jModelTest foram TPM1uf+ $\Gamma$ +I para 16S, TPM2uf+ $\Gamma$ +I para COI e TIM2+ $\Gamma$ +I para H3. Os modelos de substituição de bases selecionados pelo Critério de Informação Akaike (AIC) e pelo Critério de Informação Bayesiana (BIC) foram semelhantes, e optou-se por utilizar os parâmetros fornecidos pelo AIC.

Representantes de 12 gêneros de Diogenidae, que não *Isocheles* e *Loxopagurus*, e sequências de Coenobitidae, Paguridae e Parapaguridae foram acrescentadas às análises de acordo com a disponibilidade no GenBank para cada marcador. Paguridae e Parapaguridae foram utilizadas como grupo externo nas análises, por sua proximidade com Diogenidae. A inclusão de Coenobitidae se deu por também estar proximamente relacionada a esta família (BRACKEN-GRISSOM et al., 2013). Este trabalho não tem a pretensão de discutir a monofilia e as relações dentro de Diogenidae, apenas contextualizar o posicionamento de *Isocheles* em relação a *Loxopagurus* na família. A discussão das relações filogenéticas entre as famílias de Anomura é complexa e o aparecimento de novas propostas é constante (para detalhes, consultar BRACKEN-GRISSOM et al., 2013 e NOEVER; GLENNER, 2017).

As árvores obtidas por inferência bayesiana e máxima verossimilhança apresentaram topologias semelhantes para os marcadores utilizados (16S, COI, H3 e matriz concatenada dos 3 genes). Em todos os casos, *Isocheles* e *Loxopagurus* mostram-se grupos irmãos,

monofiléticos (Fig. 8). As divergências genéticas (p-distance) entre *Loxopagurus* e *Isocheles* variaram de 9,57 a 12,5% para 16S, 13,2 a 16,7% para COI e 3,19 a 4,5% para H3, enquanto a variação interespecífica dentro do gênero *Isocheles* foi de 4,47 a 9,2% para 16S, 12,75 a 16,8% para COI e 0,40 a 2,1% para H3. A variação intraespecífica para *Isocheles* foi de 0 a 0,6% para 16S, 0 a 1,24% para COI e 0 a 0,5% para H3, e para *Loxopagurus* essa variação foi de 0 a 0,2% para 16S, 0 a 0,8% para COI e 0% para H3. A variação entre os gêneros da família Diogenidae foi de 13,95 a 31,1% para 16S, 15,16 a 24,8% para COI e 4,96 a 16,7% para H3 (Figs. 9, 10 e 11). Dessa forma, apesar de os valores de divergência genética entre os gêneros *Loxopagurus* e *Isocheles* terem sido menores do que entre os gêneros de Diogenidae analisados, esses valores foram maiores do que entre as espécies de *Isocheles* para o gene 16S e H3. Houve sobreposição desses valores para o gene COI, porém este é um gene pouco conservado e apresenta valores altos de variação, mesmo entre espécies (HARRISON, 2004), sendo os genes 16S e H3 os que demonstram de forma mais clara relações interespecíficas e intergenéricas. Estes valores de divergência entre os grupos *Isocheles* e *Loxopagurus*, aliados a seu posicionamento nas árvores indicam a validade taxonômica dos gêneros, corroborando Mantelatto et al. (2006), agora feito com base em valores de divergência ainda maiores do que os encontrados pelos autores no estudo de 2006 (divergência entre *Isocheles* e *Loxopagurus* igual a 9,8% para 16S).

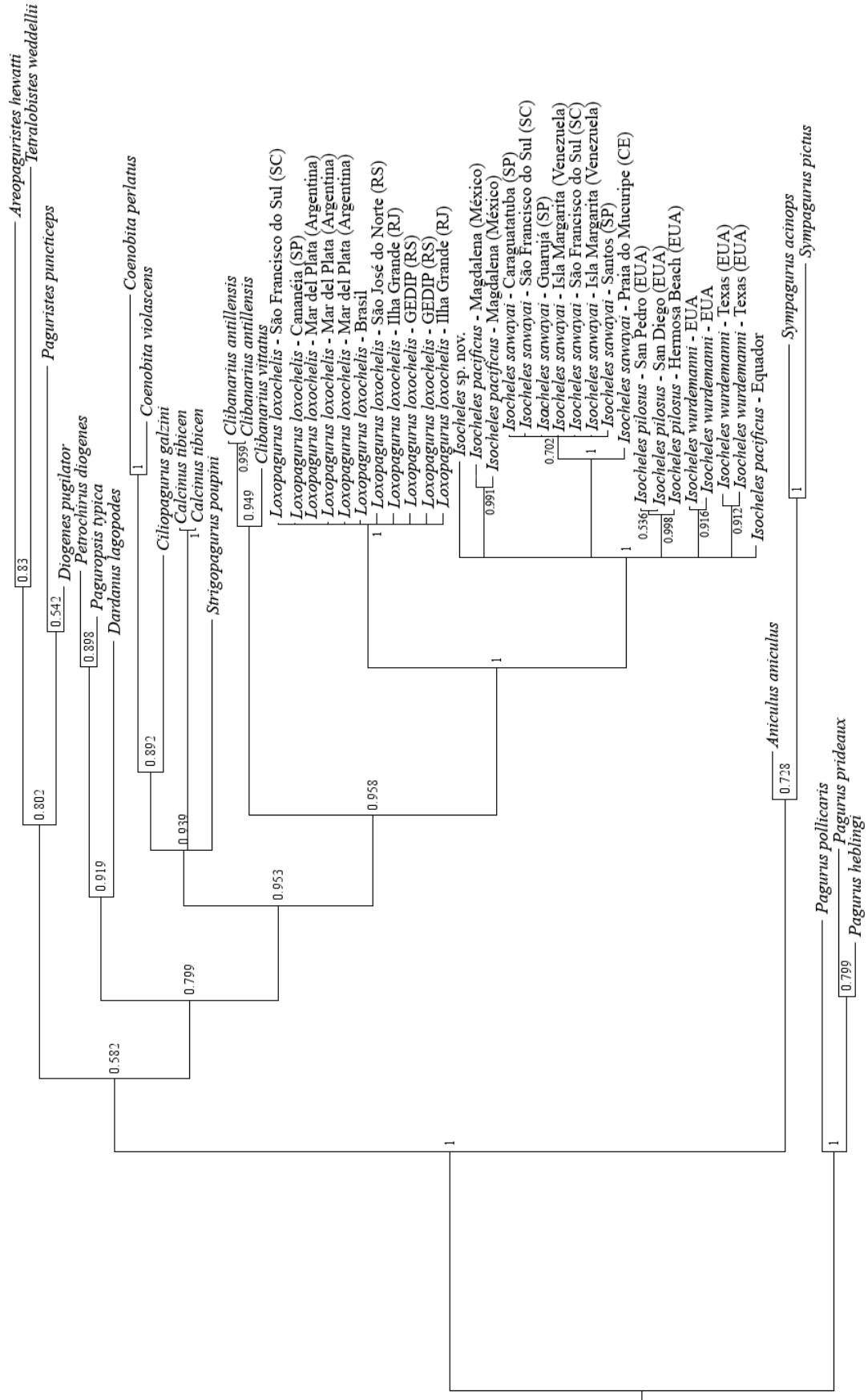


Figura 8 – Árvore obtida por inferência Bayesiana com base nos genes 16S, H3 e COI concatenados. Valores nos nós correspondem às probabilidades *a posteriori*. Fonte: Vera-Silva (2018).

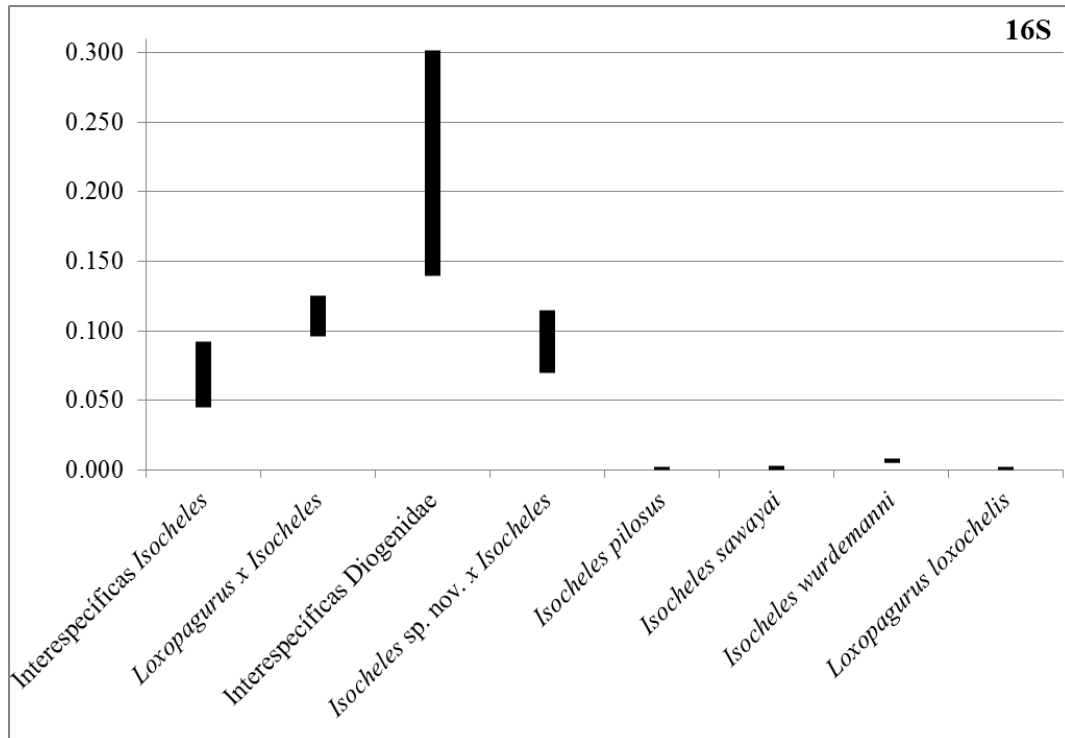


Figura 9 – Intervalos de divergência genética (p-distance) para 16S. Fonte: Vera-Silva (2018).

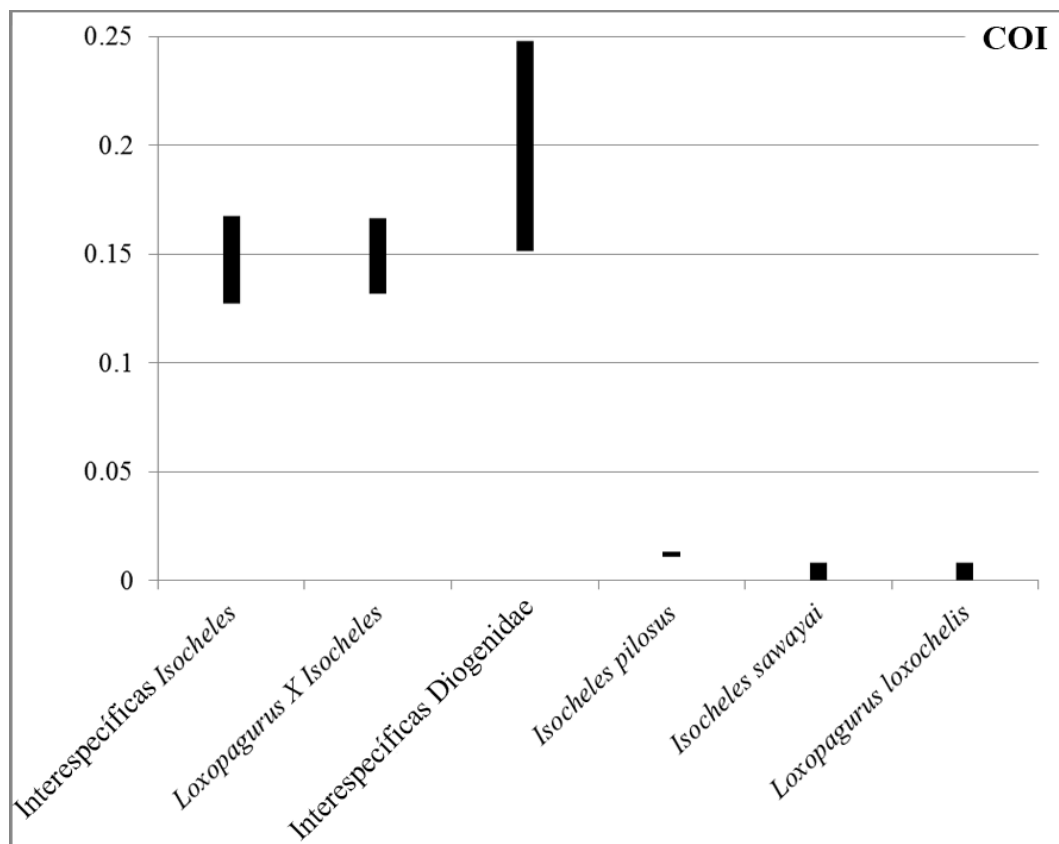


Figura 10 – Intervalos de divergência genética (p-distance) para COI. Fonte: Vera-Silva (2018).

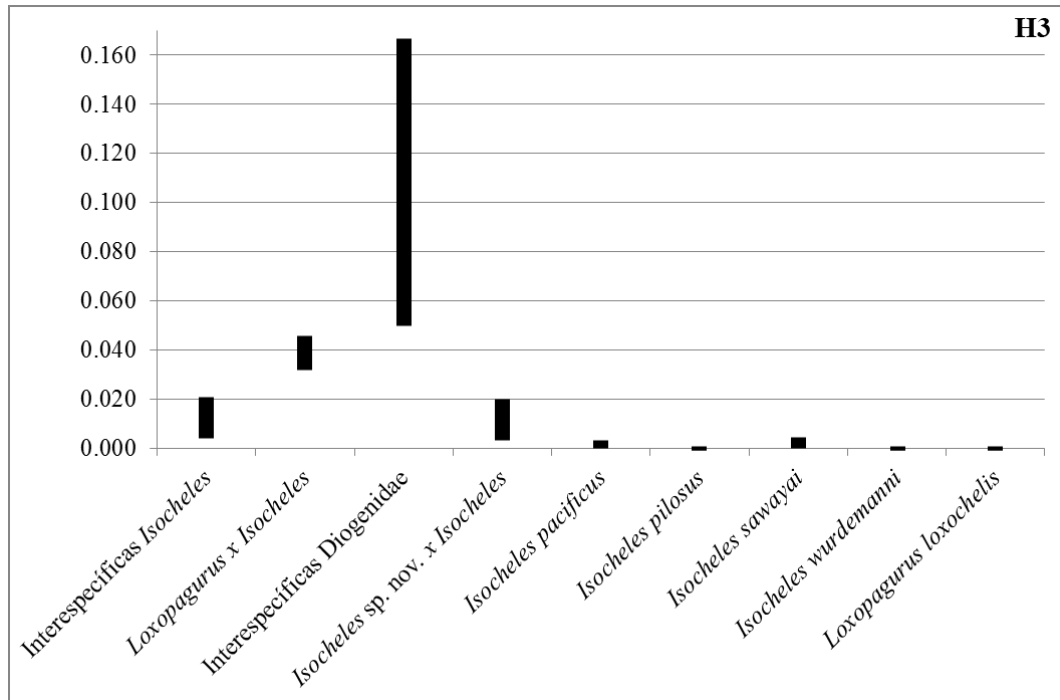


Figura 11 – Intervalos de divergência genética (p-distance) para H3. Fonte: Vera-Silva (2018).

Apesar de indicar alguns agrupamentos, o marcador nuclear H3 não foi muito resolutivo para as relações entre as espécies de *Isocheles* (Fig. 12). Esse menor poder de resolução se deve ao fato de H3, por ser um gene nuclear, ser mais conservado (COLGAN et al., 1998; TOON et al., 2009), havendo pouca variação entre as sequências das diversas espécies analisadas. Já os marcadores mitocondriais 16S (Fig. 13) e COI (Fig. 14) mostraram que *I. sawayai*, *I. wurdemanni*, *I. pilosus* e *I. pacificus* formam cada uma um grupo monofilético. Infelizmente, *I. aequimanus* não pode ser incluído nestas análises pois, apesar dos esforços, não houve êxito na amplificação de nenhum dos genes para esta espécie.

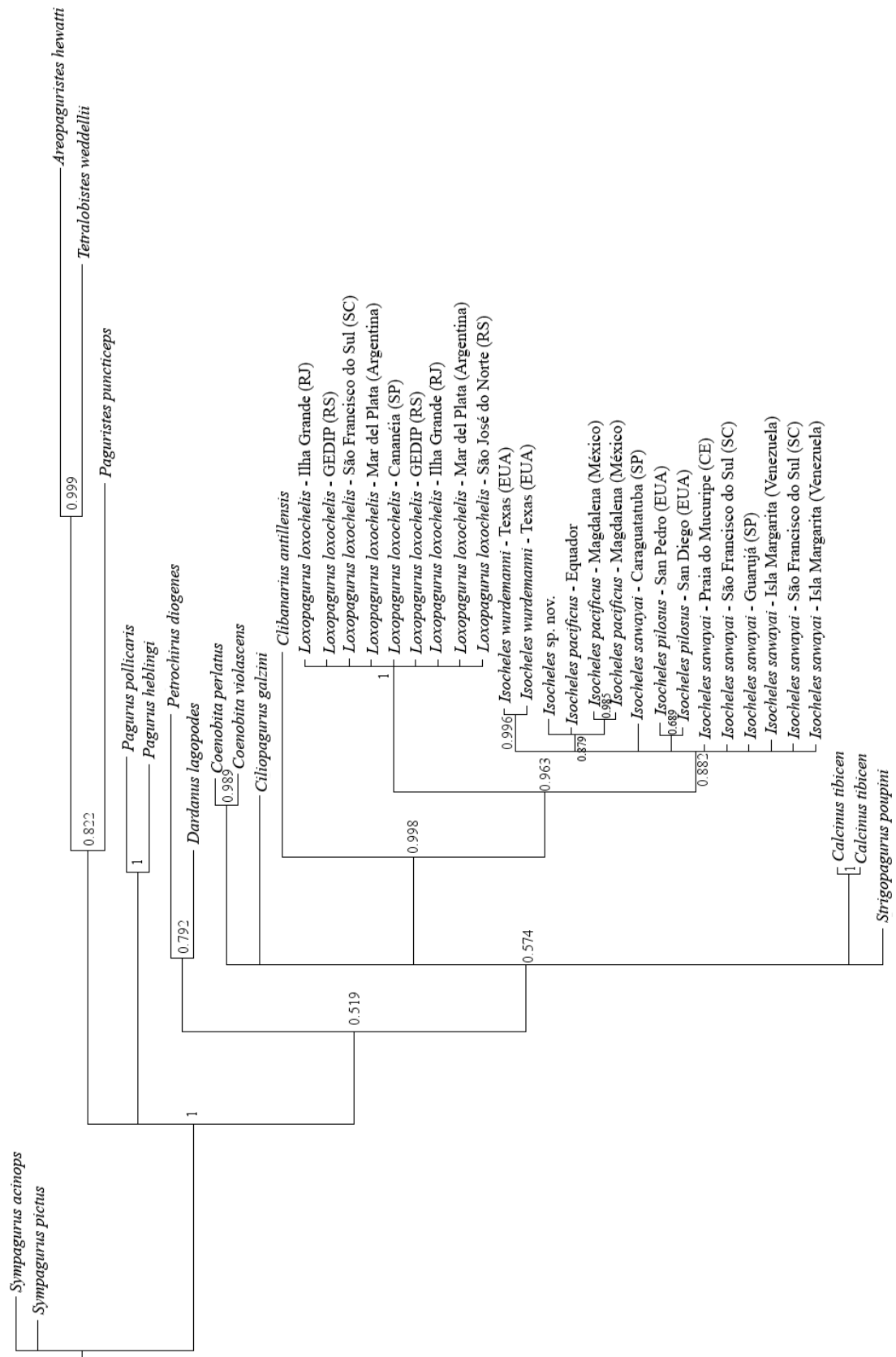


Figura 12 – Árvore obtida por inferência Bayesiana com base no gene H3. Valores nos nós correspondem às probabilidades *a posteriori*. Fonte: Vera-Silva (2018).

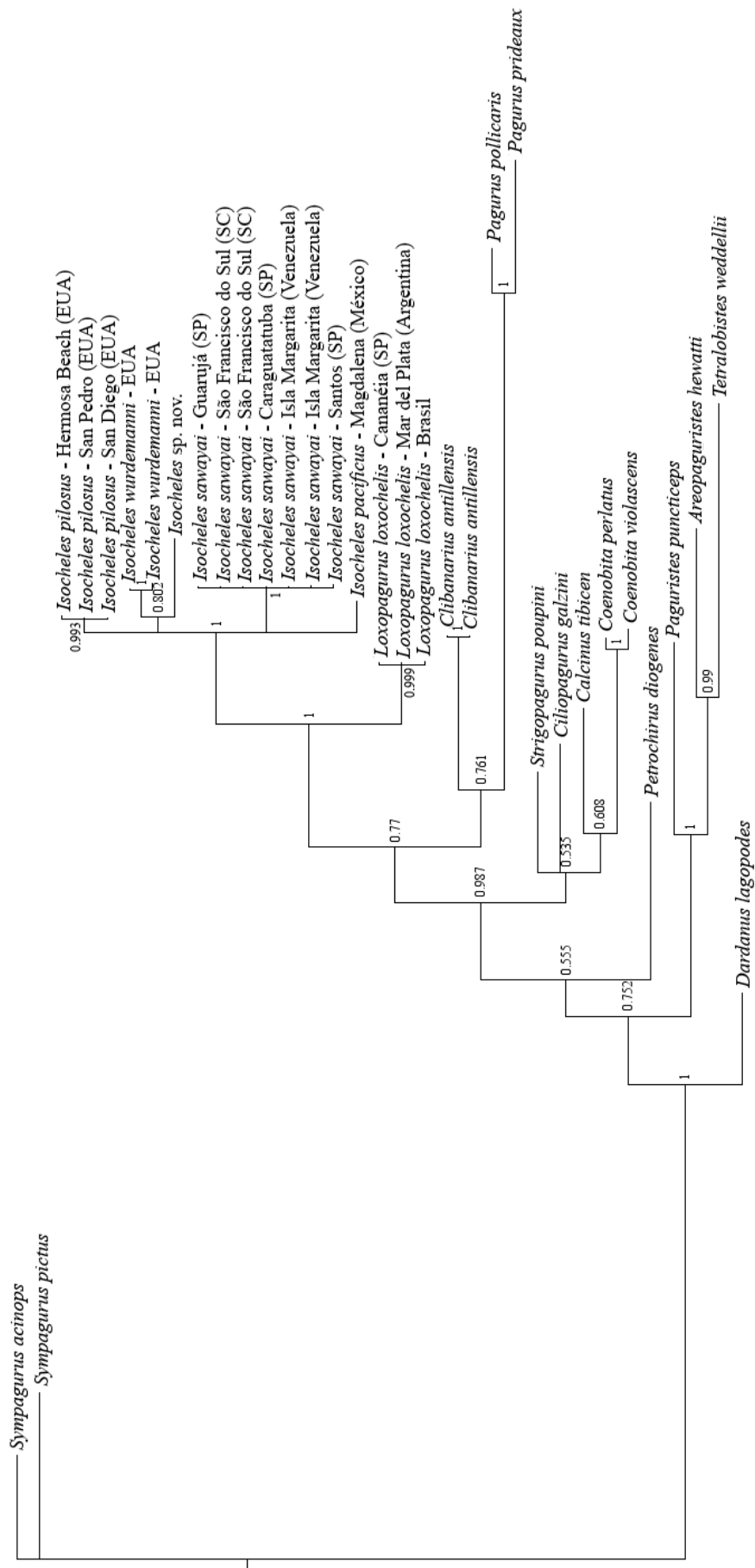


Figura 13 – Árvore obtida por inferência Bayesiana com base no gene 16S. Valores nos nós correspondem às probabilidades *a posteriori*. Fonte: Vera-Silva (2018).

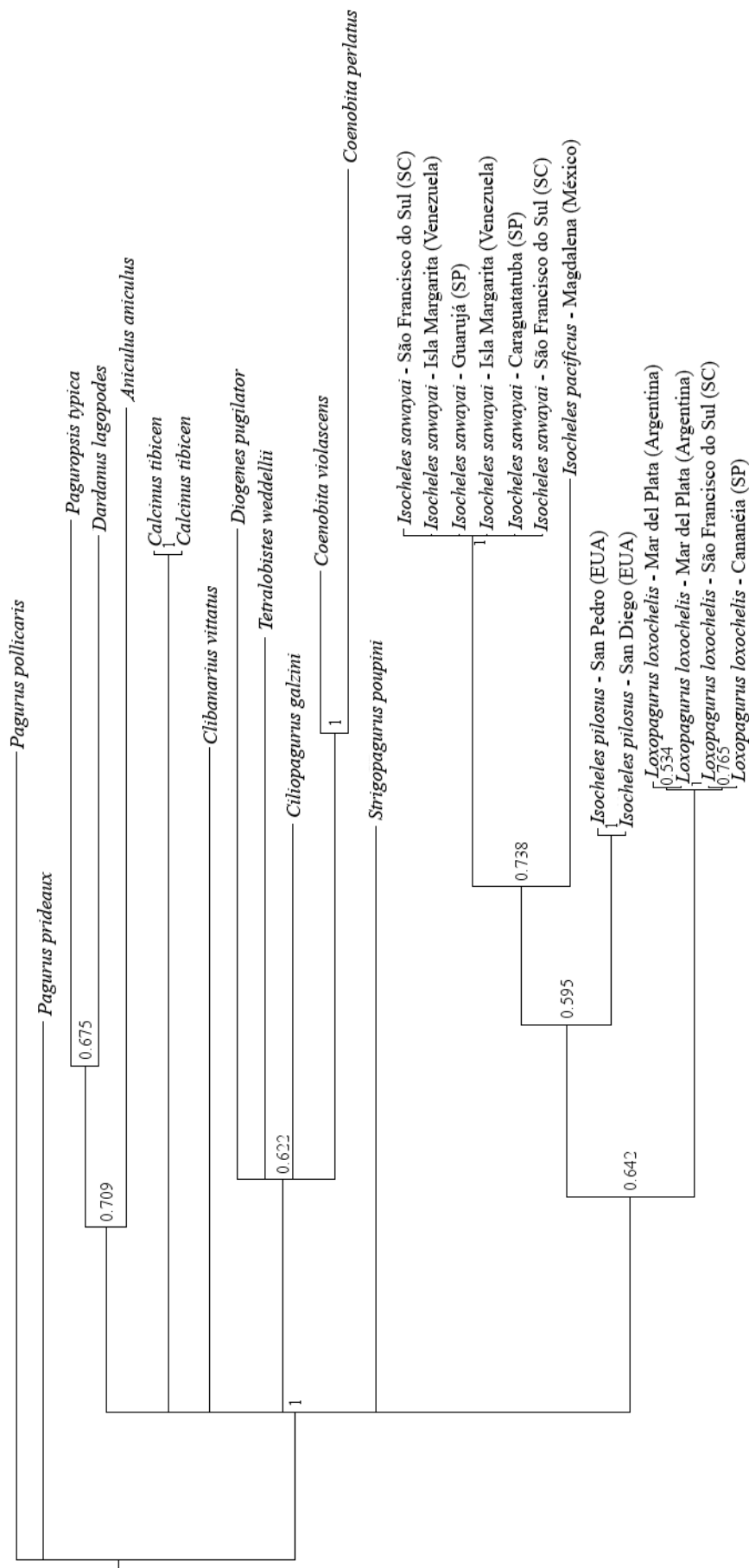


Figura 14 – Árvore obtida por inferência Bayesiana com base no gene COI. Valores nos nós correspondem às probabilidades *a posteriori*. Fonte: Vera-Silva (2018).



**Isocheles sp. nov.**

O espécime *Isocheles* sp. nov. se mostrou mais proximamente relacionado a *I. wurdemanni* com base no marcador 16S, apresentando entre 7,2 e 7,8% de divergência genética desta espécie, sendo a divergência dentre os espécimes de *I. wurdemanni* igual a 0,6% (Fig. 9). Já com base no marcador H3, *Isocheles* sp. nov. apresentou-se mais proximamente relacionado a *I. pacificus*, com divergência entre 0,3 e 0,6%, sendo a divergência intraespecífica de *I. pacificus* de 0,0 a 0,3% (Fig. 11). A divergência genética entre este indivíduo e as demais espécies de *Isocheles* variou de 6,99 a 11,5% para 16S e de 0,31 a 2,0% para H3, valores condizentes com divergências interespecíficas para o gênero. Após análise morfológica, verificou-se grande semelhança deste espécime com *I. pacificus*, contudo, a morfologia da quela deste animal apresentou diferenças, não somente de *I. pacificus*, mas de todas as espécies de *Isocheles*. Os quelípodos deste espécime não apresentam cerdas ou espinhos, apenas tubérculos por toda a superfície, a base da palma é expandida e há estreitamento abrupto no final da palma, imediatamente antes dos dedos. Sendo assim, a proposição de uma nova espécie de *Isocheles* para este indivíduo do Golfo de Nicoya é sugerida.

***Isocheles* sp. nov. VERA-SILVA; MANTELATTO, 2018**

(Figs. 15, 16, 17F, 18F e 19F)

**Material analisado:** Holótipo. Rio Barranca, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 16/01/1998, col. Vargas, R., 1 ♂, CEC 5,38 mm (UCR 2207-03).

**Diagnose:** rostró curto, triangular, de mesmo tamanho que as projeções laterais; largura do escudo cefálico semelhante ao comprimento, com cerdas e pequenos espinhos, laterais paralelas; sulco pós-frontal transverso em W, com vértices arredondados; 2 pequenos espinhos na margem interna do segundo segmento da antena; duas cerdas em cada segmento

do flagelo antenal; quelípodos subiguais; quelas oblongas; lateral externa da palma convexa, forte abaulamento na base da palma; tubérculos na quela, sem espinhos; tubérculos e cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos menores que os da crista dorsal.



Figura 15 – *Isocheles* sp. nov. (UCR 2217-03), vista dorsal e ventral. Fonte: Vera-Silva (2018).

Descrição do holótipo: Rostro curto, triangular, de tamanho semelhante às projeções laterais, sem ultrapassá-las; 2 pequenos espinhos em cada uma das projeções laterais; escudo cefálico de largura semelhante ao comprimento (relação largura/comprimento igual a 0,93); região anterior da carapaça entre o rostro e as projeções laterais côncava; sulco pós-frontal transversal em forma de W, no centro da porção distal do escudo cefálico, com vértices arredondadas, descontinuidade no centro do W; margens anterolaterais levemente inclinadas; laterais paralelas, levemente convexas; sulco cervical profundo; tufo de cerdas com pequenos espinhos na base distribuídos pelo escudo cefálico; região posterior da carapaça 1,20 o comprimento do escudo cefálico. Pedúnculos oculares cilíndricos, mais curtos que o comprimento do escudo cefálico (relação pedúnculo/escudo cefálico  $3/4$ ), delgados, ligeiramente inflados na base; córneas pequenas, de mesma largura que os pedúnculos

oculares; 4 dentes na escama ocular, triangular com margem íngreme (Figs. 16A e 19F). Pedúnculos antenulares ultrapassam a córnea; seguimentos com cerdas esparsas dorsalmente; palpo no último seguimento, com  $2/3$  do comprimento do flagelo antenular; flagelo antenular curto, alcança até o início do carpo dos quelípodos, muitas cerdas na região ventral. Pedúnculos antenais de mesmo tamanho que os oculares, não ultrapassam a córnea; fileira de dentículos na margem distal do primeiro segmento; margem latero-distal do segundo segmento arredondada, com 2 pequenos espinhos, 1 espinhos na lateral externa distal bem proeminente (Figs. 16B e 18F); projeção na face ventral do terceiro seguimento, alcança até o ápice do quarto segmento; quarto e quinto seguimentos com cerdas esparsas; flagelo antenal mais longo que o antenular, alcança até metade da palma dos quelípodos; duas cerdas em cada segmento do flagelo antenal, uma em cada lateral do ápice; escama antenal alcança o início do último segmento, com espinho terminal, 5 espinhos laterais, várias cerdas espalhadas pela escama.

Quelípodos: subiguais; quelas oblongas, lateral externa da palma convexa, com forte abaulamento na base da palma esquerda, lateral dos dedos reta; quela esquerda 1,25 vezes maior que a direita em comprimento e 1,5 vezes em largura; comprimento da quela esquerda 1,67 vezes a largura; comprimento da quela direita 2 vezes a largura; dedos 0,75 vezes o comprimento da palma; tubérculos e poucas cerdas curtas na quela, sem espinhos; dedos terminando em uma forte unha, se sobrepõem quando fechados; tubérculos por toda a face cortante; quela 1,4 vezes o comprimento do carpo; carpo de mesmo tamanho que o mero; uma fileira de espinhos na crista dorsal do carpo; tubérculos e cerdas na superfície dorsolateral do carpo, uma fileira longitudinal de espinhos, menores que os da crista dorsal (Figs. 16C e 17F); poucos espinhos pequenos na metade distal da crista dorsal do mero; cerdas na crista dorsal e superfície ventral do mero. Segundos pereópodos: dáctilo 1,48 vezes o comprimento do própodo e 1,90 o carpo; carpo 0,87 vezes o comprimento do mero. Terceiros pereópodos:

dáctilo 1,56 vezes o comprimento do própodo e 2,15 vezes o carpo; carpo 0,97 vezes o mero. Segundo e terceiro pereópodos delgados e longos; dáctilo curvado ventralmente, levemente torcido, ultrapassa os quelípodos, com duas fileiras de cerdas ventrolaterais curtas, ápice com unha córnea; dentículos pouco proeminentes e poucas cerdas na região dorsal do dáctilo e do própodo; cerdas mais longas no terço proximal da região ventral do própodo; pequenos espinhos na superfície dorsal do carpo, cerdas longas esparsas na superfície dorsal; pequenos espinhos na superfície dorsal do mero do terceiro pereópodo, cerdas longas esparsas nas superfícies dorsal e ventral do segundo e terceiro pereópodos. Quarto pereópodo subquelado; processo preungual no dáctilo, 2 pequenos espinhos na margem externa; raspador propodal bem desenvolvido, várias fileiras de escamas na superfície do dedo fixo, 3 espinhos na palma; 7 espinhos na crista dorsal do carpo; cerdas em todos os segmentos, mais longas e concentradas dorsalmente (Fig. 16D). Quinto pereópodo quelado, cerdas longas, predominantes na face dorsal, mais concentradas no ápice; raspador propodal na face ventral de todo o dedo fixo e dáctilo.

Quatro pleópodos ímpares no abdome, cobertos por muitas cerdas plumosas; exopodito longo e endopodito muito reduzido.

Telson assimétrico, lado esquerdo maior que o direito, nítida fissura mediana, superfície dorsal globular lisa, lobos anteriores com longas cerdas laterais; 6 espinhos maiores na margem esquerda; 1 espinho maior na margem direita; cerdas e pequenos espinhos por todo o contorno (Fig. 16E). Urópodes assimétricos; esquerdo com dois lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsoproximal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior; urópode direito bem reduzido, com 3 lobos, cada um com várias fileiras de escamas córneas formando um raspador na face dorsal, cerdas por toda margem, lobo proximal maior.

Gonóporos nas coxas do quinto par de pernas ambulatórias, margens com cerdas.

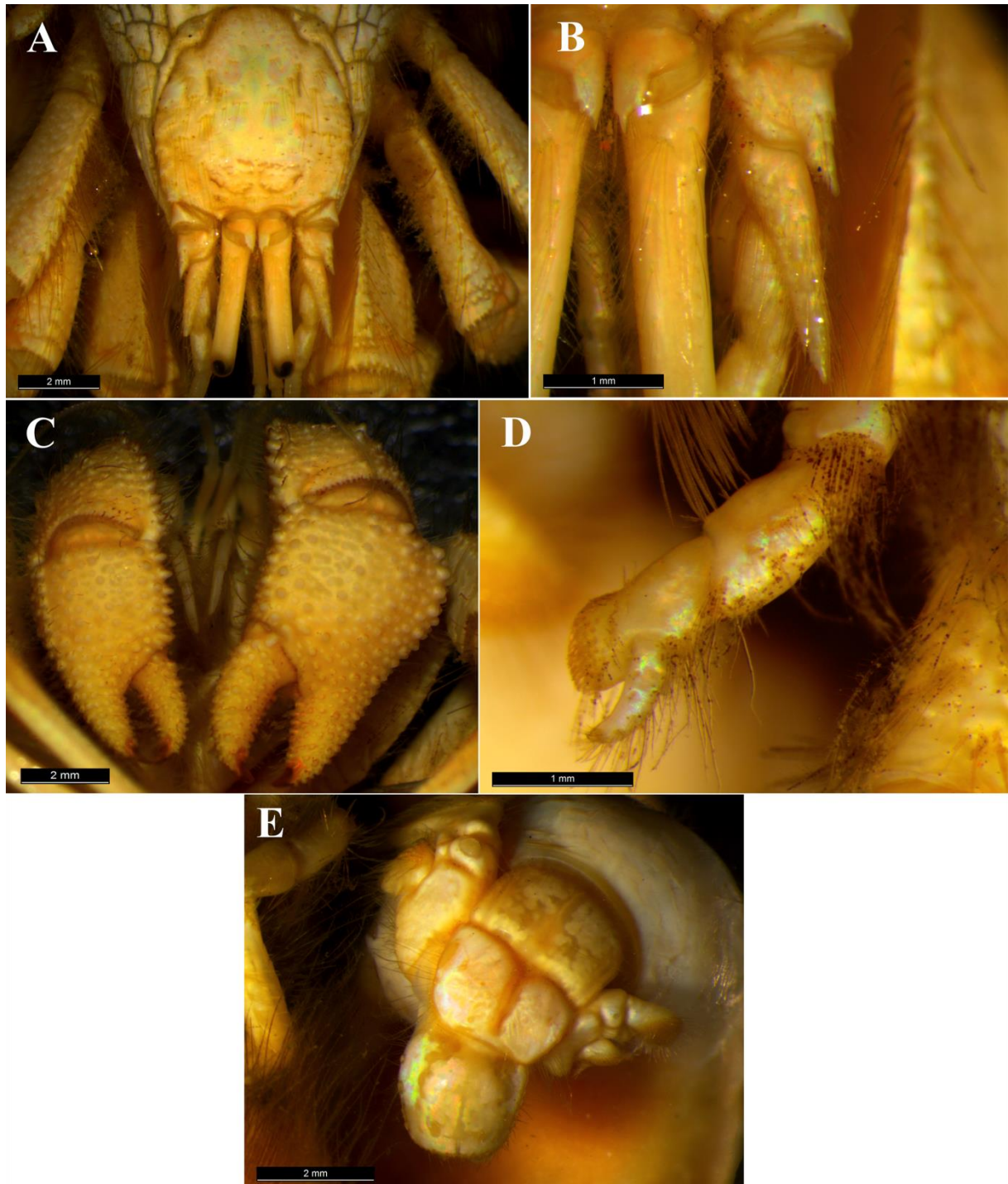


Figura 16 – Detalhes *Isocheles* sp. nov. (UCR 2217-03). A. Escudo cefálico e pedúnculos oculares, vista dorsal. B. Segundo segmento da antena e escama antenal, vista dorsal. C. Face dorsal das quelas direita e esquerda. D. Quarto pereópodo, vista dorsolateral. E. Telson, vista dorsal. Fonte: Vera-Silva (2018).

Localidade tipo: Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Observações: Esta nova espécie apresenta grandes semelhanças com *I. pacificus* e *I. wurdemanni*, porém, diferentemente de todas as cinco espécies validas, *Isocheles* sp. nov. não

apresenta espinhos na quela, apenas tubérculos. Além disso, há poucas cerdas curtas na quela e abaulamento bem evidente na base da palma esquerda, posicionamento que difere do abaulamento visto nos quelípodos de *I. pilosus*, mais intenso entre o centro e o ápice da palma.

Chave de identificação para *Isocheles*

1. Quela apresenta espinhos e/ou dentes, lateral da quela uniformemente convexa da base da palma ao ápice dos dedos ou abaulamento mais proeminente entre o centro e o ápice da palma dos quelípodos (Figs. 17A-E).....2
  - Quela sem espinhos ou dentes, abaulamento mais proeminente na base da palma dos quelípodos (Fig. 17F).....*Isocheles* sp. nov.
2. Segundo segmento da antena com entre 6 e 9 dentes em formato de leque na lateral interna (Fig. 18A); 6 espinhos na superfície dorsolateral do mero dos quelípodos, próximos a crista dorsal; quela com escassas cerdas curtas, tubérculos na face dorsal e maior concentração de cerdas longas e espinhos nas laterais (Fig. 17A).....*Isocheles aequimanus*
  - Segundo segmento da antena com 4 ou menos dentes (Figs. 18B-F); sem espinhos na superfície dorsolateral do mero dos quelípodos; pilosidade igualmente distribuída pela face dorsal e laterais da quela (Figs. 17B-E).....2
3. Quela e carpo com predominância de tubérculos (ou dentes de topo arredondado) a espinhos; fileira longitudinal de espinhos na superfície dorsolateral do carpo dos quelípodos, menos proeminentes que os espinhos da crista dorsal; tubérculos no restante da superfície dorsolateral do carpo (Figs. 17B e 17E).....3
  - Quela e carpo com predominância de espinhos a tubérculos; fileira longitudinal de espinhos na superfície dorsolateral do carpo dos quelípodos, tão proeminentes quanto

- os espinhos da crista dorsal; espinhos no restante da superfície dorsolateral do carpo (Figs. 17C e 17D).....4
4. Quela apresenta 3 fileiras de espinhos pontiagudos na superfície dorsal (Fig. 17B); sulco pós-frontal transverso em W, com vértices arredondados (Fig. 19B)..*I. pacificus*
- Quela apresenta apenas tubérculos ou dentes de topo arredondado (Fig. 17D); sulco pós-frontal transverso em W, profundo e com vértices bem marcados (Fig. 19D).....*I. wurdemanni*
5. Palma do quelípodo esquerdo com abaulamento na base e estreitamento no ápice, imediatamente antes dos dedos (Fig. 17C).....*I. pilosus*
- Lateral externa da quela sem abaulamento, reta do centro da palma até o ápice dos dedos (Fig. 17E).....*I. sawayai*

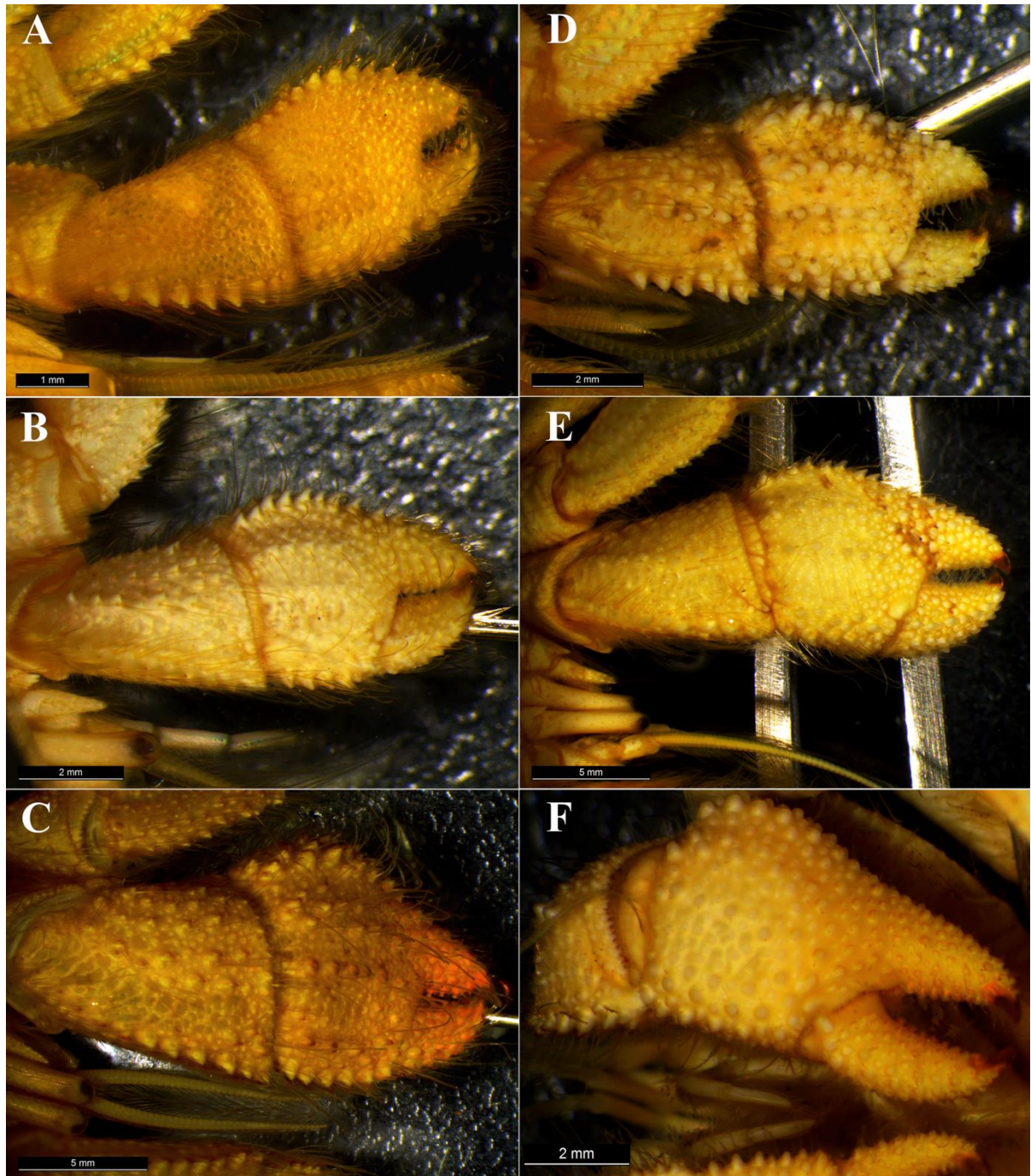


Figura 17 – Padrão de quelas para as espécies de *Isocheles*, quela esquerda. A. *Isocheles aequimanus*, vista dorsal (CCDB 1807). B. *Isocheles pacificus*, vista dorsal (UCR 1523). C. *Isocheles pilosus*, vista dorsal (MNHN-Paris IU-2016-9702). D. *Isocheles sawayai*, vista dorsal (CCDB 3689). E. *Isocheles wurdemanni*, vista dorsal (MCZ 532). F. *Isocheles* sp. nov., vista dorsal (UCR 2217-03). Fonte: Vera-Silva (2018).



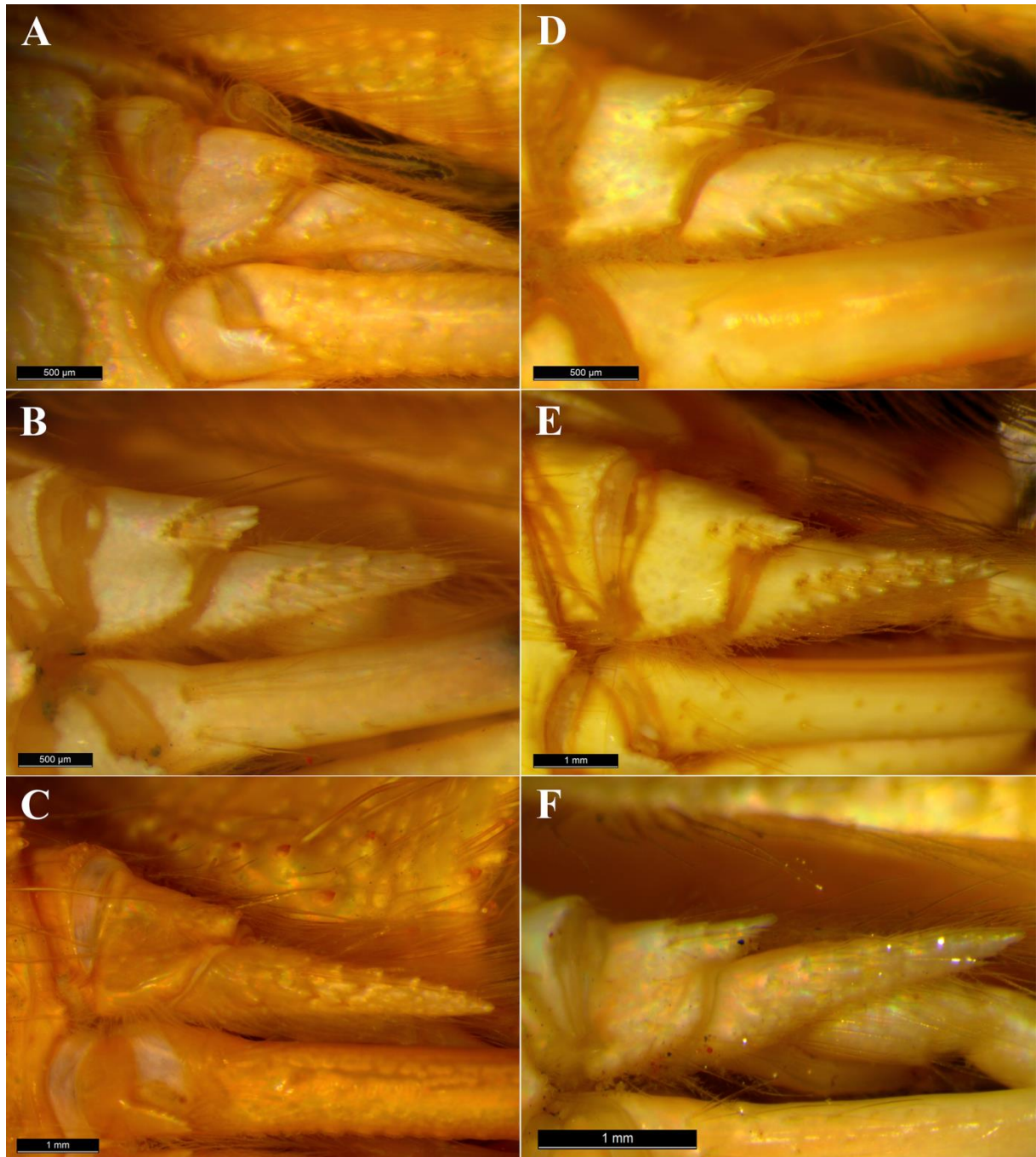


Figura 18 – Segundo segmento da antena das espécies de *Isocheles*, lado esquerdo. A. *Isocheles aequimanus*, vista dorsolateral (CCDB 1807). B. *Isocheles pacificus*, vista dorsolateral (UCR 1523). C. *Isocheles pilosus*, vista dorsolateral (MNHN-Paris IU-2016-9702). D. *Isocheles sawayai*, vista dorsolateral (CCDB 3689). E. *Isocheles wurdemanni*, vista dorsolateral (MCZ 532). F. *Isocheles* sp. nov., dorsolateral (UCR 2217-03). Fonte: Vera-Silva (2018).

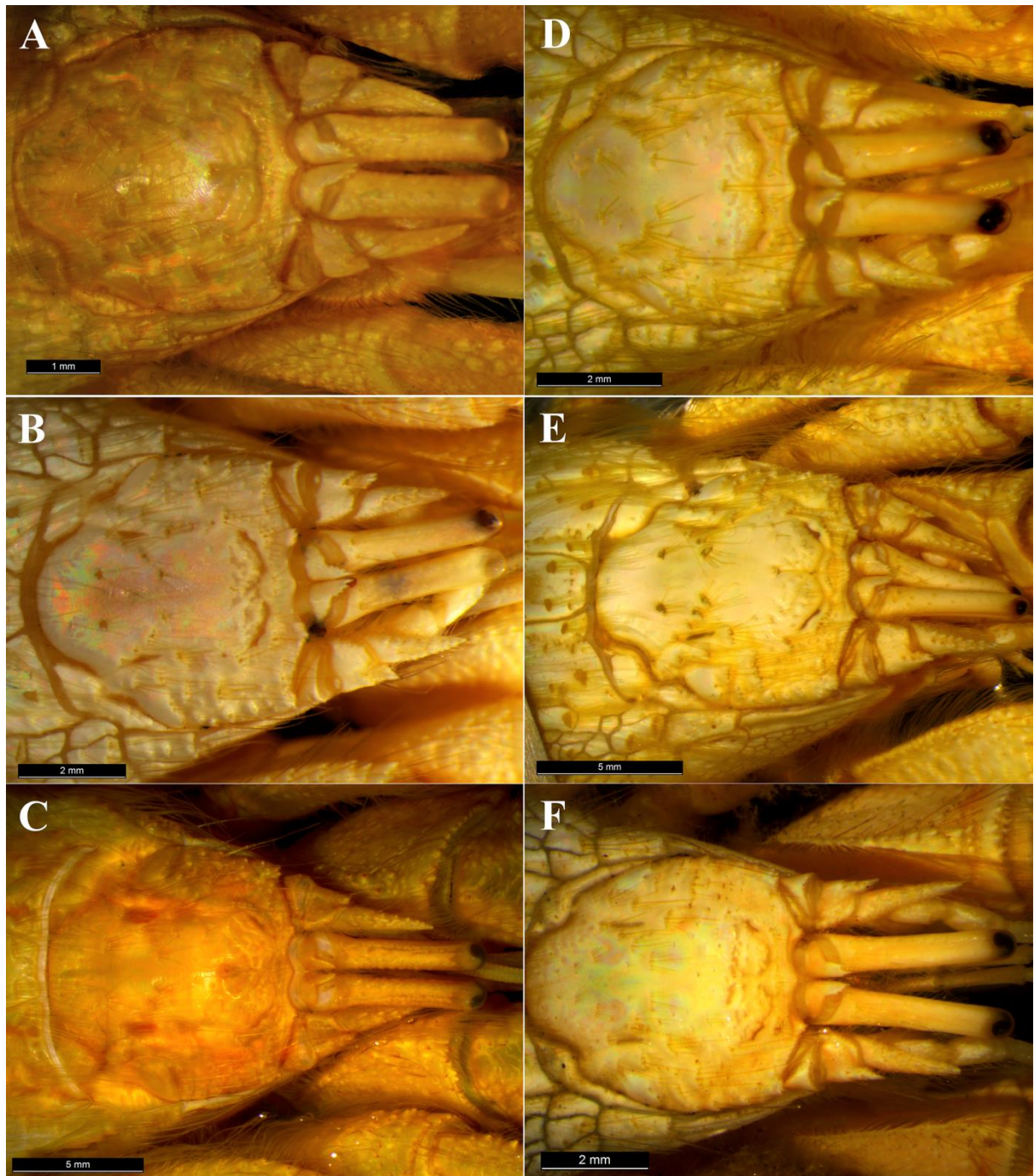


Figura 19 – Escudo cefálico das espécies de *Isocheles*. A. *Isocheles aequimanus*, vista dorsal (CCDB 1807). B. *Isocheles pacificus*, vista dorsal (UCR 1523). C. *Isocheles pilosus*, vista dorsal (MNHN-Paris IU-2016-9702). D. *Isocheles sawayai*, vista dorsal (CCDB 3689). E. *Isocheles wurdemanni*, vista dorsal (MCZ 532). F. *Isocheles* sp. nov., vista dorsal (UCR 2217-03). Fonte: Vera-Silva (2018).

## CONCLUSÕES

As análises morfológicas e moleculares corroboraram a validade taxonômica de *Isocheles* e *Loxopagurus* como dois gêneros distintos, com base nas diferenças no escudo cefálico e nos quelípodos, na topologia das árvores e nas distâncias genéticas. Estes gêneros são grupos irmãos e, assim como as espécies englobadas por eles, são monofiléticos.

Embora dois dos tipos das cinco espécies estejam perdidos, não é necessária a designação de neótipos, uma vez que as dúvidas taxonômicas surgidas até o momento puderam ser sanadas pelas descrições e desenhos disponíveis destes espécimes. Além disso, as análises moleculares apontaram para a existência de uma sexta espécie de *Isocheles*, que foi corroborada pela análise morfológica.

Apesar de bastante semelhantes, as espécies de *Isocheles* são distinguíveis pela forma do sulco pós-frontal transversal, que apresenta vértices arredondados em *I. aequimanus*, *I. pacificus*, *I. pilosus* e *Isocheles* sp. nov., enquanto em *I. sawayai* e *I. wurdemanni* os vértices são mais marcados; pela ornamentação dos quelípodos, com pelo menos 6 espinhos na extremidade distal da face dorsolateral do mero em *I. aequimanus*, ausentes nas demais espécies; quela e face dorsolateral do carpo com predominância de espinhos pontiagudos em *I. pilosus* e *I. sawayai*; tubérculos com fileiras laterais e dorsais de espinhos ou dentes, menos proeminentes que nas outras espécies, em *I. pacificus* e *I. wurdemanni*; fileiras de espinhos apenas nas laterais da quela em *I. aequimanus*; e sem espinhos na quela em *Isocheles* sp. nov.; abaulamento abrupto entre o centro e o ápice da palma dos quelípodos de *I. pilosus*, enquanto nas demais espécies a lateral da quela é apenas levemente convexa e em *Isocheles* sp. nov. há abaulamento abrupto, porém na base da palma; e pelo número de dentes no segundo segmento da antena, entre 6 e 9 em *I. aequimanus* e 4 ou menos nas demais espécies.

## REFERÊNCIAS

- ABELE, L. G.; KIM, W. 1986. **An Illustrated Guide to the Marine Decapod Crustaceans of Florida**. Tallahassee, Florida: Florida State University. p. 225.
- ALCOCK, A. 1905. **Catalogue of the Indian decapod Crustacea in the collection of the Indian Museum**: Part II. Anomura. Fasciculus I. Pagurides. Calcutta: Trustees of the Indian Museum, xi. p. 193.
- AYÓN-PARENTE, M.; HENDRICKX, M. E. 2010. Species richness and distribution of hermit crabs of the family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the eastern Pacific. **Nauplius**, 18(1): 1-12.
- AYRES-PERES, L.; MANTELATTO, F. L. 2008. Patterns of distribution of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Moreira, 1901) (Decapoda, Diogenidae) in two coastal areas of southern Brazil. **Revista de Biología Marina y Oceanografía**, 43(2): 399-411.
- AYRES-PERES, L.; QUADROS, A. F.; MANTELATTO, F. L. 2012. Comparative analysis of shell occupation by two southern populations of the hermit *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda, Diogenidae). **Brazilian Journal of Oceanography**, 60(3): 299-310.
- BALDINGER, A. J. 1999. The Crustacean Collection at the Museum of Comparative Zoology, Harvard University. In: SCHRAM, F. R.; VAUPEL-KLEIN, J. C. (Ed.). **Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress**. Amsterdam, the Netherlands: 1998. Vol. 1, p. 45-59.
- BIAGI, R.; MEIRELES, A. L.; SCALZO, M. A.; MANTELATTO, F. L. 2006. Comparative study of shell choice by the southern endemic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* from Brazil and Argentina. **Revista Chilena de Historia Natural**, 79: 481-487.
- BORDWELL, C. 1991. Delay and Wreck of the Peacock: An Episode in the Wilkes Expedition. **Oregon Historical Quarterly**, 92(2): 119-198.

- BOSCHI, E. E. 1979. Geographic distribution of Argentinian marine decapod crustaceans. **Bulletin of the Biological Society of Washington**, 3: 134-143.
- BOUVIER, E. L. 1907. Crustacés Décapodes Nouveaux Recueillis à Païta (Pérou) par M. le Dr Rivet. **Extrait du Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle**, 2: 113-116.
- BRACKEN-GRISSOM, H. D.; CANNON, M. E.; CABEZAS, P.; FELDMANN, R. M.; SCHWEITZER, C. E.; AHYONG, S. T.; FELDER, D. L.; LEMAITRE, R.; CRADALL, K. A. 2013. A comprehensive and integrative reconstruction of the evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). **BMC Evolutionary Biology**, 13: 128.
- CARVALHO, F. L.; PILEGGI, L. G.; MANTELATTO, F. L. 2013. Molecular data raise the possibility of cryptic species in the Brazilian endemic prawn *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae). **Latin American Journal of Aquatic Research**, 41(4): 707-717.
- CHIRICHIGNO, N. 1970. Lista de crustáceos del Perú (Decapoda y Stomatopoda) con datos de su distribución geográfica. **Informe Instituto del Mar del Perú**, 35: 1-95.
- COELHO, P. A.; RAMOS, M. A. 1972. A constituição e a distribuição da fauna de decápodos do litoral leste da América do Sul entre as Latitudes de 5° N e 39° S. **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**, 12: 133-236.
- COELHO, P. A.; RAMOS-PORTO, M. 1987. Sinopse dos crustáceos decápodos brasileiros (famílias Callianassidae, Callianeidae, Upogebiidae, Parapaguridae, Paguridae, Diogenidae). **Trabalhos Oceanográficos**, 19: 27-53.
- COELHO, P. A.; SANTOS, M. F. A. 1980. Zoogeografia marinha do Brasil. I. Considerações gerais sobre o método e aplicação a um grupo de crustáceos (Paguros: Crustacea,

- Decapoda, superfamílias Paguroidea e Coenobitoidea). **Boletim do Instituto de Oceanografia de São Paulo**, 29 (2): 139-144.
- COLGAN, D. J.; MCLAUCHLAN, A.; WILSON, G. D. F.; LIVINGSTONE, S. P.; EDGECOMBE, G. D.; MACARANAS, J.; CASSIS, G.; GRAY, M. R. 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. **Australian Journal of Zoology**, 46: 419-437.
- COSTA, H. R. 1962. Ocorrência do gênero *Isocheles* Stimpson, na costa brasileira. **Centro de Estudos Zoológicos**, 17: 1-3.
- DANA, J. D. 1852. Crustacea. Part I. In: SHERMAN, C. (Ed.). **United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the command of Charles Wilkes, U.S.N.** Philadelphia. Vol. 13, p. 1-685.
- DANA, J. D. 1853. **On the classification and geographical distribution of Crustacea:** from the report on Crustacea of the United States Exploring Expedition under Captain Charles Wilkes, U.S.N., during the years 1838-1842. Philadelphia: C. Sherman. p. 1395-1592.
- DARRIBA, D.; TABOADA, G. L.; DOALLO, R.; POSADA, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, 9 (8): 772.
- ESTOUP, A.; LAGIARDÈR C. R.; PERROT, E.; CHOURROUT, D. 1996. Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, 5 (4): 295-298.
- FANTUCCI, M. Z.; BIAGI, R.; MANTELATTO, F. L. 2008. Shell occupation by the endemic western Atlantic hermit crab *Isocheles sawayai* (Diogenidae) from Caraguatatuba, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 68(4): 859-867.
- FANTUCCI, M. Z.; BIAGI, R.; MEIRELES, A. L.; MANTELATTO, F. L. 2009. Influence of biological and environmental factors on the spatial and temporal distribution of the

- hermit crab *Isocheles sawayai* Forest e Saint-Laurent, 1968 (Anomura, Diogenidae). **Nauplius**, 17(1): 37-47.
- FAUSTO-FILHO, J. 1970. Quarta Contribuição ao Inventário dos Crustáceos Decápodes Marinhos do Nordeste Brasileiro. **Arquivos de Ciências do Mar**, 10(1): 55-60.
- FOREST, J. 1964. Sur un nouveau genre de Diogenidae (Crustacea Paguridea) de l'Atlantique sud-américain, *Loxopagurus* gen. nov., établi pour *Pagurus loxochelis* Moreira. **Zoologische Mededelingen**, 39: 279-296.
- FOREST, J.; DE SAINT LAURENT, M. 1968. Campagne de la *Calypso* au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 6. Crustacés décapodes: pagurides. **Annales de l'Institut océanographique**, 45: 47-169.
- FRANCISCO, A. K.; GALETTI JUNIOR, P. M. 2005. Genetic distance between broodstocks of the marine shrimp *Litopenaeus vannamei* (Decapoda, Penaeidae) by mtDNA analyses. **Genetics and Molecular Biology**, 28 (2): 258-261.
- FRANSOZO, A.; BERTINI, G.; BRAGA, A. C. A.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2008. Ecological aspects of hermit crabs (Crustacea, Anomura, Paguroidea) off the northern coast of São Paulo state Brazil. **Aquatic Ecology**, 42(3): 437-448.
- GALINDO, L. A.; BOLANOS, J. A.; MANTELATTO, F. L. 2008. Shell utilization pattern by the hermit crab *Isocheles sawayai* Forest and Saint Laurent, 1968 (Anomura, Diogenidae) from Margarita Island, Caribbean Sea, Venezuela. **Gulf and Caribbean Research**, 20: 49-57.
- GUZMÁN, G. 2004. *Isocheles aequimanus* (Dana, 1852) (Decapoda, Anomura, Paguroidea): revalidación para la carcinofauna chilena. **Investigaciones Marinas**, 32 (2): 129-132.
- HAIG, J. 1955. The Crustacea Anomura of Chile: Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-1949. **Lunds Universitets Arsskrift**, 51(12): 1-68.

- HAIG, J.; HOPKINS, T. S.; SCANLAND, T. B. 1970. The shallow water anomuran crab fauna of southwestern Baja California, Mexico. **Transactions of the San Diego Society of Natural History**, 16(2): 12-31.
- HAIG, J.; WICKSTEN, M. K. 1975. First records and range extensions of the crabs in California waters. **Bulletin of the Southern California Academy of Sciences**, 74(3): 100-104.
- HALL, T. A. 2005. BioEdit 7.0.5. North Carolina State University, Department of Microbiology. [acesso 9 fev. 2018]. Disponível em: <<http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>>.
- HARRISON, J. S. 2004. Evolution, biogeography, and the utility of mitochondrial 16s and COI genes in phylogenetic analysis of the crab genus *Austinixa* (Decapoda: Pinnotheridae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 30: 743-754.
- HARVARD UNIVERSITY. 1873. **Annual report of the trustees of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, in Cambridge: together with the report of the director for 1872**. Boston: Wright; Potter, State Printers, p. 4-36.
- HEBLING, N. J.; MANTELATTO, F. L. M.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; FRANSOZO, A. 1994. Levantamento e distribuição de braquiúros e anomuros (Crustacea, Decapoda) dos sedimentos sublitorais da região de Ilha Anchieta, Ubatuba (SP). **Boletim do Instituto de Pesca**, 21: 1-9.
- HENDRICKX, M. E.; AYÓN-PARENTE, M.; PICO, E. F.; LÓPEZ, V. G. V. 2008. Hermit crabs (Crustacea: Paguroidea) in the biological collection of CICIMAR, Instituto Politecnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, Mexico. **Contributions to the study of East Pacific Crustaceans**, 5(1): 17-21.



- HENDRICKX, M. E.; HARVEY, A. W. 1999. Checklist of Anomuran Crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern Tropical Pacific. **Belgian Journal of Zoology**, 129(2): 363-389.
- HOLMES, S. J. 1900. Synopsis of California Stalk-eyed Crustacea. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences**, 7: 1-262.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. **International Code of Zoological Nomenclature**. 4th ed. Londres: The international Trust for Zoological Nomenclature. p. 306.
- KAMEYA, A.; MOSCOSO, V.; LLEELLISH, M. 1998. Los Crustáceos Decápodos y Estomatópodos del Perú. **Informe del Instituto del Mar del Perú**, 136: 80-109.
- KATOH, K.; STANDLEY, D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution**, 30(4): 772-780.
- KRELL, F. T.; MARSHALL, S. A. 2017. New Species Described From Photographs: Yes? No? Sometimes? A Fierce Debate and a New Declaration of the ICZN. **Insect Systematics and Diversity**, 1(1): 3-19.
- LIU, M. Y.; CAI, Y. X.; TZENG, C. S. 2007. Molecular systematics of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) inferred from mtDNA sequences, with emphasis on East Asian species. **Zoological Studies**, 46(3): 272-289.
- MANNING, R. B. 1993. The Scientific Contributions of William Stimpson, an early American Naturalist and Taxonomist. **Crustacean Issues**, 8: 109-117.
- MANTELATTO, F. L.; MARTINELLI, J. M.; FRANSOZO, A. 2004. Temporal-spatial distribution of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda: Diogenidae) from Ubatuba Bay, São Paulo State, Brazil. **Revista de Biología Tropical**, 52(1): 47-55.

- MANTELATTO, F. L.; ROBLES, R.; FELDER, D. L. 2007. Molecular phylogeny of the Western Atlantic species of the genus *Portunus* (Crustacea, Brachyura, Portunidae). **Zoological Journal of the Linnean Society of London**, 150(1): 211-220.
- MANTELATTO, F. L.; ROBLES, R.; BIAGI, R.; FELDER, D. L. 2006. Molecular analysis of the taxonomic and distributional status for the hermit crab genera *Loxopagurus* Forest, 1964 and *Isocheles* Stimpson, 1858 (Decapoda, Anomura, Diogenidae). **Zoosystema**, 28(2): 495-506.
- MCLAUGHLIN, P. A. 1983. Hermit crabs: Are they really polyphyletic? **Journal of Crustacean Biology**, 3(4): 608-621.
- MCLAUGHLIN, P. A.; KOMAI, T.; LEMAITRE, R.; RAHAYU, D. L. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea): Part I – Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. **The Raffles Bulletin of Zoology 2010**, Supplement No. 23: 5-107.
- MELO, G. A. S. 1999. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea**. São Paulo: Plêiade. p. 551.
- MENDEZ, O. V.; PEREZ, A. L.; GUERRERO, B. M.; PEREZ, V. A.; CHAVEZ, E. R. 2017. A new record of Harlequin Shrimp (Malacostraca: Decapoda: Palaemonidae: *Hymenocera picta* Dana, 1852) in the southern Mexican Pacific Reefs. **Journal of Threatened Taxa**, 9(8): 10571-10576.
- MORAN, D. A. 1984. Additions to the known anomuran fauna of El Salvador, Central America (Crustacea: Decapoda). **Journal of Crustacean Biology**, 4(1): 72-84.
- MOREIRA, C. 1901. Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. Crustaceos do Brasil. **Archivos do Museu Nacional Rio de Janeiro**, 11: 1-151.

- MOREIRA, C. 1906. Campanhas de pesca do “Annie”. Crustáceos. **Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 13: 1-25.
- MOSCOSO, V. 2012. Catálogo de Crustáceos Decápodos y Estomatópodos del Perú. **Boletín del Instituto del Mar del Perú**, 27(1-2): 1-209.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; FRANSOZO, A.; MANTELATTO, F. L.; PINHEIRO, M. A. A.; SANTOS, S. 1997. Anomuran species (Crustacea, Decapoda) and their ecological distribution at Fortaleza Bay sublittoral, Ubatuba, São Paulo, Brazil. **Iheringia**, Série Zoologia 83: 187-194.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; HEBLING, N. J. 1983. Desenvolvimento pós-embriônico de *Isocheles sawayai* Forest e Saint Laurent, 1967 (Decapoda, Diogenidae), em Laboratório. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 35(4): 41-53.
- NEGRI, M. P.; LEMAITRE, R.; MANTELATTO, F. L. 2014. Molecular and morphological resurrection of *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840), a cryptic species hiding under the name for the “thin stripe” hermit crab *C. vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). **Journal of Crustacean Biology**, 34(6): 848-861.
- NEGRI, M.; PILEGGI, L. G.; MANTELATTO, F. L. 2012. Molecular barcode and morphological analyses reveal the taxonomic and biogeographical status of the striped-legged hermit crab species *Clibanarius sclopetarius* (Herbst, 1796) and *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Diogenidae). **Invertebrate Systematics**, 26: 561-571.
- NOEVER, C.; GLENNER, H. 2017. The origin of king crabs: hermit crab ancestry under the magnifying glass. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 182(2): 300-318.
- NUCCI, P. R.; MELO, G. A. S. 2000. Range extensions for eight species of western atlantic hermit crabs (Crustacea, Paguroidea). **Nauplius**, 8(1): 141-147.

- NUCCI, P. R.; MELO, G. A. S. 2015. Hermit crabs from Brazil: Family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except *Paguristes*. **Zootaxa**, 3947 (3): 327-346.
- ORTMANN, A. E. 1892. Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum auf bewahrten Formen. IV Theil. Die Abtheilungen Galatheidea und Paguridea. **Zoologischer Jahresbericht**, 6: 241-325.
- PORTER, C. E. 1935. Catalogo de los paguridos de Chile. **Revista Chilena de Historia Natural**, 39: 134-137.
- POUPIN, J. 1996. Crustacea Decapoda of French Polynesia (Astacidea, Palinuridea, Anomura, Brachyura. **Attoll Research Bulletin**, 442: 1-114.
- PROVENZANO, A. J. Jr. 1959. The shallow-water hermit crabs of Florida. **Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean**, 9(4): 349-420.
- RATHBUN, M. J. 1910. The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent coast. **Proceedings of United States National Museum**, 38: 531-620.
- RICKETTS, E. F.; CALVIN, J.; HEDGPETH, J. W.; PHILLIPS, D. W. 1985. **Between Pacific tides**. 5th ed. Stanford, California: Stanford University Press. p. 652.
- RIEGER, P. J. 1997. Os “Ermitões” (Crustacea, Decapoda, Parapaguridae, Diogenidae e Paguridae) do Litoral do Brasil. **Nauplius**, 5(2): 99-124.
- RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LARGET, B.; LUI, L.; SUCHARD, M. A.; HUELSENBECK, J. P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. **Systematic Biology**, 61: 539-542.

- SÁNCHEZ, H. M.; CAMPOS, N. H. 1978. Los cangrejos ermitaños (Crustacea, Anomura, Paguridae) de la costa norte colombiana. **Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín**, 10: 15-62.
- SCELZO, M. A.; BOSCHI, E. E. 1973. Aportes al conocimiento de la distribución geográfica de los crustáceos decápodos Anomura del Atlántico Sudoccidental, frente a las costas Argentinas. **Trabajo V Congreso Latinoamericano de Zoología**, 1: 204-216.
- SCHMITT, W. L. 1921. **The Marine Decapod Crustacea of California with Special Reference to the Decapod Crustacea Collected by the United States Bureau of Fisheries Steamer "Albatross" in Connection with the Biological Survey of San Francisco Bay during the Years 1912-1913**. Berkeley, California: University of California Publications in Zoology. Vol. 23, p. 470.
- SCHUBART, C. D.; NEIGEL, J. E.; FELDER, D. L. 2000. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. **Crustacean Issues**, 12(1): 817-830.
- SMITHSONIAN LIBRARIES. [sem data]. **Follow The U. S. Exploring Expedition**. [acceso 9 fev. 2018]. Disponible en: <[http://www.sil.si.edu/DigitalCollections/usexex/navigation/Crew/crew\\_display\\_by\\_ship.cfm?ship=Vincennes](http://www.sil.si.edu/DigitalCollections/usexex/navigation/Crew/crew_display_by_ship.cfm?ship=Vincennes)>.
- SNYDER-CONN, E. 1980. Arthropoda: Crustacea. Paguroidea and Coenobitoidea (Hermit Crabs). In: Brusca, R. C. (Ed.). **Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California**. 2nd ed. Arizona: The University of Arizona Press Tucson. p. 275-282.
- STAMATAKIS, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. **Bioinformatics**, 22 (21): 2688-2690.

- STANSKI, G.; MANTELATTO, F. L.; CASTILHO, A. L. 2016. Habitat heterogeneity in the assemblages and shell use by the most abundant hermit crabs (Anomura: Diogenidae and Paguridae): does the occupied shell species differ according to gender and species? **Nauplius**, 24: e2016004.
- STIMPSON, W. 1858. Crustacea Cancroidea et Corystoidea. Prodromus descriptionis animalium evertibratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers ducibus, observavit et descripsit, Pars VII. Crustacea Anomura. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 10: 225-252.
- STIMPSON, W. 1859. Notes on North American Crustacea. **Annals Lyceum of Natural History**, 7: 49-93.
- STRASSER, K. M.; PRINCE, W. W. 1999. An annotated checklist and key to hermit crabs of Tampa Bay, Florida, and surrounding waters. **Gulf Research Reports**, 11(1): 33-50.
- TAMURA, K.; PETERSON, D.; PETERSON, N.; STECHER, G.; NEI, M.; KUMAR, S. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance and maximum parsimony methods. **Molecular Biology and Evolution**, 28(10): 2731-2739.
- TIMM, L.; BRACKEN-GRISSOM, H. D. 2015. The forest for the trees: evaluating molecular phylogenies with an emphasis on higher-level Decapoda. **Journal of Crustacean Biology**, 35(5): 577-592.
- TOON, A.; FINLEY, M.; STAPLES, J.; CRANDALL, K. A. 2009. Decapod Phylogenetics and Molecular Evolution. **Crustacean Issues**, 18: 15-29.
- WALKER, S. E. 1989. Crabs as Taphonomic Agents. **Palaios**, 4(5): 439-452.

- WALSH, P. S.; METZGER, D. A.; HIGUCHI, R. 2013. Chelex 100 as a Medium for Simple Extraction of DNA for PCR-Based Typing from Forensic Material. **BioTechniques**, 54(3): 134-139.
- WANG, Q.; WANG, X. 2012. Comparison of methods for DNA extraction from a single chironomid for PCR analysis. **Pakistan Journal of Zoology**, 44(2): 421-426.
- WASS, M. L. 1955. The decapod crustaceans of Alligator Harbor and adjacent inshore areas of Northwestern Florida. **Quarterly journal of the Florida Academy of Sciences**, 18(3): 148-152.
- WESTERVELT, C. A. JR. 1967. **The Littoral Anomuran Decapod Crustacean Fauna of the Punta Peñasco-Bahía la Cholla Area in Sonora, Mexico**. Ph. D. Thesis, University of Arizona. p. 143.
- WICKSTEN, M. K. 1979. Digging by the hermit crab *Isocheles pilosus* (Holmes). **Crustaceana Supplement**, 5: 100.
- WICKSTEN, M. K. 1988. Antennary cast-net feeding in California hermit crabs (Decapoda, Paguridea). **Crustaceana**, 54(3): 321-322.
- WICKSTEN, M. K. 2008. Decapod Crustacea of the Californian and Oregonian zoogeographic provinces. **Scripps Institution of Oceanography Library Paper**, 26: 1-413.
- WICKSTEN, M. K. 2012. Decapod Crustacea of the Californian and Oregonian Zoogeographic Provinces. **Zootaxa**, 3371, 307 p.
- WILKES, C. 1844. **Narrative of the United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1841, 1842**. Philadelphia: C. Sherman. Vol. 1, p. 318.