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

**“Revisão taxonômica das espécies sulamericanas
de ermitões do gênero *Pagurus* Fabricius, 1775
(Anomura: Paguridae): análises morfológicas e moleculares”**

Nicole Alice Olguín Campillay

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

RIBEIRÃO PRETO - SP

2012

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

**“Revisão taxonômica das espécies sulamericanas
de ermitões do gênero *Pagurus* Fabricius, 1775
(Anomura: Paguridae): análises morfológicas e moleculares”**

Nicole Alice Olguín Campillay

Orientador: Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto

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

RIBEIRÃO PRETO - SP

2012

FICHA CATALOGRÁFICA

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.

Olguín, Nicole Alice Campillay

Revisão taxonômica das espécies sulamericanas de ermitões do gênero *Pagurus* Fabricius, 1775 (Anomura: Paguridae): análises morfológicas e moleculares.

Ribeirão Preto – 2012

xxiv + 269 p.

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

Orientador: Mantelatto, Fernando L.M.

1. Paguridae. 2. *Pagurus*. 3. Taxonomia 4. Sistemática 5. 16S mt DNA e H3

FOLHA DE APROVAÇÃO

Nicole Alice Olguín Campillay

Revisão taxonômica das espécies sulamericanas de ermitões do gênero *Pagurus* Fabricius, 1775 (Anomura: Paguridae): análises morfológicas e moleculares.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências.

Área de Concentração: Biologia Comparada

Orientador: Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto

Aprovado em: ____/ ____/ ____

Banca examinadora

Profº(a) Drº (a) _____

Instituição _____ Assinatura _____

Profº(a) Drº(a). _____

Instituição _____ Assinatura _____

Profº (a) Drº (a). _____

Instituição _____ Assinatura _____

Dedicatória

Dedico este trabalho a meus mais fortes e fieis torcedores: minha família no Chile, pelo infinito amor que me dão, pelo apoio constante e incondicional em cada escolha realizada.

Aos meus Pais Victor e Aurora, por cada momento lindo e grato em meus retornos a casa, por me consentir e agradar nos momentos que estou com vocês...

A meus irmãos Michel, Cynthia, Stephan, Karen e Sebastian, pelo amor e preocupação apesar do escasso contato que temos devido à distância.

A minhas queridas sobrinhas Daphne, Scarlett, Annais e Darjeeling pelos momentos bons compartilhados em cada visita.

A minha querida amiga e irmã Flaquis, pelo apoio constante e por cada momento grato de cumplicidade quando estamos juntas, por ser minha informante e direta conexão com o Chile.

Amo infinitamente vocês!!!

Dedicatória Especial

Ao meu namorado e companheiro de tantos anos, Guillermo Guzmán, pelo imenso amor que recebo a cada dia, pelo apoio, confiança e cumplicidade que nos une em nosso louco andar.

Por me suportar em meus momentos ruins, por acreditar e estar sempre junto, apesar das distâncias que nos separam.

Pela força e perseverança transmitida para cumprir nossas metas e desejos, por ser o homem de bem que Deus colocou no meu caminho.

Por todo o amor e admiração que eu sinto por você

Por ser a gota de chuva que deformou a pedra....

Je t'aime

Agradecimentos

Chegando ao final deste processo, me inundam uma série de sentimentos de gratidão para quem me ajudaram nesta fase importante da minha vida.

Primeiramente, agradeço ao meu orientador Fernando Luis Medina Mantelatto, por todo o apoio durante o processo de minha vinda ao Brasil, pela acolhida em seu laboratório mesmo com escasso conhecimento sobre a minha pessoa e principalmente pela oportunidade de desenvolver esta pesquisa sob sua orientação.

As instituições de fomentos, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de Mestrado essencial na realização deste trabalho.

Aos projetos que proporcionaram todo o apoio financeiro e logístico, direta ou indiretamente, para o desenvolvimento desta pesquisa junto ao Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), concedidos e/ou coordenados pelo Prof. Dr. Fernando Mantelatto: Fundação de Amparo a 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) – Proc. No 315/2009 (Projeto Cooperação Internacional); 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 programa de moradia estudantil do campus da USP de Ribeirão Preto pela oportunidade de instalação durante a pesquisa.

Ao programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada pelo apoio e suporte financeiro via PROAP/CAPEF que viabilizou as atividades de coleta, visitas técnicas e participações em eventos científicos.

Aos diversos pesquisadores e curadores que ajudaram com a obtenção do material analisado: Darry Felder, Fernando Alvarez, Guillermo Guzmán, Ingo Wehrtmann, Luis Ernesto Bezerra, Marcos Tavares, Patrício Hernández e Rita Vargas que permitiram que uma parte fundamental desta pesquisa fosse realizada.

Ao Prof. Dr. Marcos Tavares, pelo espaço disponibilizado em cada visita no Museu, pelas conversas sobre morfologia e dicas na escrita das descrições.

Aos colegas do (LBSC) pela companhia de cada dia, ajuda nas coletas de material e o apoio ante minhas diversas dúvidas. A Mariana Terossi pelo tempo dedicado no início desta etapa para o ensino dos procedimentos moleculares.

As “chicas super poderosas” Isabela e Natália, pela grande amizade gerada nestes quase três anos, pela alegria de chegar ao laboratório e saber que encontraria vocês. A minha querida Isabela Leone, agradeço sua forma diferente de ver a vida, por ser otimista, positiva e bondosa. A minha querida Natália Rossi...não sei como dizer, em poucas palavras, o quanto sou agradecida por ter conhecido você e sua família, por cada momento compartilhado, por cada ajuda ...por ser sempre positiva acreditando que tudo dará certo, por cada vez que diz “Para com isso”, porque aprendi que tudo, pelo menos no Brasil tem um jeito.

Agradeço de forma especial a Rafael Robles, pela amizade gerada neste último tempo e principalmente pela forte e dedicada ajuda durante a fase das

análises moleculares, pois com você aprendi que tudo tem um fundamento e nada é feito por acaso.

Agradeço a Deus pela oportunidade de conhecer a minha querida amiga e companheira de quarto Alecsandra Oliveira de Souza, que com sua história de vida, me fez aprender que em verdade as coisas têm mais de um matiz. Por cada momento compartilhado em nosso quarto, por todas as vezes que me abraçou quando cheguei chorando em casa, pela preocupação diária por saber onde eu estava, por cada ovo frito, almoço e janta que preparou para mim, e principalmente por me socorrer nos momentos que fique doente. Obrigada Leça porque com você aprendi que Deus me ungiu para VENCER...e nessa luta eu vivo.

As poucas e boas amizades adquiridas na casa 13, Diego, Flavia e Iraci, em particular a minhas queridas Flâ e Ira, pelo convívio durante o tempo que ficaram em “meu quarto”, por ter-me suportado e viver lindos momentos juntas.

A minhas queridas amigas do Chile, Luna e Margarita, que apesar de meu afastamento físico continuamos mantendo nossa linda amizade de tantos anos. A Lunita e família por sua constante preocupação com meu bem estar, e sempre acreditar em minhas capacidades. A Margarita por me receber sempre de braços abertos em sua casa e por fazer as comidas que eu tanto gosto. Obrigada as duas por não se esquecerem de mim e por perdoar o pouco tempo que tenho para nos reencontrar nas minhas voltas ao Chile.

As outras pessoas que com suas pequenas atitudes fazem a diferença: A Kelps pelo prestativa e boa vontade de ajudar as pessoas, por sua constante consideração. A Vanda que com seu carisma consegue agradar as pessoas. A Malson por sua simpatia e gratos momentos compartilhados nos almoços em sua casa.

As pessoas que me ajudaram na formatação do escrito, a Leça pela ajuda no formato geral do texto e suas continuas observações da língua, Flaquis pela elaboração do sumário, Rafa pelas observações do abstract, Guillermo na ajuda e montagem das figuras dos ermitões e olhar crítico do meu trabalho, Kana pelo auxílio na incorporação das sequências no GenBank, A Camila pela dedicada e preocupada ajuda com os orçamentos das encadernações.

Obrigada.

Agradeço cada momento que vivi em Ribeirão Preto, aos bons e os maus, porque me ajudaram a crescer e resistir ante as adversidades.

Porque aprendi que a única derrota nossa vida é ceder ante as dificuldades

Pela maior tristeza que senti...a perda de meu querido filhotinho "RON"... que São Francisco de Assis proteja você.

Deja que los perros ladren...,esa es señal que estamos avanzamos

Don Quijote

RESUMO

O gênero *Pagurus* é um táxon heterogêneo de ermitões, com ampla distribuição mundial, descrito há mais de duzentos anos. A sistemática do grupo é complexa com uma longa história de rearranjos taxonômicos. A classificação conta com a inclusão de numerosas novas espécies e separação de algumas inicialmente contidas no táxon estabelecendo-se novos gêneros. Devido à extensa distribuição das espécies que compõem o táxon, foi necessário restringir o objetivo deste estudo. Assim foi avaliado o status taxonômico das espécies que ocorrem nas costas Pacífica e Atlântica da América do Sul, por meio da combinação de análises morfológicas e moleculares das espécies, utilizando dois marcadores genéticos (16S rDNA e Histona 3).

As análises taxonômicas mostraram uma alta variabilidade morfológica nas 22 espécies examinadas. As espécies se encaixam perfeitamente em quatro dos onze grupos preestabelecidos dentro de *Pagurus*. Além disso, foram fornecidos os caracteres morfológicos que definem um desses grupos. Adicionalmente foi incluída uma chave para ajudar na identificação de todas as espécies.

As análises independentes dos dados moleculares mostraram resultados contrastantes. O gene mitocondrial foi mais variável e portanto mais informativo, proporcionando uma hipótese mais clara das relações internas entre os membros de *Pagurus*. Assim, as topologias moleculares resultantes, concordaram em vários aspectos com o reportado nos dados morfológicos das espécies. De modo que, as semelhanças morfológicas foram refletidas na formação dos nós internos. Assim, as análises do gene 16S e H3 mostraram-se concordante com a morfologia, refletindo-se na formação de alguns dos grupos previamente propostos. Como ponto importante, ressalta-se a separação das espécies que compõe o grupo “provenzano” como um táxon diferenciado dentro de *Pagurus*.

Ao mesmo tempo, as análises com o gene H3 mostraram a espécie *Propagurus gaudichaudii* inserida dentro de *Pagurus*, questionando a validade taxonômica de *Propagurus*. Como só foi incluída uma das cinco espécies do gênero, é claramente necessário a inclusão de outras espécies contidas neste táxon, bem como alguns outros genes uma revisão das espécies contidas neste táxon, junto com análises de outros genes, a fim de resolver definitivamente o status taxonômico de *Propagurus*.

Palavras Chaves: 1. Paguridae. 2. *Pagurus*. 3. Taxonomia. 4. Sistemática. 5. 16S mt DNA e H3.

ABSTRACT

The genus *Pagurus* is a heterogeneous taxon of hermit crabs, with worldwide distribution which was described more than two hundred years ago. Systematics of the group is complex and with a long history of taxonomic rearrangements. Thus current classification accounts for inclusion of many new species and splitting-off of some of the original species in order to establish new genera. Because of the extensive distribution of the species that conform this taxon it was necessary to restrict the aim of this study. Thus I evaluated the taxonomic status of the species found in the Pacific and Atlantic coasts of South America using a combination of both morphologic and molecular analyses (16S rDNA and Histona 3).

The taxonomic analysis showed high morphological variation among all the 21 examined species. The analyzed species seemed to perfectly fit four out of the eleven morphologically pre-established groups of *Pagurus*. Furthermore I provide morphological characters that define one of these groups. Additionally, I included a key to aid in the identification of all the target species.

Independent analysis of the molecular data showed contrasting results. The mitochondrial gene was the most variable and thus the most informative, providing a clearer hypothesis of the internal relationships among members of *Pagurus*. Therefore, both 16S and H3 analyses were in general agreement with the morphology. Thus, the resultant molecularly based topologies reflected some of the groups previously proposed. It is important to point out that all the included species belonging to the “provenzano” group were clustered together separated from other clades within *Pagurus*.

At the same time, the analysis with the gen H3 showed *Propagurus gaudichaudii* clustered within *Pagurus*, thus questioning the taxonomic validity of *Propagurus*. As I only included one of the five species of the genus, it is obviously necessary to include other the species contained in this taxon, as well as some other genes in order to definitely solve the taxonomic status of *Propagurus*.

Keywords: 1. Paguridae. 2. *Pagurus*. 3. Taxonomy. 4. Sistematic. 5. 16S mt DNA and H3.

RESUMEN

El género *Pagurus* es un taxón heterogéneo de cangrejos ermitaños, con amplia distribución mundial, descrito ha más de doscientos años. Su sistemática es compleja, con una larga historia de reordenamientos taxonómicos. La actual clasificación cuenta con la incorporación de nuevas especies y separación de algunas inicialmente contenidas en el taxón estableciéndose nuevos géneros. Debido a la extensa distribución de las especies que conforman el taxón, fue necesario restringir el objetivo de este estudio. Así fue evaluado el estatus taxonómico, de las especies que se distribuyen en las costas Pacífica e Atlántica de América del Sur, por medio de la combinación de análisis morfológicas, e moleculares, utilizando dos marcadores genéticos (16S rDNA e Histona 3).

Las análisis taxonómicas, mostraron una alta variabilidad en las 21 especies examinadas. Las especies se encajaron perfectamente en cuatro de los once grupos preestablecidos dentro de *Pagurus*. Además, fueron proporcionados los caracteres morfológicos que definen uno de esos grupos. Adicionalmente fui incluida una clave para ayudar en la identificación de estas especies.

Los análisis independientes de los datos moleculares, mostraron resultados contratantes. El gene mitocondrial fue más variable e por tanto más informativo, proporcionando una hipótesis más clara de las relaciones internas entre los miembros de *Pagurus*. Así, las topologías moleculares resultantes de los análisis de los genes 16S y H3, concordaron en varios aspectos con lo registrado en los datos morfológicos de las especies. De modo que, las semejanzas morfológicas fueron reflejadas en la formación de los nodos internos y coincidieron con la formación de algunos de los grupos previamente propuestos. Como punto importante, se resalta la separación de las especies que conforman el grupo “provenzanoi” como un taxón diferente dentro de *Pagurus*.

Al mismo tiempo, los análisis con el gen H3 mostraron a la especie *Propagurus gaudichaudii* incluida dentro de *Pagurus*, lo que cuestiona la validez taxonómica de *Propagurus*. Como sólo fue utilizada una de las cinco especies del género, es claramente necesario la incorporación de otras especies de este taxón, junto con análisis de otros genes, objetivando resolver definitivamente el estatus taxonómico de *Propagurus*.

Palabras Claves: 1. Paguridae. 2. *Pagurus*. 3. Taxonomía. 4. Sistemática. 5. 16S mt DNA y H3.

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1.** Representação esquemática geral, da morfologia externa de um ermitão, com destaque para alguns dos caracteres comumente utilizados na identificação de espécies do gênero *Pagurus* (extraído e modificado de SCHEMBRI & MCLAY, 1983).....44
- FIGURA 2.** *Pagurus albus* (Benedict, 1892). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 5 mm (B-D).....67
- FIGURA 3.** *Pagurus benedicti* (Bouvier, 1898). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 3 mm (A-D) e 0.1 mm (E-F).....72
- FIGURA 4.** *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 3 mm (B-D).....77
- FIGURA 5.** *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 3 mm (B-D).....83
- FIGURA 6.** *Pagurus comptus* Write, 1847. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 3 mm (B-D).....88
- FIGURA 7.** *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 2 mm (B-D).....93
- FIGURA 8.** *Pagurus delsolari* Haig, 1974. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 3 mm (B, D).....98

- FIGURA 9.** *Pagurus edwardsii* (Dana, 1852). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 4 mm (B-D).....104
- FIGURA 10.** *Pagurus exilis* (Benedict, 1892). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 3 mm (D).....109
- FIGURA 11.** *Pagurus forceps* H. Milne Edwards, 1836. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 2 mm (D).....114
- FIGURA 12.** *Pagurus gladius* (Benedict, 1892). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F), 2 mm (B) e 3 mm (D).....119
- FIGURA 13.** *Pagurus heblingi* Nucci & Melo, 2003. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 2 mm (B-D).....124
- FIGURA 14.** *Pagurus lepidus* (Bouvier, 1898). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-D, F) e 0.5 mm (E).....129
- FIGURA 15.** *Pagurus leptonyx* Forest & de Saint Laurent, 1968. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-F).....134
- FIGURA 16.** *Pagurus limatulus* Fausto Filho, 1970. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 3 mm (D).....138

- FIGURA 17.** *Pagurus longimanus* Wass, 1963. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 3 mm (B, D).....143
- FIGURA 18.** *Pagurus marshi* Benedict, 1901. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 4 mm (D).....148
- FIGURA 19.** *Pagurus meloi* Lemaitre & Cruz Castaño, 2004. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 3 mm (D).....153
- FIGURA 20.** *Pagurus perlatus* H. Milne Edwards, 1848. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F), 3 mm (B) e 4 mm (D).....158
- FIGURA 21.** *Pagurus provenzano* Forest & de Saint Laurent, 1968. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-F).....163
- FIGURA 22.** *Pagurus vetaultae* Haig & McLaughlin, 1991. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-D, F) e 0.5 mm (E).....168
- FIGURA 23.** *Pagurus villosus* Nicolet, 1849. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-D, F) e 0.5 mm (E).....174
- FIGURA 24.** Dendograma de análise de cluster, baseado no método de distância, obtido por meio do algoritmo de Neighbor-Joining (NJ) do gene mitocondrial 16S. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Números I-II, referem-se agrupamentos das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-D, referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.....184

FIGURA 25. Árvore filogenética de espécies selecionadas de *Pagurus* e grupos relacionados, baseado no método de máximo likelihood (ML), para as análises do gene 16S rDNA. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Números I-II, refere-se agrupamento das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-D, referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.....186

FIGURA 26. Dendograma de análise de cluster, baseado no método de distância, obtido por meio do algoritmo de Neighbor-Joining (NJ) do gene nucleal Histona 3. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Números I-II, referem-se agrupamentos das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-B, referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.....190

FIGURA 27. Árvore filogenética de espécies selecionadas de *Pagurus* e grupos relacionados, baseado no método de máximo likelihood (ML), para as análises do gene nuclear Histona 3. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Número I, refere-se agrupamento das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-B, referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.....192

LISTA DE TABELAS

TABELA I. Espécies de ermitões com ocorrência na América do Sul, organizadas de acordo com sua distribuição no Atlântico Oeste, Caribe e Pacífico Leste. (*): Espécies consideradas endêmicas.....	32
TABELA II. Espécimes de ermitões utilizados nas análises morfológicas, com a respectivas informação de número de exemplares por espécies, quantidade de machos, fêmeas e fêmeas ovígeras analisados, junto com a sigla das coleções cujo material foi examinado.....	42
TABELA III. Lista resumida dos caracteres utilizados nas análises morfológicas, de acordo com o plano corporal dos ermitões.....	46
TABELA IV. Sequências de primers utilizados nos procedimentos de amplificação dos segmentos de DNA, para os genes de interesse por meio da técnica de PCR.	52
TABELA V. Lista de espécimes de ermitões considerados vouchers genéticos, utilizados para as análises moleculares, com as respectivas informações de lugar de coleta, museu e número de catálogo e números de acesso para cada gene, no banco de dados genéticos (GenBank). Números de catálogos, referem-se as seguintes coleções: CCDB = Coleção de Crustáceos Departamento de Biologia, FFCLRP, Universidade de São Paulo; MZUSP = Coleção Carcinológica, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; ULLZ = University of Louisiana at Lafayette, Zoological Collection.....	55
TABELA VI. Lista de espécimes de ermitões utilizados nas análises moleculares, obtidos a partir do banco de dados genéticos GenBank, com as respectivas informações de lugar de coleta, museu e número de catálogo e números de acesso para cada gene, no banco de dados genéticos (GenBank). Números de catálogos, referem-se as seguintes coleções: CCDB = Coleção de Crustáceos Departamento de Biologia, FFCLRP, Universidade de São Paulo; MB = Crustacean collection of the Natural and History Museum of Portugal; MZUSP = Coleção Carcinológica, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; UF = Invertebrate Collections of the Florida Museum of Natural History, University of Florida; ULLZ = University of Louisiana at Lafayette, Zoological Collection.....	56
TABELA VII. Matriz de divergência genética do gene mitocondrial 16S rDNA, entre as espécies selecionadas de <i>Pagurus</i> , <i>Calcinus</i> e <i>Dardanus</i> , usadas nas análises moleculares.....	183
TABELA VIII. Matriz de divergência genética do gene nuclear Histona 3, entre as espécies de <i>Pagurus</i> , <i>Propagurus</i> , <i>Calcinus</i> e <i>Dardanus</i> , usadas nas análises moleculares.	189

ABREVIATURAS

AIC: Akaike Information Criterion

BLAST: Basic Local Alignment Search Tool

bp: base pair.

CC: Comprimento do cefalotórax.

CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

CIPRES: Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research.

col.: Coletor.

DNA: ácido desoxirribonucleico.

DNTPs: desoxirribonucleotídeos fosfatados.

DOUFPE: Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

IBUNAM-CNCR: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Colección Nacional de Crustáceos.

FCAV: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, UNESP.

FFCLRP: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

GenBank: Genetic sequence database.

GTR: General Time Reversible.

h: Hora.

H3: Histona 3.

id: Identificado, refere-se à pessoa que determinou o material examinado.

IMARPE: Instituto del Mar del Peru.

LBSC: Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos.

min: Minutos.

M: Molar.

ML: Máximo Likelihood.

mm: Milímetro.

mM: Milimolar.

MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis.

MUAP-CD: Museo del Mar, de la Universidad Arturo Prat, Crustaceos Decápodos, Iquique, Chile.

MZUCR: Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.

MZUSP: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Nº: Número.

NCBI: National Center for Biotechnology Information.

NJ: Neighbor Joining.

p: página.

PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony.

PCR: Polymerase Chain Reaction.

pl2, pl3, pl5: Pleópodos 2, 3 e 5.

RAxML: Randomized Axelerated Maximum Likelihood.

RNA: Ácido ribonucléico.

s: Segundos.

seq: Sequências.

Taq: *Thermus aquaticus*.

TE: Tampão tris HCl-EDTA.

UF: University of Florida.

ULLZ: University of Louisiana-Lafayette Zoological Collections, USA.

UNESP: Universidade Estadual Paulista.

USP: Universidade de São Paulo.

16S rRNA: Small subunit ribosomal RNA.

SÍMBOLOS

♀: Fêmea.

♀♀: Fêmea ovígera.

♂: Macho.

ng: nanograma.

μl: microlitro.

μM: micromolar.

MgCl₂: Cloreto de Magnésio.

SUMÁRIO

RESUMO.....	XI
ABSTRACT.....	XII
RESUMEN.....	XIII
LISTA DE FIGURAS.....	XIV
LISTA DE TABELAS.....	XVIII
ABREVIATURAS.....	XIX
SÍMBOLOS.....	XXI
1. INTRODUÇÃO	26
1.1. Generalidades dos Decápodes.....	26
1.2. Os Ermitões.....	27
1.3. Infraordem Anomura	27
1.4. Paguroidea.....	28
1.5. Paguridae	29
1.6. O gênero <i>Pagurus</i>	30
1.6.1. O gênero <i>Pagurus</i> na América do Sul.....	31
1.7. Metodologias de Estudos.....	33
2. PROBLEMÁTICA	37
2.1. Hipótese.....	37
3. OBJETIVOS	39
3.1. Objetivo Geral.....	39
3.2. Objetivos Específicos.....	39
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	41
4.1. Obtenção dos espécimes	41
4.2. Estudo Morfológico	43
4.2.1. Preparação dos Espécimes.....	43
4.2.2. Seleção dos Caracteres Morfológicos.....	43
4.2.3. Análises Morfológicas.....	47
4.2.4. Revisão Taxonômica.....	48
4.3. Estudo Molecular	48
4.3.1. Escolha do Material	48
4.3.2. Escolha dos Marcadores	49
4.3.2.1. Gene mitocondrial 16S.....	49
4.3.2.2. Gene nuclear H3.....	50
4.3.3. Obtenção dos dados Moleculares.....	50
4.3.3.1. Extração do DNA.....	51
4.3.3.2. Amplificação do DNA.....	51
4.3.3.3. Purificação e Amplificação dos produtos dos PCRs.....	53

4.3.3.4. Precipitação e Sequenciamento do DNA.....	53
4.3.3.5. Edição e Alinhamento das sequências.....	53
4.3.4. Sequências Analisadas.....	53
4.3.5. Análises dos Dados Moleculares.....	57
4.3.5.1. Escolha dos Modelos de Substituição Nucleotídica.....	58
4.3.5.2. Análises de Distância Genética.....	59
4.3.5.3. Análises de Caráter.....	59
5. RESULTADOS.....	62
5.1. Obtenção dos Espécimes.....	62
5.2. Sistemática do Grupo.....	62
5.2.1. Taxonomia das Espécies.....	63
<i>Pagurus albus</i>	63
<i>Pagurus benedicti</i>	68
<i>Pagurus bernhardus</i>	73
<i>Pagurus brevidactylus</i>	78
<i>Pagurus comptus</i>	84
<i>Pagurus crinticornis</i>	89
<i>Pagurus delsolari</i>	94
<i>Pagurus edwardsii</i>	99
<i>Pagurus exilis</i>	105
<i>Pagurus forceps</i>	110
<i>Pagurus gladius</i>	115
<i>Pagurus heblingi</i>	120
<i>Pagurus lepidus</i>	125
<i>Pagurus leptonyx</i>	130
<i>Pagurus limatulus</i>	135
<i>Pagurus longimanus</i>	139
<i>Pagurus marshi</i>	144
<i>Pagurus meloi</i>	149
<i>Pagurus perlatus</i>	154
<i>Pagurus provenzano</i>	159
<i>Pagurus vetaultae</i>	164
<i>Pagurus villosus</i>	169
5.2.2. Chave de identificação para as espécies sulamericanas do gênero <i>Pagurus</i>	175

5.3. Sequências Obtidas.....	180
5.4. Descrição dos Dados Moleculares e Modelos Evolutivos.....	180
5.5. Análises das sequências do gene mitocondrial 16S rDNA.....	181
5.5.1. Análises de Distância Genética.....	181
5.5.2. Análises de Máxima Verossimilhança.....	185
5.6. Análise das sequências do gene nuclear Histona 3.....	187
5.6.1. Análises de Distância Genética.....	187
5.6.2. Análises de Máxima Verossimilhança.....	191
6. DISCUSSÃO	194
6. 1. Considerações taxonômicas e morfológicas.....	194
6.1.1. Grupo I “provenzanoï”.....	198
6.1.2. Grupo II “exilis”.....	201
6.1.3. Grupo III “comptus”.....	203
6.1.4. Grupo IX “sem nome”.....	207
6.1.5. Brânquias em <i>Pagurus</i>	210
6.2. Considerações moleculares.....	213
6.2.1. Gene mitocondrial.....	213
6.2.2. Gene nuclear.....	215
6.2.3. O posicionamento de <i>Propagurus</i> dentro de <i>Pagurus</i>	215
6.2.4. Considerações finais.....	217
7. CONCLUSÕES.....	223
8. REFERÊNCIAS.....	225
9. APÊNDICE.....	258
9.1. Glossário.....	258

Introdução

1. INTRODUÇÃO

1.1. Generalidades sobre os Decápodes

Os crustáceos decápodes representam um dos grupos de invertebrados mais diversificados em número de espécies, morfologia, formas de vida, e em relação ao uso do habitat (MCLAUGHLIN, 1980; SCHRAM, 1986; MARTIN & DAVIS, 2001). Com representantes terrestres, estuarinos, dulcícolas e marinhos, dispersos em todos os ambientes e inclusive em zonas com condições extremas, como as fontes hidrotermais, em profundidades de mais de 3.000 m (MARTIN & HANEY, 2005) ou regiões a mais de 1000 metros de altura como os caranguejos Sesarmidae Dana, 1851 aos 1500 m (ABELE & MEANS, 1977), os camarões Atyidae De Hann, 1849, a 1800 m (CAI & YUAN, 1996) ou o caso mais extremo de altitude reportado para os caranguejos *Aegla* Leach, 1820, que habitam zonas a mais de 3500 m (BOND-BUCKUP *et al.*, 2008).

A Ordem Decapoda Latreille, 1802 constitui uns dos táxon mais numeroso e diverso, com mais de 17.000 espécies descritas na atualidade (BOWMAN & ABELE, 1982; MARTIN & DAVIS, 2001; De GRAVE *et al.*, 2009). A diversidade morfológica é evidenciada no alto grau de variabilidade dos diferentes grupos que o compõe; entre os mais conhecidos, destacam-se os camarões, lagostas, siris e caranguejos entre outros, que variam desde a forma corpórea típica de camarão até a forma de caranguejo. Características que fazem deste táxon um constante alvo de estudos (BURKENROAD, 1981; MARTIN & ABELE, 1986; SCHOLTZ & RICHTER, 1995; SCHRAM, 2001), que nas últimas décadas estão orientados em aumentar o entendimento de suas relações de parentesco (MARTIN *et al.*, 2009), isto não só pela compreensão da história evolutiva das espécies, mas também porque alguns de seus membros são de reconhecida importância econômica.

As variações corpóreas, assim como também a variabilidade de formas de vida que as inúmeras espécies de decápodes apresentam, têm proporcionado ao táxon o desenvolvimento de diferentes estratégias de proteção, sendo que algumas espécies têm adotado hábitos crípticos, vivendo em cavernas ou em rachaduras nos ambientes rochosos, tais como os camarões alfeidos (KROPP, 1987; BOLTAÑA & THIEL, 2001) ou fabricando galerias ou tocas em sedimentos arenosos, como os callianasidos (FELDER, 2001). No entanto, este tipo de estratégia de vida limita a movimentação dos animais, condição que foi superada pelos caranguejos ermitões, organismos que apesar de ter um abdome pouco calcificado, que requer

proteção, conseguem se movimentar com o uso de um artefato externo com as concha de moluscos (HAZLETT, 1981; BARNES, 2003; NAKIN & SOMERS, 2007).

1.2. Os Ermitões

Dentre os decápodes, os ermitões, destacam-se em função do padrão morfológico e de vida que difere enormemente dos outros grupos. A presença de um abdome não calcificado e, portanto frágil, levou ao desenvolvimento de uma estratégia de proteção (VANCE, 1972; HAZLETT, 1981; MESCE, 1982). Iniciou-se com a utilização de conchas vazias de moluscos a partir da etapa de assentamento larval (AGASSIZ, 1876; LANCASTER, 1988). Isto gerou mudanças morfológicas, como a perda de estruturas do lado direito, modificação do IV par de pereiópodos em um raspador propodal, que junto com a modificação dos urópodos permitem segurar e sustentar a concha. Além disso outras adaptações fisiológicas e comportamentais surgiram para adequar a vida dentro de conchas (HAZLET, 1981; LANCASTER, 1988). Estas condições fazem dos ermitões uns dos grupos mais particulares entre os decápodes (SCULLY, 1979; BLACKSTONE, 1985; MANTELATTO & GARCIA, 1999, 2000, 2002; MANTELATTO & MARTINELLI, 2001, 2004; RODRIGUES *et al.*, 2002; TURRA & LEITE, 2003; MANTELATTO *et al.*, 2005, 2007a e b).

1.3. Infraordem Anomura

Do ponto de vista taxonômico, a infraordem Anomura ou Anomala como tem sido sugerido por alguns autores (ALCOCK, 1905; MCLAUGHLIN & HOLTHUIS, 1985; SCHOLTZ & RICHTER, 1995; SCHRAM & DIXON, 2004), constitui um táxon com alto grau de variação morfológica, que reúne decápodes com abdome ou telso atípico i.e. porcelanidos, ermitões, lagostins e tatuíras (MCLAUGHLIN *et al.*, 2007; AHYONG *et al.*, 2009).

Este grupo apresenta uma organização complexa que resulta em uma sistemática controversa (BOWMAN & ABELE, 1982; MARTIN & DAVIS, 2001; AHYONG *et al.*, 2007, 2009), devido parte à instabilidade no posicionamento dos caranguejos primitivos (e.g. Podotremata), que as vezes mostram-se dentro de Anomura enquanto que em outras ocasiões inseridos em Brachyura (SCHOLTZ & RICHTER, 1995; MCLAUGHLIN & LEMAITRE, 1997; TAVARES, 2003). Assim, como também por causa da pouca clareza no entendimento das relações existentes entre as superfamílias e famílias que o compõem (CUNNINGHAM *et al.*, 1992; MCLAUGHLIN & LEMAITRE, 1997; MCLAUGHLIN *et al.*, 2004, 2007;

AHYONG *et al.*, 2009; TSANG *et al.*, 2011), como é o caso dos galateídeos, litodídeos e pagurídeos entre outros, que apresentam relações filogenéticas confusas. Foco contínuo de discussão (GLAESSNER, 1969; BOWMAN & ABELE, 1982; MCLAUGHLIN *et al.*, 2007; AHYONG *et al.*, 2009, 2011), somente Aegloidea, Hippoidea e Lomisoidea são distinguidos como monofiléticas (MARTIN & DAVIS, 2001; MCLAUGHLIN *et al.*, 2007; AHYONG *et al.*, 2009).

Atualmente, é constituído por sete superfamílias Aegloidea Dana, 1852, Chirostyloidea Ortmann, 1892 Galatheoidea Samouelle, 1819, Hippoidea Latreille, 1825, Lithoidea Samouelle, 1819, Lomisoidea Bouvier, 1894 e Paguroidea Latreille, 1802 (AHYONG *et al.*, 2009; De GRAVE *et al.*, 2009; MCLAUGHLIN *et al.*, 2010) correspondente a um táxon monofilético (MCLAUGHLIN, 1983; SCHOLTZ & RICHTER, 1995; SCHRAM, 2001; DIXON *et al.*, 2003; AHYONG & O'MEALLY, 2004; TSANG *et al.*, 2008; AHYONG *et al.*, 2009).

1.4. Paguroidea

Historicamente o status filogenético dos ermitões, tem apresentado contínuas mudanças e não existe um consenso entre serem reconhecidos como grupo monofilético ou polifilético (MCLAUGHLIN, 1983; MARTIN & DAVIS, 2001; AHYONG & O'MEALLY, 2004; MCLAUGHLIN *et al.*, 2007; AHYONG *et al.*, 2009). Esta falta de acordo, deve-se principalmente à discordância entre linhas de pesquisas, que em determinados pontos não conseguem mostrar resultados convergentes entre uma abordagem suportada por dados morfológicos e outra exclusivamente sustentada em dados moleculares. O que dificulta o abandono da hipótese de polifília dos ermitões.

Os ermitões, encontram-se inseridos na superfamília Paguroidea e por muito tempo têm sido separados em dois táxons; i.e. Diogenidae Ortmann, 1892 e Paguridae Latreille, 1803. Esta separação mostrou constantes rearranjos, tal como a proposta de MACDONALD *et al.*, (1957) em que os Paguridae foram agrupados com os Lithodidae Samouelle, 1819, excluindo os Diogenidae, devido as similaridades entre as larvas destes grupos e à presença de placa esternal nos terceiros toracômeros nas duas primeiras famílias, caráter ausente no segundo grupo. Esta proposta foi amplamente aceita com algumas observações como a inclusão ou não, de certas famílias como Pylochelidae Bate, 1888 e Lomisidae Bouvier, 1895, que foram, inclusas em Diogenidae e em outras ocasiões consideradas como grupo irmão (MCLAUGHLIN, 1983a e b).

A condição polifilética foi mantida, até que MCLAUGHLIN & LEMAITRE (2001) descreveram uma nova família de ermitões i.e. Pylojacquesidae McLaughlin & Lemaitre, 2001, que apresenta características intermediárias entre os dois táxons (i.e. Diogenidae e Paguridae), estabelecendo assim, a monofilia dos caranguejos ermitões. Portanto, os ermitões, contidos na superfamília Paguroidea, ficaram inseridos a partir do trabalho de MCLAUGHLIN (2003) dentro de sete famílias (Coenobitidae Dana, 1851; Pylochelidae Bate, 1888; Diogenidae, Pylojacquesidae, Lithodidae, Paguridae e Parapaguridae Smith, 1882). Estudos posteriores realizados por MCLAUGHLIN *et al.* (2007) reafirmaram o dito agrupamento, mas desta vez excluindo os Lithodidae. Separação corroborada por LEMAITRE *et al.*, (2009).

Apesar da separação dos litodidos, ainda hoje, existem dúvidas sobre as relações filogenéticas entre estes dois grupos, deixando proposta a inquietude de uma possível polifilia dos ermitões (CUNNINGHAM *et al.*, 1992; RICHTER & SCHOLTZ, 1994). Ao mesmo tempo, poderia indicar que o processo de adoção à vida dentro de conchas de moluscos deveu acontecer em mais de um evento evolutivo na história dos decápodes (MORRISON *et al.*, 2001; TSANG *et al.*, 2011). Hipótese que parece ser corroborada por antecedentes moleculares (AHYONG *et al.*, 2009).

1.5. Paguridae

Dentre as famílias que compõem os Paguroidea, a família Paguridae é a mais abundante, com representantes tanto fósseis como viventes, organizados em 79 gêneros (De GRAVE *et al.*, 2009). Cerca de 40% destes gêneros foram estabelecidos nos últimos vinte anos.

Das espécies viventes, existem mais de 250 espécies descritas em nível mundial (MCLAUGHLIN *et al.*, 2010), sendo a maioria atribuídas ao gênero *Pagurus* Fabricius, 1775.

1.6. O gênero *Pagurus*

O gênero *Pagurus* Fabricius, 1775, corresponde a um táxon heterogêneo, que foi descrito prematuramente na história da carcinologia, mais de duzentos anos. Representa um grupo cosmopolita de ermitões marinhos, presentes em todos os oceanos. Com o decorrer do tempo, inúmeras espécies têm sido descritas como membros deste táxon e na atualidade já registram-se mais de 170 espécies válidas (MCLAUGHLIN *et al.*, 2010). Este grande número

de espécies dificulta enormemente o trabalho de classificação do grupo (MCLAUGHLIN, 1974). Apesar disto, diversos esforços foram realizados e uma das primeiras classificações sistemática do grupo foi registrada no século XIX, quando H. MILNE EDWARDS (1836), fez uma revisão do gênero e dividiu-o em três subgrupos i.e. *Pagures Armés*, *Pagures Appendiculés* e *Pagures Ordinaires*.

Nos anos posteriores, deu-se prosseguimento às classificações em *Pagurus*, adicionando secções dentro dos subgrupos estabelecidos por H. MILNE EDWARDS. Já na segunda metade do século XX, destacaram-se os aportes feitos por FOREST & de SAINT LAURENT (1968) para a zona do Atlântico Sul Oeste, ordenando o táxon com base nas características morfológicas do rosto e armadura dos quelípodos. Desta forma, estabeleceram quatro grupos de espécies; i.e. *comptus*, *exilis*, *miamiensis* e *gaudichaudii*.

Posteriormente MCLAUGHLIN (1974) ampliou esta ordenação, gerando outros quatro novos grupos (i.e. *bernhardus*, *capillatus*, *controfagosus* e *trigonocheirus*), desta vez, com as espécies que ocorrem nas costas ocidentais da América do Norte, baseando-se principalmente na morfologia das estruturas bucais, além de considerar as variações morfológicas analisadas por FOREST & de SAINT LAURENT (1968).

Assim, a heterogeneidade do táxon foi organizada em oito grupos informais. Novamente, uma série de espécies existentes não foram incluídas, por apresentar características únicas que as impedem de se estabelecerem nos grupos de *Pagurus*.

Em 1975, MCLAUGHLIN realizou uma modificação, do até então conhecido grupo “*miamiensis*”, ao analisar a identidade de *P. brevidactylus* (Stimpson), e sinonimizar *P. miamiensis* Provenzano com esta espécie, de maneira, que o grupo “*miamiensis*” foi renomeado, passando a ser denominado grupo “*provenzano*”. Em um trabalho posterior, MCLAUGHLIN & HAIG (1993) descreveram duas novas espécies do grupo *provenzano*, ampliando doze o número de espécies contidas no grupo, e manifestando a sua vez, a necessidade de novas análises dos ermitões deste gênero.

Atualmente, os diferentes agrupamentos de espécies presentes no gênero, são reconhecidos e usados por diversos pesquisadores no mundo (HAIG, 1974b; GARCIA-GOMEZ, 1982; LEMAITRE *et al.*, 1982; MCLAUGHLIN, 1982; NUCCI & MELO, 2003; LEMAITRE & WATABE 2005), como um modo de organizar o táxon, e assim, poder estudar suas espécies. Desta forma, na atualidade, existe um total de onze grupos informais de espécies dentro de *Pagurus* (LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004). Contudo, uma grande

quantidade de espécies descritas não tem atualmente, atribuída um grupo por serem espécies que não se adéquam aos grupos existentes.

Revisões posteriores em *Pagurus*, têm sido realizadas nos últimos anos, obtendo-se mais de trinta novos gêneros, e em alguns casos, estes re-avaliam as espécies contidas no gênero, re-examinando-as. Tal foi o acontecido com *P. filholi* (De Man, 1887) e *P. minutus* Hess, 1865 estudado por SANDBERG & MCLAUGHLIN (1993) ou mais recentemente o re-exame de *P. comptus* e *P. forceps* MANTELATTO *et al.* (2009a).

Em outros casos, algumas espécies foram re-allocadas, e.g. *Pagurus gaudichaudii* (H. Milne Edwards) transferida ao gênero *Propagurus* (McLaughlin & de Saint Laurent, 1998), por apresentar brânquias de tipo quadriseriado e rudimentos de artrobrânquias nos pereiópodos II e III (MCLAUGHLIN & de SAINT LAURENT, 1998).

1.6.1. O gênero *Pagurus* na América do Sul

A América do Sul, apresenta o registro de 27 espécies de ermitões pertencentes ao gênero *Pagurus* (LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004; MCLAUGHLIN *et al.*, 2010). Muitas delas com ampla ocorrência entre os oceanos Atlântico, Pacífico e Mar do Caribe. De modo geral, 10 espécies são distribuídas ao longo do Pacífico Leste, 9 na costa do Atlântico Oeste e 8 reportadas para o Mar do Caribe (Tabela I).

Tabela I. Espécies de ermitões com ocorrência na América do Sul, organizadas de acordo com sua distribuição no Atlântico Oeste, Caribe e Pacífico Leste. (*): Espécies consideradas endêmicas.

Atlântico Oeste
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)
<i>Pagurus exilis</i> (Benedict, 1892)
<i>Pagurus heblingi</i> Nucci & Melo, 2003*
<i>Pagurus leptonyx</i> Forest & de Saint Laurent, 1968*
<i>Pagurus limatulus</i> Fausto Filho, 1970*
<i>Pagurus longimanus</i> Wass, 1963
<i>Pagurus provenzanoi</i> Forest & de Saint Laurent, 1968
<i>Pagurus trichocerus</i> Forest & de Saint Laurent, 1968
Caribe
<i>Pagurus albus</i> (Benedict, 1892)
<i>Pagurus benedicti</i> (Bouvier, 1898)
<i>Pagurus lepidus</i> (Bouvier, 1898)
<i>Pagurus marshi</i> Benedict, 1901
<i>Pagurus meloi</i> Lemaitre & Cruz Castaño, 2004
<i>Pagurus stimpsoni</i> (A. Milne Edwards & Bouvier, 1893)
<i>Pagurus virgulatus</i> Haig & Harvey, 1991
<i>Pagurus vetaultae</i> Harvey & McLaughlin, 1991
Pacífico Leste
<i>Pagurus comptus</i> White, 1847
<i>Pagurus delsolari</i> Haig, 1974
<i>Pagurus edwardsii</i> (Dana, 1852)
<i>Pagurus forceps</i> H. Milne Edwards, 1836
<i>Pagurus gladius</i> (Benedict, 1892)
<i>Pagurus imarpe</i> Haig, 1974*
<i>Pagurus nanodes</i> Haig & Harvey, 1991
<i>Pagurus nesiotes</i> Haig & McLaughlin, 1991
<i>Pagurus perlatus</i> H. Milne Edwards, 1848
<i>Pagurus villosus</i> Nicolet, 1849

Destaca-se que do total de espécies registradas com ocorrência em Sulamérica, só quatro delas são endêmicas i.e. *Pagurus heblingi*, *P. imarpe*, *P. limatulus* e *P. leptonyx*. As outras espécies possuem uma ampla distribuição geográfica, nos diferentes países que compõem esta região. Brasil e Peru, são os países com representantes endêmicos, enquanto que os outros compartilham distintamente sua fauna.

Muitas destas espécies carecem de um conhecimento atualizado relacionado ao seu real status taxonômico e consequente validação como espécie, bem como uma abordagem filogenética. Isto, devido principalmente à falta de estudos da fauna de ermitões nesta zona geográfica (HAIG & MCLAUGHLIN, 1991). Além da inexistência de especialistas no grupo na América do Sul, que contribui para que as inúmeras problemáticas do gênero sejam abordadas para o hemisfério Norte e inferidas para o hemisfério Sul.

Em virtude disso, há uma dificuldade na compreensão das relações filogenéticas entre todas as espécies distribuídas mundialmente (HAIG, 1955; FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; MANTELATTO *et al.*, 2009a). Portanto, fica evidente a necessidade de dar continuidade aos estudos complementares do gênero, em especial nas zonas geográficas carentes. Isto permitirá comparar e caracterizar as espécies do gênero *Pagurus*, em áreas geográficas limitadas, visando compreender em um futuro próximo, a diversidade e o grau de variabilidade existente nas espécies ao longo de sua distribuição geográfica, contribuindo assim, para o entendimento da história evolutiva dessas espécies e o respectivo grupo.

1.7. Metodologias de Estudos

Os diversos estudos, focados em esclarecer as relações filogenéticas entre os seres vivos, tal como as análises relacionadas aos crustáceos decápodes, podem ser abordadas em diferentes perspectivas, baseado na metodologia empregada. No caso dos Anomura, por mais de um século, usou-se exclusivamente a morfologia, como principal ferramenta para elucidar a filogenia do grupo (BURKEROAD, 1981; MCLAUGHLIN & LEMAITRE, 1997; TUDGE, 1997; MCLAUGHLIN *et al.*, 2004. SCHWEITZER *et al.*, 2005), com resultados satisfatórios para a ordenação dos táxons e o entendimento das relações entre seus representantes (BOWMAN & ABELE, 1982; BURKEROAD, 1981; SCHRAM, 1986). No entanto, não sempre estes esforços, foram suficientes para explicar e resolver a história evolutiva dos diferentes grupos, gerando em algumas oportunidades opiniões contraditórias entre diferentes autores (BURKENROAD, 1963, 1981; SCHRAM, 2001, MCLAUGHLIN *et al.*, 2007). Tal cenário é devido, principalmente, à possibilidade de convergências, produto da plasticidade morfológica própria de cada espécie e que em muitas ocasiões está ligada ao tipo de habitat que eles ocupam (AGRAWAL, 2001; FORDYCE, 2006; PRICE, 2006; CHOWN *et al.*, 2007).

Na última década, a realização de novos estudos taxonômicos e sistemáticos tem mudado esta tendência baseada unicamente em dados morfológicos, pois nos tempos atuais a

integração de diversas ferramentas de trabalho é uma prática bastante utilizada pelos pesquisadores, que vêm nesta escolha uma ótima oportunidade de realizar análises complementares que outorgam mais consistência aos resultados e portanto às inferências de parentesco entre as espécies.

Este novo foco, traz consigo uma combinação de outras ferramentas, permitindo realizar abordagens mais abrangentes. Assim, uma das metodologias empregadas para estudos filogenéticos e resolução de problemas taxonômicos específicos é o uso da biologia molecular. Ferramenta, que na última década, experimentou um notável interesse por parte dos cientistas, trazendo, um aumento de literatura especializada utilizando métodos de análise filogenética (CRANDALL *et al.*, 1996; DIXON *et al.*, 2003), tornando seu uso como uma das metodologias prediletas para as reconstruções filogenéticas dentro de diferentes grupos de organismos, inclusive os decápodes (ABELE, 1991; PALUMBI & BENZIE, 1991; CUNNINGHAM *et al.*, 1992; SCHOLTZ & RICHTER 1995; MACPHERSON, & MACHORDOM, 2001; SCHUBART *et al.*, 2002; AHYONG & O'MEALLY, 2004; PORTER *et al.*, 2005; RODRÍGUEZ *et al.*, 2006; MANTELATTO *et al.*, 2009a e b; SCHUBART, 2009a,b e c).

Todo este aumento explosivo de estudos em sistemática molecular, progrediu junto com a decorrente co-evolução dos computadores, assim como a expansão no desenvolvimento de softwares e algoritmos sofisticados e específicos nestas análises (FELSENSTEIN, 1985; POSADA & CRANDALL, 1998; HALL, 1999; HUELSENBECK & RONQUIST, 2001; SWOFFORD, 2003). Ferramentas computacionais, tem permitido desenvolver e estabelecer uma clara linha de pesquisa, orientada na reconstrução filogenética de diversos grupos taxonômicos, que se encontram distribuídos em diferentes áreas geográficas. Além da busca constante por explicar suas respectivas relações de parentesco, tanto inter como intraespecíficas.

As diversas pesquisas utilizando sistemática molecular apresentam resultados que tem mudado, em parte, a percepção das relações filogenéticas entre os grupos de animais, como o proposto por AHYONG & O'MEALLY (2004) que estudaram estas relações nos decápodes ex - reptantia, validando este desutilizado grupo. Até esse momento não tinha sido realizada nenhuma tentativa usando esta ferramenta, para um grupo tão variado como os reptantia. Estudos subsequentes, em outros grupos de decápodes foram realizados em escala menor, estando as análises focalizadas em estudos de táxons menores como famílias, gêneros ou grupos particulares de espécies (STILLMAN & REEB, 2001; HARRISON, 2004;

MANTELATTO *et al.*, 2006, 2009a e b; MATZEN DA SILVA *et al.*, 2011). Contudo, encontra-se longe de solucionar os problemas referentes à organização e aspectos evolutivos de algumas espécies.

A sistemática molecular está baseada na comparação de dados moleculares, de porções conservativas do DNA ou do RNA localizadas em organelas celulares (BRENNER & MESELSON 1961; KIMURA, 1989; HEDRICK, 2006), que permitem visualizar “proximidades” e os vínculos entre os diferentes taxa analisados.

Dentre os mais usados, destacam-se as unidades 28S rDNA, 18S rDNA, Histona, 16S rDNA e Citocromo oxidase I, (SPEARS *et al.*, 1992; STILLMAN & REEB, 2001; FRATINI & VANNINI, 2002; HARRISON, 2004; MUNASINGHE *et al.*, 2004). Genes de origem nuclear e mitocondriais com regiões conservadas e variáveis, que permitem sua aplicação para reconstrução filogenética ou para aspectos mais gerais como estudos populacionais (SCHUBART *et al.*, 2000a, b e c; MORRISON *et al.*, 2001; SCHUBART & HUBER, 2006).

As características gerais destes genes, que sustentam sua escolha neste tipo de análises, estão fundamentadas na numerosa presença deles no genoma dos animais, e o fácil isolamento e amplificação da informação genética neles contida (MORITZ *et al.*, 1987; COLGAN *et al.*, 1998; AVISE, 2004). Isto, sem considerar as propriedades particulares de cada um, como taxa de mutação, taxa de substituição, variação genética, níveis de recombinação gênica, entre outros. Estes fatores são decisivos na hora de escolher um determinado marcador molecular para testar hipóteses evolutivas.

Baseado neste cenário, com as informações apresentadas anteriormente e a necessidade do uso de ferramentas que complementem a execução das análises morfológicas, destacando-se a diversa aplicabilidade da genética molecular, plantou-se a seguinte problemática deste trabalho.

Problemática

2. PROBLEMÁTICA

Existe variação na morfologia externa e na estruturação genética das espécies do gênero *Pagurus* distribuídas na América do Sul?

2.1. Hipótese

“Há variação morfológica em nível inter e intraespecífico nas espécies do gênero *Pagurus* que ocorrem na América do Sul refletida em suas respectivas estruturas genéticas”.

Objetivos

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo Geral

Realizar uma revisão taxonômica das espécies sulamericanas de ermitões pertencentes ao gênero *Pagurus*, por meio de análises morfológicas y moleculares das espécies.

3.2. Objetivos Específicos

- i) Reunir todas as informações taxonômicas e sistemáticas disponíveis na literatura sobre as diferentes espécies em estudo.
- ii) Definir os caracteres morfológicos a serem utilizados nas análises morfológicas.
- iii) Estudar morfolologicamente as espécies de ermitões do gênero *Pagurus* presentes na América do Sul.
- iv) Obter sequências moleculares das espécies em estudo.
- v) Descrever o grau de variabilidade e estruturação genética das espécies do gênero *Pagurus*.
- vi) Verificar as relações de parentesco entre as espécies em estudo.

Material e Métodos

4. MATERIAL & MÉTODOS

4.1. Obtenção dos Espécimes

O material biológico utilizado neste estudo e analisado quanto aos dados morfológicos e moleculares, foi obtido de diversas coleções científicas nacionais e internacionais. Uma parte dos exemplares já se encontravam catalogados na Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia (CCDB) do Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo (FFCLRP/USP). Os demais exemplares, foram coletados quando foi possível ou obtidos por meio de doação de outros pesquisadores. Estes exemplares foram armazenados em frascos de vidro, fixados com álcool etílico 80%, sendo depositados à CCDB.

O acesso ao material de empréstimo deu-se por meio de envio ou visitas às coleções carcinológicas de diferentes instituições científicas e museus. A seguir, as instituições cujo material foi analisado e suas respectivas abreviações:

Siglas das instituições acessadas:

- **CCDB:** Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- **DOUFPE:** Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.
- **IBUNAM-CNCR:** Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Colección Nacional de Crustáceos.
- **MUAP-CD:** Museo del Mar, de la Universidad Arturo Prat, Crustáceos Decápodos, Iquique, Chile.
- **MZUCR:** Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.
- **MZUSP:** Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- **ULLZ:** University of Louisiana-Lafayette Zoological Collections, USA.

Desta forma, ao longo do período de trabalho, na revisão taxonômica, foram obtidas e analisadas 22 espécies de ermitões do gênero *Pagurus* (Tabela II). Vinte uma apresentam ocorrência na América do Sul e constituem o foco principal deste estudo. A outra espécie, i.e. *Pagurus bernhardus* possui uma ampla distribuição na Europa e foi analisada por ser a espécie tipo do gênero e, portanto empregada com fins comparativos.

Tabela II. Espécimes de ermitões utilizados nas análises morfológicas, com a respectiva informação de número de exemplares por espécies, quantidade de machos, fêmeas e fêmeas ovígeras analisados, junto com a sigla das coleções cujo material foi examinado.

Espécie	Nº Exemplares	Machos	Fêmeas	Fêmeas Ovígeras	Coleções
<i>Pagurus albus</i> (Benedict, 1892)	4	3	—	1	MZUCR
<i>Pagurus benedicti</i> (Bouvier, 1892)	2	1	—	1	IBUNAM-CNCR
<i>Pagurus bernhardus</i> (Linnaeus, 1758)	15	13	1	1	MZUSP
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	69	64	—	5	CCDB MZUCR
<i>Pagurus comptus</i> (White, 1847)	34	24	6	4	CCDB MUAP-CD
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	46	28	3	15	CCDB
<i>Pagurus delsolari</i> Haig, 1974	10	6	4	—	MUAP-CD
<i>Pagurus edwardsii</i> Dana, 1852	52	26	13	13	CCDB MUAP-CD
<i>Pagurus exilis</i> (Benedict, 1892)	30	22	1	7	CCDB
<i>Pagurus forceps</i> (H. Milne Edwards, 1836)	15	8	5	2	CCDB MUAP-CD
<i>Pagurus gladius</i> (Benedict, 1892)	7	1	3	3	MZUCR ULLZ
<i>Pagurus heblingi</i> Nucci & Melo, 2003	1	1	—	—	MZUSP
<i>Pagurus lepidus</i> (Bouvier, 1898)	23	20	1	2	IBUNAM-CNCR MZUCR
<i>Pagurus leptonyx</i> Forest & de Saint Laurent, 1968	5	5	—	—	CCDB MZUSP
<i>Pagurus limatulus</i> Fausto Filho, 1970	7	2	2	3	MZUSP
<i>Pagurus longimanus</i> Wass, 1963	1	1	—	—	DOUFPE
<i>Pagurus marshi</i> Benedict, 1901	5	3	2	—	IBUNAM-CNCR ULLZ
<i>Pagurus meloi</i> Lemaitre & Cruz Castaño, 2004	1	1	—	—	ULLZ
<i>Pagurus perlatus</i> H. Milne Edwards, 1848	9	7	2	—	MUAP-CD
<i>Pagurus provenzanoi</i> Forest & de Saint Laurent, 1968	4	4	—	—	MZUSP
<i>Pagurus vetaultae</i> Haig & McLaughlin, 1991	6	5	1	—	MZUCR
<i>Pagurus villosus</i> (Nicolet, 1849)	33	24	9	—	CCDB
TOTAL	379	269	53	57	

4.2. Estudo Morfológico

4.2.1. Preparação dos Espécimes

Inicialmente realizou-se uma coletânea da máxima quantidade possível de informação existente na literatura, referentes às descrições originais, das espécies em estudo e trabalhos sobre a taxonomia e sistemática das mesmas (WASS, 1963; CHIRICHIGNO, 1970; HAIG, 1974; RODRIGUEZ, 1980; HAIG & MCLAUGHLIN, 1991; LEMAITRE & ALVAREZ-LEÓN, 1992; MCLAUGHLIN & HAIG, 1993; MELO, 1999; NUCCI & MELO, 2003; GUZMÁN, 2004; NUCCI & MELO, 2007).

Esta ação foi realizada objetivando obter um levantamento de informação morfológica que permita avaliar a maior representatividade sobre a variabilidade inter e intraespecífica existente no gênero e nas espécies de interesse.

Por outra parte, análises morfológicas prévias de cada exemplar obtido foram submetidas à confirmação das identificações específicas desses espécimes, revisando suas características diagnósticas, com ajuda de chaves taxonômicas pertinentes propostas previamente para as distintas espécies em estudo (HAIG, 1955; SNYDER-CONN, 1980; BOSCHI *et al.*, 1992; GUZMÁN, 1999; MELO, 1999; NUCCI & MELO, 2003; GUZMÁN, 2004; NUCCI & MELO, 2007).

4.2.2. Seleção dos Caracteres Morfológicos

Os caracteres foram selecionados de acordo com o proposto em trabalhos referentes à taxonomia e sistemática de decápodes (ABELE, 1991; DIXON *et al.*, 2003), sendo baseados, neste caso, em caracteres estruturais de tipo geral, dos quais destaca-se as formas corpóreas dos ermitões (e.g. quelípodos, pereiópodos, telso) ou específico os ermitões e em particular a taxonomia e morfologia das espécies contidas no gênero *Pagurus* (Figura 1) (MCLAUGHLIN, 1974, 2003; MCLAUGHLIN & LEMAITRE, 1997; MCLAUGHLIN, *et al.*, 2004; LEMAITRE *et al.*, 2009). Entre estes, ressaltam as formas dos últimos pares de pereiópodos, modificados na região propodal, com a presença de escamas que simulam um tipo de grossa ou lixa, utilizada na aderência das conchas de gastrópodes ocupadas, única nos decápodes (MCLAUGHLIN, 1982).

Outro caráter considerado de importância foi à conformação branquial e o tipo de filamentos branquiais das espécies com o objetivo de detectar a presença de conformações

discordantes com o estabelecido na descrição original do gênero *Pagurus* (Fabricius, 1775, *sensu* MCLAUGHLIN, 2003).

Figura 1. Representação esquemática geral, da morfologia externa de um ermitão, com destaque para alguns dos caracteres comumente utilizados na identificação das espécies do gênero *Pagurus* (extraído e modificado de SCHEMBRI & MCLAY, 1983).

Os caracteres escolhidos e levantados durante o trabalho de revisão taxonômica, foram mapeados, de maneira a serem reunidos e organizados em uma lista de caracteres, que serviu de guia durante esta etapa e foi utilizada na diagnose das espécies em estudo (Tabela III).

Cada caráter foi separado em relação à sua disposição no plano corpóreo dos crustáceos decápodes, distinguindo-se as três divisões básicas: Cabeça (estruturas sensitivas e estruturas bucais), Tórax (maxilípodos, quelípodos e pereiópodos), e Pleon (abdome e pleópodos).

Destaca-se que dentro do plano típico estabelecido para os decápodes, o corpo consiste de 19 ou 20 somitos, dependendo da consideração que se tenha do acron e telso, como segmentos. Embora o acron e telso não são considerados como segmentos corporais, uma vez

que primitivamente não encerram celoma nem apêndices (MCLAUGHLIN, 1980; FOREST *et al.*, 2000; BLACKSTONE, 2005). Assim, estas e outras estruturas das regiões do corpo (rosto, escudo dorsal, brânquias, esternito) foram observadas de acordo com sua localização no plano geral do corpo. MCLAUGHLIN, 1974; MCLAUGHLIN & LEMAITRE 1997; FOREST *et al.*, 2000).

Tabela III. Lista resumida dos caracteres utilizados nas análises morfológicas, de acordo com o plano corporal dos ermitões.

LISTA DE CARACTERES		
CABEÇA	Antênulas	Tamanho relativo dos pedúnculos antenulares em relação aos olhos
	Antenas	Tamanho relativo dos pedúnculos antenais em relação aos olhos
	• I segmento antenal	Armado ou desarmado de espinho
	• II segmento antenal	Presença ou ausência de processo espinhoso
	• III segmento antenal	Presença ou ausência de cerdas
	• IV segmento antenal	Presença ou ausência de cerdas
	• V segmento antenal	Presença ou ausência de cerdas
	• Acículo antenal	Forma (simples, bifido ou espinhoso)
	• Flagelo antenal	Comprimento e tipo de cerdas
	Acículos oculares	Forma (simples, bifido ou espinhoso)
TÓRAX	Olhos	Forma (delgado, robusto)
	• Pedúnculo ocular	Tamanho em relação ao comprimento dos pedúnculos antenais
	Rostro	Forma (redondo, triangular ou obtuso), Tamanho em relação as projeções laterais
	Escudo cefálico	Tamanho, presença ou ausência de armadura ou cerdas
	• Regiões do escudo	Grau de desenvolvimento das linhas cervicais e transversais
	Maxilípodos I	Forma do endopodito e segmento basal
	Maxilípodos II	Forma da base-isquio, fusionados ou separados
	Maxilípodos III	Crista dentata, quantidade de dentes e presença ou ausência de dente acessório
	Esternito	Forma (retangular, arredondado, com ou sem projeção)
	Quelípodos	Tamanho, forma e armadura de cada artículo
PLEON	• Dedo fixo	Tamanho e armadura da face cortante
	• Dedo móvel	Tamanho e armadura da face cortante
	Pereiópodos II e III	Tamanho e tipo de armadura
	• II e III	Tamanho do dátilo em relação ao escudo, forma do dátilo
	• IV e V	Forma do própodo e quantidade de linhas de escamas no raspador
	Estenito V	Forma e presença ou ausência de projeções
	Pleópodos	Forma do exópodo e endópodo e número de pleópodos em machos e fêmeas
	Urópodos	Forma (simétricos ou assimétricos)
	Telso	Forma (quadrado, retangular ou circular)
	• Lóbulos	Tipo de ornamentos
	• Margens terminais	Forma e números de espinhos

4.2.3. Análises Morfológicas

O material examinado foi medido quanto ao comprimento do escudo cefálico (CC) em milímetros (mm), a partir do ponto médio do lóbulo rostral ao ponto médio da margem posterior do escudo, com um paquímetro digital STARRETT® 727 (0,01 mm). Além disso, os animais foram avaliados quanto ao sexo, o que foi determinado de acordo com a posição dos gonóporos, distinguindo-se os machos pela presença de aberturas genitais na base dos quintos pereiópodos e nos terceiros nas fêmeas. As fêmeas ovígeras foram identificadas pela massa de ovos aderida aos pleópodos.

Os símbolos usados nas informações de material examinado, i.e. ♂, ♀, ♀♀, referem-se a macho, fêmea e fêmea ovígera, respectivamente.

As análises dos caracteres morfológicos foram realizadas com um estéreo-microscópio modelo MZ6 LEICA® e Stemi SV6 ZEISS® e microscópio ótico LEICA (DM 1000).

Em alguns casos foram capturadas fotografias de alguns caracteres de maior variabilidade ou de maior destaque, com uma câmera fotográfica digital colorida marca OLYMPUS C-7070 acopladas aos aparatos óticos. Para as fotografias diretas (sem estereoscópio) foi empregada a mesma câmera.

Para facilitar a visualização de algumas estruturas morfológicas dos exemplares, empregou-se Cloreto de Tetrametilitionina 1% (azul de metileno) diluído previamente em álcool 70%, corante de uso universal utilizado em estudos de diversas doenças e análises morfológicas, por suas propriedades de tingir estruturas e tecidos (VARGAS & GONZÁLEZ, 1996; MARTÍNEZ, 2002). No caso deste estudo foi usado para ressaltar a morfologia das brânquias e ornamentações de diferentes estruturas (e.g. maxilípodos, pereiópodos e telso).

A observação dos apêndices cefálicos e torácicos (estruturas sensitivas e bucais), foi realizada quando possível de fazer sem danificar o material, em casos de lotes com numerosos exemplares, optou-se pela dissecação de alguns espécimes, objetivando uma rigorosa análise das estruturas.

Os desenhos preliminares, das estruturas consideradas de importante valor taxonômico foram realizados sob observação em câmara clara montada ao estéreo-microscópio modelo MZ6 LEICA® e Stemi SV6 ZEISS®, depois os desenhos foram digitalizados por meio do uso de scanner (HP Photosmart C3180), o qual permite ter os esquemas das estruturas de forma digital. Posteriormente as adaptações para a montagem e organização das ilustrações

em uma única imagem foram realizadas no programa computacional Adobe Illustrator CS2. Desta forma, todos os esquemas realizados correspondem às vistas dorsal e lateral.

4.2.4. Revisão Taxonômica

Finalmente, após as análises morfológicas, foram elaboradas as descrições taxonômicas para cada espécie em estudo, apresentadas em ordem alfabética, junto com as listas de sinonímia, compostas pelas informações disponíveis na literatura sobre taxonomia, sistemática e aspectos de biologia geral das espécies. Informações que foram compiladas ao longo deste estudo, dando destaque aos trabalhos que implicaram em mudanças taxonômicas.

Os lotes de material examinado foram organizados por países em ordem decrescente de latitude Sul, desde o lado Atlântico ao Pacífico da distribuição das espécies quando for o caso. As informações específicas de cada material analisado são apresentadas baseadas nos dados disponíveis no catálogo de tombo.

A terminologia adotada para a morfologia das espécies de *Pagurus*, empregada na etapa de redação das descrições, foi baseada nos trabalhos de MCLAUGHLIN (1974, 2003), MCLAUGHLIN & FOREST (1997), MCLAUGHLIN & LEMAITRE (1997), MCLAUGHLIN & de SAINT LAURENT (1998) e FOREST *et al.*, (2000). Os termos utilizados no texto foram em sua maioria definidos e representados esquematicamente em um glossário ilustrativo (APÊNDICE).

4.3. Estudo Molecular

4.3.1. Escolha do Material

O material disponibilizado para os procedimentos moleculares foi obtido de preferência de um único exemplar por espécie em estudo, sendo em alguns casos empregado mais de um espécime, previamente fixado em álcool 70-80%. Em cada escolha, foram selecionados de cada lote, na medida do possível, os espécimes adultos de maior tamanho, a fim de facilitar o processo de extração de tecido. Além de exemplares de preferência machos, nos quais são feitas as descrições e chaves taxonômicas existentes. Tudo isso, foi realizado para evitar dúvidas quanto à identificação da espécie.

4.3.2. Escolha dos Marcadores

Para o estudo molecular é importante uma adequada escolha de marcadores, pois são os que permitem definir um genótipo determinado (SIMON *et al.*, 1994; NORRIS, *et al.*, 1999; ROEHRDANZ, *et al.*, 2002). Entre as características que devem possuir bons marcadores moleculares, destaca-se o fácil isolamento, disponibilidade de primers universais, baixa variação na composição das bases nitrogenadas entre os distintos táxons, fácil alinhamento, taxas de substituição que permitam bastantes sítios informativos, também evitem o alto número de substituições múltiplas. (GATESY *et al.*, 1993; GALTIER & GOUY, 1995; CRUICKSHANK, 2002; TSANG *et al.*, 2008; RAGIONIERI *et al.*, 2009; SCHUBART, 2009). Em base a estas informações, fragmentos parciais de dois genes foram utilizados como marcadores, um de tipo mitocondrial (gene 16S rRNA) e um nuclear (gene Histona 3). Genes amplamente úteis em estudos de sistemática e genética de populações em diversos grupos taxonômicos (EDGECOMBE *et al.*, 2000; HICKERSON & CUNNINGHAM, 2000; COLGAN *et al.*, 2008; MALAY & PAULAY, 2009; MATZEN DA SILVA *et al.*, 2011), que fazem deles adequados para resolver problemas taxonômicos e filogenéticos (SPEARS *et al.*, 1992, 1994; GIRIBET *et al.*, 1996; SCHUBART *et al.*, 2000b; STILLMAN & REEB 2001; TUDGE & CUNNINGHAM 2002; PORTER *et al.*, 2005; MANTELATTO *et al.*, 2006 e 2007; ROBLES *et al.*, 2007; PAGE *et al.*, 2008a e b; FELDER & ROBLES, 2009).

4.3.2.1. Gene mitocondrial 16S

O gene 16S rRNA (small subunit ribosomal RNA), é um gene estrutural, altamente conservado que é herdado maternalmente (MORITZ *et al.*, 1987). Possui aproximadamente 530 pares de base (bp), reconhecido por ser não codificante. Características que permitem um relativo fácil isolamento, devido ao alto número de mitocôndrias que são possíveis de encontrar no tecido celular (TOON *et al.*, 2009)

Neste gene, é observada uma combinação de regiões variáveis e conservadas, que tem permitido seu uso massivo para a resolução de problemas taxonômicos em diversos grupos de animais, inclusive em crustáceos e decápodes em geral, tentando elucidar questões evolutivas em diversos níveis de generalidade (SCHUBART *et al.*, 2000b). Isto, somado com o alto número de primers existentes, desenvolvidos para este gene. Desta forma, diversos estudos têm sido executados com implementação deste marcador (FOLMER *et al.*, 1994; PORTER *et al.*,

2005, 2007; TOON *et al.*, 2009), sendo nos decápodes, aplicado com sucesso atuando como marcador específico (MANTELATTO *et al.*, 2006, 2007, 2009a e b).

4.3.2.2. Gene nuclear H3

O gene nuclear Histona 3 (H3), corresponde a um gene bastante conservado, que codifica proteínas e possui aproximadamente 330 bp (COLGAN *et al.*, 1998; MAXMEN *et al.*, 2003). Atua como a matriz na qual o DNA se enrola e têm um papel importante na regulação dos genes, ao compactarem o DNA, permitindo que os genomas eucarióticos de grandes dimensões caibam dentro do núcleo das células (MARZLUFF *et al.*, 2002). Desta forma, sua estrutura é conservada em termos evolutivos, além de ser um gene fácil de amplificar (COLGAN *et al.*, 1998).

Este gene, em comparação com o 16S, tem um uso mais recente como marcador molecular; de fato o número de sequências nucleotídicas de crustáceos, disponíveis para este gene no banco de dados é bastante inferior. Apesar disto, nos últimos anos tem-se massificado seu uso, com fins comparativos entre os resultados gerados por meio do uso de diferentes genes mitocondriais e nucleares, junto com auxiliar na resolução de problemas taxonômicos, populacionais e filogenéticos de diversos táxons (BROWN *et al.*, 1999; AHYONG & O'MEALLY, 2004; PORTER *et al.*, 2005; BUHAY *et al.*, 2007; PAGE *et al.*, 2008; CHU *et al.*, 2009; KLAUS *et al.*, 2009).

4.3.3. Obtenção dos Dados Moleculares

Após a escolha dos marcadores, iniciam-se os procedimentos de obtenção dos dados moleculares. Isto é feito com auxílio de protocolos. De este modo, cada etapa possui procedimentos estabelecidos, no caso particular deste estudo, todos os procedimentos seguiram a metodologia proposta por MANTELATTO *et al.*, (2006, 2007 e 2009a e b), PILEGGI & MANTELATTO (2010) e VERGAMINI *et al.*(2011), com alguns ajustes à adequação do tipo de material.

Para os casos de material fixado previamente em formol, utilizou-se os procedimentos de PILEGGI (2009).

4.3.3.1. Extração do DNA

O DNA genômico foi extraído do tecido muscular, dos quelípodos dos indivíduos selecionados. Obtidos da face ventral, a partir da zona da articulação da quela, visando não danificar nenhuma região portadora de informação morfológica utilizados na determinação da espécie.

O tecido extraído e consequente DNA contido nele, foi incubado por 24 h em 600 µl de tampão de lise a 65°C, posteriormente macerado e as proteínas foram separadas pela adição de 200 µl de acetato de amônio (7,5 M) anteriormente à centrifugação. O DNA foi precipitado pela adição de 600 µl isopropanol resfriado seguido de centrifugação. O resíduo “pellet” resultante (após 24 h de descanso a -20°C) foi lavado com etanol 70%, liofilizado e ressuspendido em 20-50 µl de tampão TE (Tris-HCl e EDTA).

A concentração e a qualidade do DNA extraído foram observadas em eletroforese com gel de agarose 1% e fotografada com câmera digital C-7070 Olympus® em um transiluminador UV M20 UVP®. Esses procedimentos permitiram adequar a concentração do DNA extraído à concentração necessária de DNA (cerca de 200-300 ng) para a realização da amplificação dos genes de interesse pela técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction) (SAMBROOK *et al.*, 1989).

4.3.3.2. Amplificação do DNA

A região de interesse, correspondente aos fragmentos do gene mitocondrial (16S) e o gene nuclear (H3), foram amplificadas por meio da técnica de PCR. Para isto, utilizou-se iniciadores universais ou “primers” desenvolvidos especificamente para cada gene (Tabela IV).

Tabela IV. Sequências de primers utilizados nos procedimentos de amplificação dos segmentos de DNA, para os genes de interesse por meio da técnica de PCR.

Gene	Primer	Sequência	Autor
16S	16SH2	5'- AGATAGAAACCAACCTGG-3'	Palumbi <i>et al.</i> , 1991
	16SL2	5'-TGCCTGTTTATCAAAAACAT-3'	
Histona 3	H3af	ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC	Colgan <i>et al.</i> , 1998
	H3ar	ATATCCTTRGGCATRATRG TGAC	

Os produtos de PCR foram obtidos em uma reação de volume total de 25 µl, contendo 6,5 µl de água destilada e deionizada Barnstead®, 3 µl de PCR Buffer (10X), 3 µl MgCl₂ 25 mM, 5 µl Betaína (5M), 4 µl DNTPs (10 mM), 1 µM de cada primer (10 pmol), *Thermus aquaticus* (Taq) polimerase (5 U/µl) e 1 ou 2 µl do DNA previamente extraído.

A amplificação do DNA foi realizada no PxE 0.2 Thermal Cycler Thermo® com os seguintes ciclos termais:

1) Gene 16S

- desnaturação inicial por 5 min a 95°C.
- anelamento por 40 ciclos (45 s a 95°C; 45s a 48-50°C e 1 min a 72°C)
- extensão final por 3 min a 72°C.

2) Gene H3

- desnaturação inicial por 5 min a 94°C.
- anelamento por 40 ciclos (45 s a 95°C; 45 s a 48-50°C e 1 min a 72°C)
- extensão final por 5 min a 72°C.

Os resultados dos PCRs foram observados em eletroforese com gel de agarose 1% e fotografados com câmera digital C-7070 Olympus® em um transiluminador UV M20 UVP®.

Assim, um exemplar de cada espécie obtida para as análises morfológicas, foi utilizado para estes procedimentos, passando cada um pela etapa de extração de tecido e amplificação do material genômico. Porém, isto não sempre foi traduzido em resultados

positivos nas amplificações do DNA, sendo necessário em algumas situações, repetir a reação em cadeia da polimerase (PCR) em reiteradas ocasiões.

Cada passo que foi repetido tentou-se identificar o possível problema, sendo testadas diferentes concentrações do material extraído que contem o DNA, seja aumentando o diluindo a concentração desta solução, e em outros casos mudando a temperatura de anelamento de cada primer.

4.3.3.3. Purificação e Amplificação dos produtos dos PCRs

A purificação foi realizada por meio de filtros Microcon 100 da Millipore® e do kit SureClean Plus. Utilizou-se para a reação de sequenciamento um volume total de 20 µl, contendo água destilada e deionizada, Big Dye® Terminator Sequencing Buffer (2,5x), Big Dye® Terminator Cycle Sequencing (Applied Biosystems), primer (10 pmol) e 2 µl do produto do PCR previamente purificado.

4.3.3.4. Precipitação e Sequenciamento do DNA

O PCR de sequenciamento foi realizado com o seguinte ciclo termal: desnaturação inicial por 2 min a 96°C; anelamento por 35 ciclos (45 s a 96°C; 30 s a 48-50°C e 4 min a 60°C).

O produto das reações de PCR foi precipitado pela adição de 80 µl de isopropanol 70-90%, seguido de leve agitação no vórtex e incubação por 15 min à temperatura ambiente. Após centrifugação, o sobrenadante foi descartado e secado à temperatura ambiente. O precipitado foi lavado com 200 µl de etanol 70-90% e centrifugado novamente. Após purificação e precipitação, os produtos das reações de PCR foram sequenciados em sequenciadores automatizados ABI Prism 3100 Genetic Analyzer® (Applied Biosystems automated sequencer) do Departamento de Biologia da FFCLRP/USP e no Departamento de Tecnologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal (FCAV) – Universidade Estadual Paulista (UNESP), por meio do kit de reação ABI Big Dye® Terminator Mix (PE Biosystems).

As espécies com resultados positivos no sequenciamento foram considerados vouchers genéticos, devidamente rotulados e incorporados na Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia (CCDB), ou de outras coleções de origem.

4.3.3.5. Edição e Alinhamento das sequências

Os fragmentos de DNA, obtidos a partir da metodologia empregada foram previamente comparados e corroborados com as sequências depositadas no banco genético (GenBank), sendo submetidos ao alinhamento no sistema BLAST para comparação e confirmação das identidades das espécies em estudo, com a assembléia do banco de dados NCBI (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/blast.cgi>), por meio da similaridade das sequências obtidas com espécies próximas ou com dados das mesmas espécies, visando desta forma, a confirmação de suas respectivas identidades.

Após a confirmação das identidades das espécies cujas sequências foram obtidas, realizou-se o alinhamento manual das fitas, para a eliminação das possíveis regiões ambíguas que pudessem atuar como ruídos e interferir no resultado das análises, próprios das modificações que sofrem as sequências de DNA (substituições, inserções e deleções). Posteriormente, todas as sequências foram editadas e logo reconciliadas e confirmadas pelo sequenciamento de ambas as fitas (senso e anti-senso) utilizando-se o software BioEdit HALL (1999). Em seguida, procedeu-se à inspeção visual do alinhamento das fitas, em busca de possíveis erros, que foram corrigidos manualmente. Posteriormente deu-se passo ao alinhamento automático das fitas no programa Clustal W (THOMPSON *et al.*, 1994) incorporado no BioEdit, mediante o uso dos seguintes parâmetros de penalidade: alinhamento aos pares e alinhamento múltiplo com valores de 6-2/6-2 para abertura e extensão de gap respectivamente.

4.3.4. Sequências Analisadas

As sequências analisadas foram obtidas, inicialmente a partir de nossas próprias extrações (Tabela V). Estas sequências foram, complementadas com dados do GenBank objetivando fornecer uma abrangência de espécies irmãs, e assim, poder avaliar melhor as variações interespecíficas entre algumas espécies do gênero (Tabela VI).

Tabela V. Lista de espécimes de ermitões considerados vouchers genéticos, utilizados para as análises moleculares, com as respectivas informações de lugar de coleta, museu e número de catálogo e números de acesso para cada gene, no banco de dados genéticos (GenBank). Números de catálogos, referem-se as seguintes coleções: CCDB = Coleção de Crustáceos Departamento de Biologia, FFCLRP, Universidade de São Paulo; MZUSP = Coleção Carcinológica, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; ULLZ = University of Louisiana at Lafayette, Zoological Collection.

Espécie	Lugar de Coleta	Nº de Catalogo	Nº de Acesso	
			H3	16S
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	Ubatuba (Brasil)	CCDB 771	JQ805784	—
<i>Pagurus comptus</i> White, 1847	Puerto del Hambre (Chile)	CCDB 1805	JQ805785	—
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	Caraguatatuba (Brasil)	CCDB 463	JQ805790	—
<i>Pagurus edwardsii</i> (Dana, 1852)	Quintero (Chile)	CCDB 2614	JQ805791	—
<i>Pagurus exilis</i> (Benedict, 1892)	Caraguatatuba (Brasil)	CCDB 701	JQ805792	—
<i>Pagurus forceps</i> H. Milne Edwards, 1836	Punta de Tralca (Chile)	CCDB 1750	JQ805793	—
<i>Pagurus gladius</i> (Benedict, 1892)	San Felipe (México)	ULLZ 5681	JQ805786	—
<i>Pagurus heblingi</i> Nucci & Melo, 2003	Cabo Frio (Brasil)	MZUSP 13994	JQ805796	JQ805782
<i>Pagurus leptonyx</i> Forest & de Saint Laurent, 1968	Caraguatatuba (Brasil)	CCDB 1684	JQ805787	—
<i>Pagurus meloi</i> Lemaitre & Cruz Castaño, 2004	Pacifico Leste (Costa Rica)	ULLZ 9445	JQ805789	—
<i>Pagurus perlatus</i> H. Milne Edwards, 1848	Mejillones (Chile)	CCDB 2832	JQ805794	JQ805783
<i>Pagurus villosus</i> (Nicolet, 1849)	Valdivia (Chile)	CCDB 1808	JQ805795	—
<i>Propagurus gaudichaudii</i> (H. Milne Edwards, 1836)	Off shore (Argentina)	CCDB 1669	JQ805788	—

Das sequências do gene 16S utilizadas nas análises, uma fração importante, para algumas espécies alvo deste estudo, foram obtidas previamente por membros do LBSC junto

com pesquisadores associados (MANTELATTO *et al.*, 2006 e 2009a) e disponibilizadas na base de dados do Genbank. Junto com estas sequências adquiridas do banco de dados genéticos, foram utilizadas sequências do mesmo fragmento de DNA de sete outras espécies do gênero visando uma melhor compreensão das relações evolutivas dentro do gênero e uma maior robustez das análises filogenéticas (Tabela VI).

Para os grupos externos (outgroups), optou-se por empregar espécies de outros gêneros dentro da família Paguridae (i.e. *Calcinus*, *Dardanus* e *Propagurus*), reconhecidos na literatura por apresentar uma relação evolutiva estreita com as espécies de *Pagurus* (MCLAUGHLIN *et al.*, 2007; AHYONG *et al.*, 2009; TSANG *et al.*, 2011), para as quais sequências comparáveis dos genes 16S e H3 estavam disponíveis (Tabela VI).

Tabela VI. Lista de espécimes de ermitões utilizados nas análises moleculares, obtidos a partir do banco de dados genéticos GenBank, com as respectivas informações de lugar de coleta, museu e número de catálogo e números de acesso para cada gene, no banco de dados genéticos (GenBank). Números de catálogos, referem-se as seguintes coleções: CCDB = Coleção de Crustáceos Departamento de Biologia, FFCLRP, Universidade de São Paulo; MB = Crustacean collection of the Natural and History Museum of Portugal; MZUSP = Coleção Carcinológica, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; UF = Invertebrate Collections of the Florida Museum of Natural History, University of Florida; ULLZ = University of Louisiana at Lafayette, Zoological Collection.

Família / Espécie	Lugar de Coleta	Nº de Catalogo	GenBank	
			16S	H3
DIOGENIDAE				
<i>Dardanus insignis</i> (de Saussure, 1858)	Caraguatatuba (Brasil)	CCDB 774	DQ369943	—
<i>Dardanus lagopodes</i> Forsk. 1775	Ilhas Marianas (Micronésia)	UF 326	—	FJ620491
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1791)	Ubatuba (Brasil)	CCDB 769	DQ369940	—
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1791)	Florida (U.S.A)	UF 8363	—	FJ620469
<i>Calcinus pascuensis</i> Haig, 1974	Isla de Pascua (Chile)	UF 3648	FJ620223	—
<i>Calcinus pascuensis</i> Haig, 1974	Isla de Pascua (Chile)	UF 3648	—	FJ620472
<i>Calcinus vachoni</i> Forest, 1958	Ilhas Marianas (Micronésia)	UF 5742	FJ620197	—

Calcinus vachoni

Forest, 1958

Filipinas

UF 6748

— FJ620445

Tabela VI. Continuação.

Família / Espécie	Lugar de Coleta	Nº de Catalogo	GenBank	
			16S	H3
PAGURIDAE				
<i>Pagurus alatus</i> Fabricius, 1775	Costa Algarvia (Portugal)	MB89000463	JN107605	—
<i>Pagurus bernhardus</i> (Linnaeus, 1758)	França	—	AF425335	—
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	Ubatuba (Brasil)	CCDB 771	DQ369945	—
<i>Pagurus comptus</i> White, 1847	Puerto del Hambre (Chile)	CCDB 1805	FJ869143	—
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	Ubatuba (Brasil)	CCDB 779	DQ369947	—
<i>Pagurus edwardsii</i> Dana 1852	Antofagasta (Chile)	CCDB 2207	FJ869146	—
<i>Pagurus excavatus</i> (Herbst, 1791)	Sicilia (Itália)	MB89000078	JN107610	—
<i>Pagurus exilis</i> (Benedict, 1892)	Ubatuba (Brasil)	CCDB 767	FJ869147	—
<i>Pagurus forceps</i> H. Milne Edwards, 1836	Punta de Tralca (Chile)	CCDB 1750	FJ869148	—
<i>Pagurus leptonyx</i> Forest & de Saint Laurent, 1968	Ubatuba (Brasil)	CCDB 1257	DQ369946	—
<i>Pagurus longicarpus</i> Say, 1817	—	—	AF150756	—
<i>Pagurus macLaughlinae</i> García-Gómez, 1982	Florida (U.S.A)	ULLZ 5679	FJ869151	—
<i>Pagurus pollicaris</i> Say, 1817	Louisiana (U.S.A.)	ULLZ 5673	FJ869152	—
<i>Pagurus prideaux</i> Leach, 1815	Costa Algarvia (Portugal)	CCDB 1798	FJ869153	—
<i>Pagurus provenzano</i> Forest & de Saint Laurent, 1968	Santa Catarina (Brasil)	MZUSP 13808	FJ869154	—
<i>Pagurus villosus</i> (Nicolet, 1849)	Valdivia (Chile)	CCDB 1808	FJ869155	—

4.3.5. Análises dos Dados Moleculares

A partir das sequências nucleotídicas e com o objetivo de comparar a taxa de variabilidade genética interespecífica, junto com analisar às relações filogenéticas entre as espécies em estudo, deu-se passo às análises moleculares para a construção de árvores filogenéticas, por meio de dois dos três principais procedimentos filogenéticos, i.e. Neighbor-

joining (NJ) e Máximo Likelihood (ML) (PALERO & CRANDALL, 2009). Estes métodos são empregados com o intuito de testar a consistência das topologias do conjunto de dados moleculares, por meio da comparação dos diferentes enfoques para auxiliar na avaliação da robustez da filogenia.

Estes métodos estão baseados em algoritmos e pressupostos diferentes, que são importantes na hora de gerar as topologias e a posterior compreensão da evolução dos distintos grupos formados (PAGE & HOLMES, 1998). Deste modo, as metodologias para a construção de árvores podem ser baseadas no uso de distâncias genéticas ou utilizando métodos discretos (HUELSENBECK & RANNALA, 1997).

No primeiro caso as matrizes de caracteres são transformadas em uma matriz de distâncias, neste tipo de métodos encontra-se o Agrupamento de Vizinhos ou Neighbor-joining (NJ). Em análises discretas, as análises são realizadas em estados de caráter, os que são analisados diretamente sem converter os dados em matrizes de distância, destaca-se nesta classificação o método da Máxima Verossimilhança ou Máximo Likelihood (ML).

4.3.5.1. Escolha dos Modelos de Substituição Nucleotídica

Prévio à execução das distintas metodologias de análises das sequências nucleotídicas, é necessária a busca de um modelo de substituição nucleotídica que ofereça suporte às hipóteses evolutivas. O modelo adequado deve representar as mudanças evolutivas dos diferentes sítios de interesse. (PAGE & HOLMES, 1998; AVISE, 2004; PALERO & CRANDALL, 2009).

Neste sentido, os modelos de substituição de nucleotídeos empregados nos cálculos das matrizes de distância foram selecionados, segundo o critério de informação Akaike (Akaike Information Criterion – AIC) (POSADA & BUCKLEY, 2004), que permite comparar e escolher o melhor modelo evolutivo para o set de dados em questão. Este critério foi selecionado dentre as 56 alternativas disponíveis pelo programa ModelTest 3.7 (POSADA & CRADALL, 1998).

As análises de ML, foram executadas no programa RAxML (Randomized Axelerated Maximum Likelihood) (STAMATAKIS, 2006). Este programa, foi empregado utilizando a versão online da Cyber Infra-estrutura para Pesquisas Filogenéticas (Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research – CIPRES), web site <http://www.phylo.org/> (STAMATAKIS *et al.*,

2008). Plataforma online, que assume previamente o modelo de substituição nucleotídica GTR + G + I, para realizar as análises moleculares de cada gene.

4.3.5.2. Análises de Distância Genética

A partir da obtenção do modelo de substituição nucleotídica, os dados das matrizes foram agrupados pelo método de agrupamento de vizinhos (Neighbor-Joining – NJ) (SAITOU & NEI, 1987). Este método está baseado no princípio da evolução mínima, procurando sequencialmente vizinhos mais próximos que minimizem o comprimento total da árvore. Sua utilidade radica na rapidez do método, para escolher entre várias árvores. Além de ser ótimo para gerar árvores preliminares (STEEL *et al.*, 1988; OTA & LI, 2001).

O método NJ foi utilizado no programa PAUP 4.0 beta 10 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) (SWOFFORD, 2003), usando máxima verossimilhança como fator de correção. De maneira de que todas as posições nucleotídicas, foram comparadas individual e diretamente para cada par de sequências. A consistência das topologias e os níveis de suporte dos ramos foram mensuradas e obtidas pelo método de re-amostragem por “bootstrap” (FELSENSTEIN, 1985), com 1000 réplicas, e apenas valores de confiança acima de 50% foram apresentados.

4.3.5.3. Análises de Caráter

O método da máxima verossimilhança (Maximum likelihood – ML) (FELSENSTEIN, 1981) escolhe árvores entre todas as opções de árvores mais prováveis, que tenham sido geradas em uma determinada data observada. Este método considera todos os sítios indistintamente e, portanto, tenta evitar a perda de informação que ocorre quando as sequências são convertidas em distâncias curtas (ROGERS, 1997; BRUNO *et al.*, 2000). Para isto, emprega-se um modelo probabilístico de evolução de caracteres, que é calculado para diversas topologias variando o tamanho dos ramos para os táxons. Assim, este procedimento é repetido para todas as árvores possíveis e a que apresenta maior pontuação de verossimilhança será a escolhida (SCHNEIDER, 2007)

As análises de ML, foram realizadas no programa computacional RAxML v.7.0.4. Programa de inferência sequencial e paralela de ML, baseada em grandes árvores filogenéticas. Este programa foi executado utilizando a plataforma online CIPRES.

Os parâmetros empregados nas análises de ML seguiram as informações padrão contidas no RAxML para o modelo evolutivo de substituição de nucleotídica GTR (General Time Reversible) (WADDELL & STEEL, 1997). As medidas de suporte das topologias foram calculadas utilizando a metodologia de “bootstrap” selecionando a opção de determinar automaticamente o número de séries de “bootstrapping” necessários a serem realizados em RAxML. Uma vez obtidos os resultados, as árvores foram analisadas e editadas no programa MEGA 4 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) (TAMURA *et al.*, 2007).

Resultados

5. RESULTADOS

5.1. Obtenção dos Espécimes

Durante a revisão taxonômica, foram obtidos um total de 22 espécies de ermitões do gênero *Pagurus*.

Um total de 379 exemplares foram analisados, correspondentes a 269 machos e 110 fêmeas, sendo que destas últimas 57 eram ovígeras (Tabela III).

5.2. Sistemática do grupo

Infraordem **ANOMURA MacLEAY, 1838**

Superfamília **PAGUROIDEA LATREILLE, 1803**

Família **PAGURIDAE LATREILLE, 1802**

Gênero ***Pagurus* FABRICIUS, 1775**

Cancer LINNAEUS, 1758: p. 625.

Pagurus FABRICIUS, 1775: p. 410; PROVENZANO, 1959: p. 393; WILLIAMS, 1965: p. 125; FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 116; COELHO & RAMOS-PORTO, 1986: p. 39; MCLAUGHLIN, 1974: p. 37; RIEGER, 1998: p. 413; MELO, 1999: p. 100; FOREST *et al.*, 2000: p. 189; MCLAUGHLIN, 2003: p. 125; NUCCI & MELO, 2003: p. 351; NUCCI & MELO, 2007: p. 47; DE GRAVE *et al.*, 2009: p. 26; MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 32.

Pagures Ordinaires H. MILNE EDWARDS, 1836.

Pagures Ordinaires, Dextres H. MILNE EDWARDS, 1848.

Eupagurus BRANDT, 1851: p. 105.

Bernhardus DANA, 1851: p. 267.

Diagnose:

Onze pares de brânquias biseriais. Rostro variável. Acúculos oculares simples, bifido ou com múltiplos espinhos. Crista dentata com um ou mais dentes acessórios. Quelípodos geralmente muito desiguais, o direito usualmente maior. Esternito do somito XII (toracômero VI, pereiópodos III) com lóbulo anterior de forma variável. Pereiópodos IV usualmente semiquelados, com uma a várias linhas de escamas no raspador do própodo; com ou sem processo preungual. Machos usualmente sem, raramente com presença de uma pequena papila, que sobressai do gonóporo de um ou ambas as coxas do pereiópodo V, sem pleópodos pares, usualmente com pleópodos ímpares 2-5 ou 3-5. Fêmeas usualmente com gonóporos pares, raramente com gonóporo só no lado esquerdo da coxa do pereiópodo III; sem pleópodos pares, usualmente com pleópodos ímpares 2-5, raramente 2-4. Abdome tipicamente espiral ou torcido, em ocasiões reto. Urópodos assimétricos, escassamente simétricos. Telso

com margens terminais redondas, retas ou oblíquas, tipicamente com fenda na zona media (extraído e modificado de MCLAUGHLIN, 2003)

Espécie Tipo:

Pagurus bernhardus Linnaeus, 1758

5.2.1. Taxonomia das Espécies

Pagurus albus (Benedict, 1892)

Figura 2A-F

Eupagurus albus BENEDICT, 1892: p. 6.

Pagurus albus—SNYDER-CONN, 1980: p. 282.—HENDRICKX & HARVEY, 1999: p. 371—BOSCHI, 2000: p. 104.—LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 77—MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 32.

Eupagurus fusco-maculatus BOUVIER, 1895.

Pagurus fuscomaculatus (BOUVIER, 1985)

Material examinado:

COSTA RICA, Provincia de Guanacaste — Golfo de Nicoya — Ensenada Negritos, 23/jan/1978, col., A. Dittel & R. Vargas — 4 exemplares (CC: 5.6 – 7.8 mm): 3 ♂ e 1 ♀♀ (MZUCR 1805).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinada com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armada com um pequeno espinho terminal. Superfície dorsal do escudo lisa, usualmente com tufo de cerdas curtas formando linhas no escudo. Rostro arredondado a triangular, com uma pequena projeção angular espinhosa distal, não ultrapassando as projeções laterais as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares bastante curtos, 1/2 a 2/3 vezes o comprimento do escudo, largos na base, robustos e achatados, superfície dorsal desprovida de cerdas ou espinhos. Córneas fortemente dilatadas e levemente mais largas 1/3-1/4 vezes o comprimento dos pedúnculos oculares. Acúculos oculares curtos suboval a subtriangulares, bífido com dois espinhos agudos

marginais ou submarginais, separados na base por aproximadamente mais da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares curtos, não ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente menos de 1/2 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo de cerdas longas. Penúltimo segmento com poucas cerdas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais longos ultrapassando as córneas em 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal. Quinto e quarto segmento, com cerdas curtas escassas na superfície dorsal. Terceiro segmento, com tufos de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em um forte espinho. Primeiro segmento desarmado, sem espinho latero-distal. Acículos antenais curtos e curvados, menos da metade do comprimento do quinto segmento antenal. Acículos antenais armados com um forte espinho no extremo distal. Margem mesial do pedúnculo antenal, com poucas cerdas curtas espalhadas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos, cada um com 2-4 pequenas cerdas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados completamente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, base com 1 pequeno espinho, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 6-8 dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e retangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biseriais.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, bastante longo e delgado, comprimento de 2 vezes o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito, com dátilo levemente mais curto do que a palma, e ultrapassado levemente pelo dedo fixo, formando um delgado hiato entre o dátilo e o dedo fixo. Face cortante do dátilo com um forte dente córneo e vários pequenos dentes calcários. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários desiguais, terminando em uma ponta calcária. Palma longa, estreita e convexa, coberta por pequenos tubérculos achatados em toda a face dorsal, tubérculos maiores formam duas fileiras longitudinais desde o carpo até própodo. Carpo levemente mais longo do que o mero, superfície dorsal ligeiramente aplanada, superfície ventral proeminente e redonda, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fileira de tubérculos maiores. Mero subtriangular, armado

com grânulos amplos e mais robustos do que os do carpo, sendo mais proeminentes na margem distal. Isquio quase liso, com poucos tubérculos e com cerdas curtas na margem distal.

Quelípodo esquerdo alongado, com dátilo e dedo fixo levemente curvado ventralmente. Dátilo levemente mais longo do que a palma, e levemente mais longo do que o dedo fixo, formando um proeminente hiato na parte basal. Face cortante do dátilo com uma fileira de dentes córneos cobertos de cerdas espinhosas curtas, terminando em uma forte unha, que se cruzam quando se fecham. Palma convexa, elevada na linha média, com grânulos irregulares estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, margem lateral e mesial arredondado. Carpo aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fortes espinhos, margem dorsal armada de tubérculos aplanados e irregulares. Mero subtriangular, margem dorsal com tubérculos irregulares bastante achatados.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos, ligeiramente $1/2$ vez maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e fortemente curvados ventralmente, terminados em uma forte unha córnea, margem dorsal coberta de cerdas moderadamente longas, margem lateral com um sulco central longitudinal, cada lado do sulco coberto com uma fileira de cerdas espinhosas longas. Própodos robustos e longos, excedendo em $1/3$ a $1/2$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal e lateral com tubérculos aplanados com superfícies irregulares terminados em 3-5 pequenos espinhos. Carpo pequeno, $1/2$ vez mais curto do que o mero, margem dorso-distal com proeminentes tubérculos e escassas cerdas. Mero com margem dorsal e ventral coberta de tubérculos amplos. Isquio pequeno com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subretangular a subcircular desarmado.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e fortemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com 3-4 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos parcialmente cobertos por tufo de cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal globular lisa. Lobos anteriores com longas cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares, separados por uma pequena fenda reta. Margens terminais simétricas, cada um armado com uma fileira de denticulos córneos, grossos no extremo e com 4-6 dentes usualmente fortes.

Localidade Tipo:

Golfo de Califórnia.

Distribuição:

Espécie distribuída desde o Norte de Puerto Peñasco, Bahia Cholla e na Bahia Santa Inéz na zona centro-sul, Golfo de Califórnia, México até a Costa Rica (SNYDER-CONN, 1980; HENDRICKX & HARVEY, 1991), associado a fundos arenosos, em profundidades até 31 m.

Figura 2. *Pagurus albus* (Benedict, 1892). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 5 mm (B-D).

Pagurus benedicti* (Bouvier, 1898)*Figura 3A-F**

Eupagurus benedicti BOUVIER, 1898: p. 381.— ALCOCK, 1905: p. 180.

Pagurus benedicti RATHBUN, 1910: p. 597.— SCHMITT, 1924: p. 382.— STEINBECK & RICKETTS, 1941: p. 455.— GORDAN, 1956: p. 326.— PARKER, 1964: p. 168.— FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 116.— BALL & HAIG, 1974: p. 102.— MCLAUGHLIN, 1975: p. 373.— WICKSTEN, 1995: p. 287.— MCLAUGHLIN & HAIG, 1993: p. 654.— HENDRICKX & HARVEY, 1999: p. 372.— BOSCHI, 2000: p. 104.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 77.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 32.

Eupagurus minutus BENEDICT, 1892: p. 4.

Nympagurus galapagensis BOONE, 1932: p. 17.— HAIG *et al.*, 1970: p. 20.— MCLAUGHLIN 1975: p. 373.

Material examinado:

MÉXICO — Baja California — 2 exemplares (CC: 2.43 ♂, 2.26 ♀♀ mm) : 1 ♂ e 1 ♀♀ (IBUNAM-CNCR 20109).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais pouco desenvolvidas, sendo as linhas cervicais mais notórias. Escudo pouco mais longo do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armadas com um agudo e pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa, ocasionalmente com poucas cerdas dispersas. Rostro levemente triangular ou obsoleto, não ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares longos, e de igual largo em toda sua extensão, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento do escudo, delgados e aplanados, superfície dorso-mesial com uma fileira de cerdas. Córneas levemente dilatadas com borda anterior arredondada. Acículos oculares curtos subtriangulares, com um espinho submarginal, separados na base por aproximadamente a metade da largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente 1/3 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo de cerdas curtas. Penúltimo segmento com poucas a escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais, iguais ou levemente mais curtos do que os pedúnculos oculares, não ultrapassando as córneas. Quinto segmento com uma fileira de cerdas ligeiramente longas na superfície dorsal. Quarto segmento com poucas cerdas dispersas na superfície dorsal. Terceiro segmento desarmado com ou sem espinho na margem ventro-distal. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2-2/3 vezes a margem distal do quarto segmento, terminando em um agudo espinho distal. Margem mesial coberta de uma fileira de cerdas. Primeiro segmento com espinho latero-distal e um pequeno espinho disto-ventral. Acículos antenais longos, quase atingindo a ponta das córneas, e do mesmo comprimento do quinto segmento antenal, armado com um afinado espinho no extremo distal. Margem mesial com um tufo de cerdas. Flagelo antenal longo, com numerosos segmentos, cada um com 1-2 cerdas curtas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos longos, quase do mesmo comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados parcial ou totalmente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata desenvolvida com 4-5 dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biseriais.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, curto e largo, comprimento 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo curto, de igual comprimento o ultrapassando levemente o dedo fixo, formando um hiato entre o dátilo e o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo coberta de cerdas curtas, margens laterais com fileira de tubérculos espinhosos longos. Face cortante do dátilo com amplos dentes córneos e vários dentes pequenos intercalados, terminados em uma ponta calcária. Face cortante do dedo fixo com 2-3 dentes calcários desiguais, terminado em uma ponta calcária. Palma, dedo fixo e dátilo consideravelmente amplos e robustos, de forma convexa, armados de numerosos tubérculos espinhosos curtos em toda a face dorsal, tubérculos maiores formam 3-4 fileiras longitudinais desde o carpo até o própodo. Carpo mais longo e largo do que o mero, superfície dorsal robusta, margem dorso-mesial com duas fileiras de fortes espinhos, superfície dorsal com espinhos médios, margem dorso-lateral levemente espinhoso e com tufo de cerdas longas. Mero subretangular armado com 1-2 espinhos na margem distal. Isquio com uma linha de espinhos na margem ventro-mesial.

Quelípodo esquerdo consideravelmente alongado e estreito, com dátilo e dedo fixo convexos. Dátilo longo, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que dedo fixo, formando um leve hiato e com fracos tubérculos longitudinais. Superfície dorsal do dátilo coberta de longas cerdas e armada com pequenos espinhos, margem dorso-mesial com uma fileira de pequenos espinhos. Face cortante do dátilo com uma fileira de dentes córneos terminando em uma forte unha. Palma e dedo fixo cobertos de pequenas cerdas curtas, palma curta, $1/3$ vez o comprimento do carpo, com fortes e pequenos espinhos dispostos de forma irregular, com 1-2 fileiras de espinhos maiores estendendo-se desde o própodo até quase a ponta do dedo fixo em forma longitudinal, margem lateral e mesial arredondado, armado com fortes espinhos. Face cortante do dedo fixo com 2-3 dentes calcários fortes, terminado em uma forte unha, margem dorso-lateral com cerdas longas, margem dorso-mesial com pequenos espinhos. Carpo curto, subtriangular aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com uma fileira de espinhos, margem dorso-distal com 2-3 espinhos agudos, superfície dorsal armada com espinhos de diferentes tamanhos dispersos irregularmente. Mero subtriangular curto, superfície dorsal com tufo de cerdas, margem dorsal-distal com espinho agudo.

Pereiópodos II e III similares com dátilos longos, $1/3$ vez maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo levemente mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e ligeiramente curvados ventralmente, terminados em uma forte e longa unha córnea, margem dorsal coberta de cerdas moderadamente longas, margem lateral lisa, margem ventral com 6-8 espinhos córneos. Superfície dorsal com várias cerdas longas. Própodos delgados e longos, excedendo em $1/3$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com uma fileira de cerdas longas, cobrindo tubérculos pequenos, margem ventral com 3-5 espinhos curtos. Carpo pequeno, $1/2$ a $2/3$ vezes mais curto do que o mero, superfície dorsal com 3-4 espinhos separados amplamente e cobertos por cerdas longas. Mero largo, com margem dorsal e ventral coberto por tufo de cerdas longas. Isquio curto, desarmado e com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular a arredondado desarmado.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente cobertas com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo reto e bem desenvolvido, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodo com 5-6 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos levemente cobertos com cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V pequeno, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores curtos sem cerdas laterais. Lobos posteriores quase do mesmo tamanho e levemente assimétricos e oblíquos, separados por uma fenda reta. Margens terminais levemente oblíquos, cada um armado com uma fileira de longos e finos dentes calcários, com 4-5 dentes usualmente fortes intercalados com espínulos. Margens laterais com cerdas simples, curtas e longas de disposição intercaladas.

Localidade Tipo:

Ilhas Georges, Golfo de Califórnia, México.

Distribuição:

Espécie de ampla distribuição, desde Bahia Magdalena, Baixa Califórnia, Puerto Peñasco, Sonora, Golfa de Califórnia, no México, até o Equador e Ilhas Galápagos (MCLAUGHLIN & HAIG, 1993). Também tem sido citado em águas do Peru (CHIRICHIGNO, 1980), mais isto pode acontecer em determinadas temporadas na região Norte do Peru (LEMAITRE & ALVAREZ-LEON, 1992).

Figura 3. *Pagurus benedicti* (Bouvier, 1898). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 3 mm (A-D) e 0.1 mm (E-F).

Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758)*Figura 4A-F**

Cancer bernhardus LINNAEUS, 1758: p. 631.

Pagurus bernhardus FABRICIUS, 1775: p. 411.— LATREILLE, 1810: p. 422.— DESMAREST, 1825: p. 178.— H. MILNE EDWARDS 1848.— HENDERSON, 1886: p. 68.— BOUVIER, 1896: p. 125: MAKAROV, 1938: p. 138.— HOLTHUIS, 1950: p. 133.— MCLAUGHLIN, 1974: p. 44.— LANCASTER, 1988: p. 200.— INGLE, 1993: p. 165-170.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 32

Eupagurus bernhardus BRANDT, 1851: p. 106-107.— SARS, 1890: p. 146.— BOUVIER, 1940: p. 135.— BENEDICT, 1892: p. 1.

Berhardus typicus DANA, 1851: p. 267.

Material examinado:

ALEMANHA, Helgoland — Helgoland, Mar do Norte, 54°8.21' N – 7°54.9' L 10/nov/1984, col., F.K. Mus. Senkenberg — 15 exemplares (CC: 3.42 – 10.71 mm): 13 ♂, 1 ♀ e 1 ♀♀ (MZUSP 6905).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo aproximadamente tão longo como largo, com tendência de ser mais largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais triangulares, terminando em um pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa. Rostro triangular, com uma pequena projeção angular espinhosa distal, ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares curtos, 1/2 a 2/3 vezes o comprimento do escudo, robustos e cilíndricos, superfície dorsal com escassas cerdas. Córneas fortemente dilatadas e levemente mais largas 1/3-1/4 vezes o comprimento dos pedúnculos oculares. Acículos oculares longos e subtriangulares, simples com um longo e agudo espinho marginal ou submarginal, separados na base por um pouco menos da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando levemente os pedúnculos oculares, aproximadamente menos de 1/3 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo de cerdas curtas. Penúltimo segmento com liso ou com escassas cerdas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais longos ultrapassando as córneas em 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal. Quinto e quarto segmento com escassas cerdas diminutas na

superfície dorsal. Terceiro segmento com tufos de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em um forte espinho. Primeiro segmento armado, com espinho latero-distal. Acúculos antenais longos e curvados, atingindo mais de 3/4 o comprimento do quinto segmento antenal. Acúculos antenais armados com um forte espinho no extremo distal, margem mesial com poucas cerdas curtas espalhadas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos amplos, com diminutas cerdas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados parcial ou completamente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, base com um pequeno espinho, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 11-12 grandes dentes córneos e um forte e longo dente acessório. Mero armado com um espinho ventro-mesial. Carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos longo e subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, bastante longo e largo, comprimento de 1/2 vez maior do que o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo de igual tamanho ou levemente mais curto do que a palma. Face cortante do dátilo com 3-4 fortes dentes calcários, terminando em uma ponta calcária. Face cortante do dedo fixo com 4-5 fortes e amplos dentes calcários desiguais, terminando em uma ponta calcária. Superfície dorso-lateral de ambos os dedos com tufos de cerdas curtas. Palma longa, estreita e convexa, alta na margem dorso-mesial, coberta de tubérculos cônicos de diferentes tamanhos dispostos de forma irregular, tubérculos maiores formam duas fileiras longitudinais na margem dorso-mesial, com uma fileira de tubérculos espinhosos pronunciados dando um aspecto serrilhado na margem lateral externa. Carpo do mesmo tamanho do que o mero, superfície dorsal robusta armada com tubérculos espinhosos de diferentes tamanhos, margem dorsal com uma fileira de 8-10 tubérculos espinhosos fortes, superfície ventral proeminente e arredondada coberta de tubérculos espinhosos. Mero subtriangular armado com tubérculos aplanados e irregulares, margem dorso-distal com uma fileira de tubérculos espinhosos longos. Isquio com superfície dorsal lisa, superfície ventral com uma fileira de pequenos tubérculos espinhosos.

Quelípodo esquerdo alongado, com dátilo e dedo fixo levemente curvado ventralmente. Dátilo levemente mais longo do que a palma, e de igual comprimento do que o

dedo fixo. Face cortante do dátilo com uma fileira de dentículos córneos, cobertos de cerdas espinhosas curtas, terminando em uma unha córnea. Palma convexa, elevada na linha media, com tubérculos cônicos de diferentes tamanhos dispostos de forma irregular, margem dorso-lateral com uma fileira de tubérculos espinhosos. Carpo aproximadamente de igual comprimento do que o mero, superfície dorsal armada de numerosos tubérculos espinhosos de diferente tamanhos, margem dorso-mesial com fortes espinhos, margem dorso-lateral com uma fileira de 10-12 espinhos fortes. Mero triangular, margem dorsal com tubérculos irregulares e aplanados.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos, ligeiramente $1/2$ vez maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e fortemente curvados ventralmente, terminados em uma forte unha quitinosa, margem dorsal com diminutos tubérculos, cobertos de cerdas espinhosas curtas, margem lateral com um sulco central longitudinal, cada lado do sulco com alguns tufo de cerdas curtas. Própodos delgados e longos, excedendo em $1/2$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com duas fileiras de tubérculos espinhosos e com pequenos tufo de cerdas espinhosas entre as duas fileiras. Carpo curto, $1/2$ vez menor do que o mero, margem dorso-distal com 8-10 proeminentes tubérculos espinhosos e com cerdas curtas que nascem desde a base dos tubérculos. Mero com margem dorsal armado com tubérculos aplanados e tufo de cerdas curtas, margem ventral com diminutos tubérculos cônicos com escassas cerdas curtas. Isquio curto, superfície dorsal com cerdas longas, superfície ventral com 2-3 diminutos tubérculos cônicos.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subretangular a subcircular desarmado, com cerdas longas na margem dorso-distal.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e fortemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma grossa unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com 4-5 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subtriangular bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em ambos sexos os gonóporos são lisos, sem cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal globular lisa. Lobos anteriores subcirculares, com longas cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares, separados por uma fenda ampla e subcircular. Margens terminais parcialmente assimétricos, direito levemente mais longo, cada um armado com uma fileira de 3-4 espinhos córneos grandes, intercalados com pequenos espinhos.

Localidade Tipo:

Sul do Mar do Norte.

Distribuição:

Espécie distribuída desde Noruega até as Ilhas Azores (LANCASTER, 1988; INGLE, 1993), associado a fundos rochosos.

Figura 4. *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 3 mm (B-D).

Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859)*Figura 5A-F**

- Eupagurus brevidactylus* STIMPSON, 1858: p. 237.— 1859: p. 45.— ALCOCK, 1905: p. 181.
- Pagurus brevidactylus*.— GORDAN, 1956: p. 327.— FAUSTO-FILHO, 1970b: p. 71.— 1974: p. 9.— FELDER, 1973: p. 26.— MCLAUGHLIN, 1975: p. 360.— CAMP *et al.*, 1977: p. 29.— HECK, 1977: p. 339.— MARKHAM, 1977: p. 134.— 1978: p. 112.— 1979: p. 526.— FELDER & CHANEY, 1979: p. 10.— MARKHAM & MCDEMOTT, 1980: p. 1271.— LEMAITRE *et al.*, 1982: p. 675.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1986: p. 40.— RIEGER, 1998: p. 413.— MELO, 1999: p. 122.— BOSCHI, 2000: p. 104.— MANTELATTO & MEIRELES, 2004: p. 27-35.— MANTELATTO *et al.*, 2005: p. 127-128.— NUCCI & MELO, 2007: p. 48.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 34.
- Pagurus miamensis* PROVENZANO, 1959: p. 414.— 1960: p. 119.— 1961: p. 158.— COELHO, 1964: p. 255.— HAZLETT, 1966: p. 63.— 1972: p. 820.— MARKHAM, 1972: p. 71.— PEQUEGNAT & RAY, 1974: p. 43.
- Pagurus brevidactylus* COELHO, 1964: p. 255.— SCILZO & BOSCHI, 1973: p. 214.
- Pagurus miamiensis miamiensis* FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 122.
- Pagurus miamensis uncifer* FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 122.— FAUSTO-FILHO, 1970b: p. 71.— COELHO & RAMOS, 1972: p. 164.— SCILZO & BOSCHI, 1973: p. 214.— MCLAUGHLIN, 1974: p. 41.

Material examinado:

- PANAMÁ, Bocas del Toro — Isla Bastimentos, 22/feb/1998, id., R. Lemaitre, col., D. Arroyo & M. Agulo — 2 ejemplares (CC: 2.17 – 3.33 mm): 2 ♀♀, (MZUCR 2249-01).
- VENEZUELA, Isla Margarita — Muelle de la Guardia, La Restinga, 11°00'57" N - 64°08'09" W, 28/ago/2006, col., F.L. Mantelatto & L.G. Pileggi — 1 ejemplar (CC: 2.38 mm): 1 ♂ (CCDB 1820).
- BRASIL, Ubatuba — Ilha Anchieta, 23°33'45" S - 45°05'45" W, dez/1995, col., F.L. Mantelatto — 2 ejemplares (CC: 1.52 ♂ – 1.47 ♀♀mm): 1 ♂ e 1 ♀♀, (CCDB 630).
- BRASIL, Ubatuba — Ilha Anchieta, 23°33'45" S - 45°05'45" W, dez/1995, col., F.L. Mantelatto — 2 ejemplares (CC: 1.25 – 1.58 mm): 2 ♀♀, (CCDB 638).
- BRASIL, Ubatuba — Ilha Anchieta, 23°33'45" S - 45°05'45" W, dez/1998, col., F.L. Mantelatto & R. Garcia — 57 ejemplares (CC: 1.14 – 2.97 mm): 57 ♂, (CCDB 555).
- BRASIL, Ubatuba — Ilha Anchieta, 23°33'45" S - 45°05'45" W, dez/1998, col., F.L. Mantelatto — 5 ejemplares (CC: 2.20 – 3.25 mm): 5 ♂, (CCDB 618).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais mais desenvolvidas do que as linhas transversais. Escudo mais longo do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais triangulares, armadas com um agudo e pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa, ocasionalmente com poucas cerdas dispersas. Rostro arredondado a subtriangular, não ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares longos, e de igual largo em toda sua extensão, igual ou ultrapassando em 1/4 vezes o comprimento do escudo, delgados e cilíndricos, superfície dorso-mesial com uma fileira de cerdas curtas, superfície lateral externa com cerdas dispersas. Córneas ligeiramente dilatadas com borda anterior redonda. Acículos oculares largos e subquadrados, armados com 3-5 espinhos submarginais, separados na base por menos 1/4 vezes a largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acículos retangular, debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, iguais ou levemente menores, não ultrapassando os pedúnculos oculares em menos 1/2 vez do comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com cerdas longas. Penúltimo segmento com escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais iguais ou mais longos do que os pedúnculos oculares, ultrapassando 1/2 vez as córneas. Quinto segmento com uma fileira de cerdas longas na superfície dorsal. Quarto segmento com poucas cerdas dispersas na superfície dorsal. Terceiro segmento desarmado sem espinho na margem ventro-distal, com um tufo de cerdas longas na margem ventral. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a base do quarto segmento, terminando em um agudo e forte espinho distal, Margem mesial coberta de uma fileira de cerdas. Primeiro segmento com espinho latero-distal. Acículos antenais longos, atingindo a base do quinto segmento antenal, armado com um afinado espinho no extremo distal, margem mesial com um tufo de cerdas longas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos, com diminutas cerdas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, quase do mesmo comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos largo. Maxilípodos II com base-isquio fusionados totalmente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente. Isquio com crista dentata

desenvolvida com 8-9 dentes córneos e dois dentes acessórios. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos subretangular, largo com projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biseriais.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, curto e largo, comprimento 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo curto, de igual comprimento o ultrapassando levemente o dedo fixo, formando um leve hiato entre o dátilo e o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo coberta de cerdas longas, margem lateral com uma fileira de espinhos pequenos. Face cortante do dátilo com um dente córneo amplo e uma fileira de dentes pequenos, terminados em uma ponta calcária. Face cortante do dedo fixo com um amplo dente calcário e uma fileira de diminutos dentes, terminado em uma ponta calcária que ultrapassa levemente o dedo móvel. Palma, dedo fixo e dátilo consideravelmente amplos e robustos, de forma convexa, armados de espinhos curtos e tubérculos cônicos em toda a face dorsal, densamente coberto de cerdas longas. Carpo mais longo e largo do que o mero, de forma subtriangular, superfície dorsal alta, margem dorso-mesial com 1-2 fortes espinhos, superfície dorsal com tubérculos cônicos, margem dorso-lateral levemente espinhoso com 2-4 espinhos fortes e com tufo de cerdas longas. Mero subretangular desarmado, superfície dorsal com estrias amplas, margem distal com uma linha de cerdas longas e rígidas, superfície ventral arredondada e com dois espinhos. Isquio pequeno e desarmado, com uma fileira de cerdas longas na margem ventro-mesial.

Quelípodo esquerdo consideravelmente alongado e estreito, com dátilo e dedo fixo convexos. Dátilo longo e curvado, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que dedo fixo, formando um amplo e extenso hiato com fracos tubérculos longitudinais. Superfície dorsal do dátilo coberta de longas cerdas e armada com pequenos tubérculos espinhosos, margem dorso-mesial com tubérculos pequenos e irregulares. Face cortante do dátilo com uma fileira de dentículos córneos terminando em um extremo córneo. Palma e dedo fixo cobertos de cerdas longas, palma curta, 1/3 vez o comprimento do carpo, com tubérculos espinhosos dispostos de forma irregular, margem lateral e mesial irregular, armado com fortes espinhos. Face cortante do dedo fixo com uma fileira de pequenos dentes calcários, terminado em um extremo córneo, margem dorso-lateral com cerdas longas, margem dorso-mesial com pequenos espinhos. Carpo longo, subtriangular aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial com 2-3 espinhos proeminentes, margem dorso-lateral com pequenos espinhos irregulares, margem

dorso-distal com um espinho longo e agudo, superfície dorsal coberta de cerdas longas, superfície ventral arredondada no extremo distal com cerdas longas dispersas. Mero subtriangular curto, superfície dorsal com poucas cerdas longas, margem dorsal-ventral com 3-4 espinhos pequenos.

Pereiópodos II e III similares com dátilos curtos, 1/3 menores do que o comprimento dos própodos. Dátilos delgados e levemente curvados ventralmente, terminados em uma forte e longa unha córnea, margem dorsal coberta de cerdas longas, margem lateral lisa, com uma linha longitudinal que se estende até o carpo, com 5-8 espinhos córneos na margem ventral. Superfície dorsal com várias cerdas longas e com tubérculos incipientes. Própodos delgados e longos, excedendo em 1/3 o comprimento do carpo, superfície dorsal com uma fileira de cerdas longas, margem ventral com 5-8 espinhos curtos. Carpo pequeno, 1/2 a 2/3 vezes mais curto que o mero, superfície dorsal com 3-4 espinhos separados amplamente e cobertos por cerdas longas. Mero longo, com margem dorsal e ventral coberto por tufo de cerdas longas. Isquio curto, desarmado e com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular a arredondado com cerdas longas.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorso-distais do mero e carpo com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátalo curvado, com fileira de diminutos espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodo com 4-5 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal, coberto de densas cerdas longas.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subretangular a subcircular, sem projeção, superfície dorsal coberta de longas cerdas.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos cobertos com cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido, longo coberto por cerdas longas, endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V pequeno, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado a retangular, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores arredondados sem cerdas laterais. Lobos posteriores quase do mesmo tamanho e levemente assimétricos e oblíquos, separados por uma pequena fenda larga e reta em forma de U invertida. Margens terminais levemente oblíquos, cada um armado com uma fileira de longos e finos dentículos calcários, com 4-6 espinhos usualmente fortes intercalados com dentículos. Margens laterais com cerdas simples, curtas e longas de disposição intercaladas.

Localidade Tipo:

Ilhas Barbados (13°7'N)

Distribuição:

Atlântico Ocidental, desde Bermudas, Nordeste da Flórida, Golfo do México, Antilhas, América Central no Caribe, Norte da América do Sul e Brasil (Fernando de Noronha e de Pernambuco até Santa Catarina) (LEMAITRE *et al.*, 1982; RIEGER, 1998). Espécie intermareal, registrada até os 50 metros de profundidade (RIEGER, 1998).

Figura 5. *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 3 mm (B-D).

Pagurus comptus* White, 1847*Figura 6A-F**

Eupagurus comptus STIMPSON, 1858: p. 237.— MILNE EDWARDS, 1891: p. 25.

29.— STEBBING, 1900: p. 535.— LENZ, 1902: p. 738.— PORTER, 1903: p. 151.

Pagurus comptus WHITE, 1847: p. 224.— RATHBUN, 1910: p. 598.— PORTER: 1936 p. 153.— FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 138.— RETAMAL, 1981: p. 50.— SOTO & GEORGE-NASCIMIENTO, 1991.— SOTO *et al.*, 1999.— BOSCHI, 2000: p. 105.— GUZMÁN, 2004: p. 131.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 78.— BOSCHI & GAVIO, 2005: p. 197.— LOVRICH & THATJE, 2006: p. 743-749.— MANTELATTO *et al.*, 2009: p. 20-32.— MCCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Eupagurus comptus var. *jugosa* HENDERSON, 1888: p. 67.

Eupagurus comptus var. *latimanus* MIERS, 1881: p. 72.

Pagurus gayi NICOLET, 1849.

Material examinado:

ARGENTINA, Santa Cruz, Patagônia — Punta Cavendish — Puerto Deseado, 47°45'00" S - 65°55'00" W, 10/jul/2005, col., J. Vinuesa — 4 exemplares (CC: 4.10 – 5.28 mm): 2 ♂ e 2 ♀♀ (CCDB 1702).

ARGENTINA — Patagônia, out/2007, col., L. Schejter — 3 exemplares (CC: 3.11 – 6.26 mm): 3 ♂ (CCDB 2196).

CHILE, Magallanes — Expedición Victor Hensen, 1998 — 20 exemplares (CC: 3.95 – 5.32 mm): 14 ♂ e 6 ♀♀ (MUAP-CD 0396).

CHILE, Magallanes, Patagônia — Tierra del Fuego, Bahía Gente Grande, 52°58'56" S - 70°08'05" W, jul/2004, col., L.M. Pardo — 4 exemplares (CC: 6.26 – 8.82 mm): 2 ♂ e 2 ♀♀ (CCDB 1751).

CHILE, Magallanes, Patagônia — Punta Arenas, Puerto del Hambre, 53°37'57" S - 70°55'16" W, jun/2004, col., C. Vargas — 3 exemplares (CC: 3.71 – 4.60 mm): 3 ♂ (CCDB 1805).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo mais longo do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais fortemente côncavo, margens antero-laterais fortemente inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais triangulares, armado com um agudo espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa. Rostro triangular proeminente, ultrapassando em 2 vezes as projeções laterais.

Pedúnculos oculares longos, $2/3$ vezes o comprimento do escudo, estreitos na base, delgados e subcilíndricos, superfície dorsal com uma fileira de cerdas. Córneas levemente dilatadas e pouco mais largas $1/3$ vez o comprimento dos pedúnculos oculares. Acículos oculares longos subtriangulares, simples com um forte espinho na margem distal, separados na base por aproximadamente um pouco menos a pouco mais da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando em $1/2$ vez o comprimento dos pedúnculos oculares. Último segmento sem cerdas dorsais, margem dorso-distal com escassas cerdas curtas. Penúltimo segmento com escassas cerdas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais longos ultrapassando as córneas em $1/2$ vez o comprimento do último segmento antenal, Quinto e quarto segmento com tufo de cerdas curtas nas margens laterais. Terceiro segmento com tufo de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por $3/5$ vezes a margem distal do quarto segmento, armado com 4 espinhos agudos. Primeiro segmento desarmado, sem espinho latero-distal. Acículos antenais longos e curvados, atingindo $1/3$ do comprimento do quinto segmento antenal. Acículos antenais simples, armados com um espinho no extremo distal. Margem mesial com cerdas curtas espalhadas. Flagelo antenal longo e delgado, atingindo o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos, cada um com uma cerda curta por segmento.

Maxilípodos I com endopodito largo, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados parcialmente. Maxilípodos III com base-isquio não fusionados, base com 3 pequenos espinhos, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 18-20 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais quadriseriais.

Quelípodos desiguais, direito maior do que o esquerdo, curto e robusto, comprimento 2 vezes o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo $1/2$ vez mais curto do que a palma, e ultrapassado por menos de $1/3$ vez pelo dedo fixo. Face cortante do dátilo com fortes dentes córneos, terminado em uma pequena unha quitinosa. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários desiguais e largos, terminando em uma pequena unha quitinosa. Palma curta, robusta e larga, fortemente convexa e elevada na superfície dorso-mesial formando uma forte crista que se bifurca em duas pequenas cristas, a cada lado da crista mesial a superfície é

convexa, superfície dorsal lisa sem cerdas, coberta de pequenos tubérculos cônicos em toda a face dorsal. Margem dorso-lateral pronunciado, com tubérculos cônicos maiores. Carpo 2/3 mais longo do que o mero, largo e robusto, superfície dorsal ligeiramente aplanada, superfície ventral proeminente e redonda, margem ventro-distal com proeminente crista formada por tubérculos cônicos, superfície dorsal e lateral lisa, com pequenas estrias rugosas. Mero subtriangular liso com pequenas estrias rugosas, margem dorso-distal com uma fileira de pequenos tubérculos espinhosos. Isquio bastante pequeno e liso.

Quelípodo esquerdo alongado e estilizado, com dátilo e dedo fixo fortemente curvado ventralmente. Dátilo 2 vezes mais longo do que a palma, fortemente arqueado, formando um proeminente hiato. Face cortante do dátilo com uma fileira de pequenos e delgados espinhos córneos com algumas cerdas curtas, terminando em fortes unhas que se cruzam quando se fecham. Palma convexa, elevada na linha media, com tubérculos cônicos irregulares estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, margem lateral parcialmente reto com tubérculos mais pronunciados. Carpo 1/3 mais longo do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-distal com fortes espinhos, margem dorsal armada de pequenos tubérculos cônicos escassas cerdas curtas. Mero triangular, margem dorsal com tubérculos irregulares, margem ventro-distal com 5-6 fortes espinhos.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos e delgados, ligeiramente 1/2 vez menores do que o comprimento dos própodos, I e II do mesmo comprimento. Dátilos delgados e levemente curvados ventralmente, terminados em uma forte e longa unha córnea, margem dorsal com escassas cerdas espinhosas curtas, margem lateral lisa, margem ventral com uma fileira de 10-12 espinhos longos. Própodos longos e aplanados lateralmente, excedendo em 1/3 a 1/2 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com diminutos tubérculos, margem lateral lisa, margem ventral com uma fileira de cerdas espinhosas curtas. Carpo pequeno, 1/2 vez mais curto do que o mero, margem dorsal com uma fileira de 8-10 espinhos sem cerdas dorsais. Mero com margem dorsal com dispersas cerdas longas, margem ventral com uma fileira de pequenos espinhos. Isquio pequeno, margem dorsal e ventral com cerdas longas.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular unilobular e sem projeção distal, com cerdas longas.

Pereiópodo IV reduzido e semiquelado, margem dorso-distal do mero com um tufo de cerdas longas, margem dorsal do carpo com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e fortemente curvado, com

fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com uma linha de escamas córneas.

Pereiópodo V reduzido e quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos subcilíndrico, assimétrico e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos parcialmente cobertos por tufo de cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal globular lisa. Lobos anteriores com longas cerdas latero-ventrais. Lobos posteriores subretangulares, separados por uma pequena fenda reta. Margens terminais simétricas, cada um armado com uma fileira de 10-12 espínulos córneos.

Localidade Tipo:

Ilhas Falkland (54° 48' S)

Distribuição:

Pacífico Leste, desde Valparaíso ao extremo Sul do Chile, no Atlântico Ocidental, nas Ilhas Malvinas (Argentina) até Montevideo, Uruguai (GUZMÁN, 1999).

Figura 6. *Pagurus comptus* Write, 1847. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 3 mm (B-D).

***Pagurus criniticornis* (Dana, 1852)**
Figura 7A-F

Bernhardus criniticornis DANA, 1852: p. 448.

Pagurus criniticornis GORDAN, 1956: p. 329.— FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 124.— FAUSTO-FILHO, 1970a: p. 59.— 1970b: p. 71.— SCELZO, 1971: p. 146.— 1976: p. 43.— COELHO & RAMOS, 1972: p. 164.— SCELZO & BOSCHI, 1973: p. 207.— MCLAUGHLIN, 1974: p. 41.— 1975: p. 372.— BOSCHI, 1979: p. 138.— HEBLING & BROSSI-GARCIA, 1981: p. 765.— LEMAITRE *et al.*, 1982: p. 684.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1986: p. 40.— HEBLING & RIEGER, 1986: p. 70.— RIEGER, 1998: p. 414.— MELO, 1999: p. 124.— BOSCHI, 2000: p. 105.— NUCCI & MELO, 2007: p. 49.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 34.

Eupagurus criniticornis STIMPSON, 1858: p. 237.— SMITH, 1869: p. 39.— MOREIRA, 1901: p. 29, 88.— 1906: p. 15.— ALCOCK, 1905: p. 181.— BARATINI & URETA, 1960: p. 54.

Material examinado:

VENEZUELA, Isla Margarita — Muelle de la Guardia, La Restinga, 11°00'57" N - 64°08'09" W, 28/ago/2006, id., F.L. Mantelatto, col., F.L. Mantelatto & L.G. Pileggi — 1 exemplar (CC: 2.62 mm): 1 ♂ (CCDB 1816).

BRASIL, São Paulo — Ubatuba — Ilha Anchieta, Praia do Leste, 23°33'45" S - 45°05'45" W, dez/ 1998, col., F.L. Mantelatto & R. Garcia — 14 exemplares (CC: 1.73 – 3.46 mm): 11 ♂ e 3 ♀, (CCDB 580).

BRASIL, São Paulo — Ubatuba — Ilha Anchieta, Praia do Leste, 23°33'45" S - 45°05'45" W, dez/ 1998, col., F.L. Mantelatto *et al.*, — 14 exemplares (CC: 1.21 – 2.53 mm): 14 ♀♀, (CCDB 1477).

BRASIL, São Paulo — Ubatuba — Enseada de Ubatuba, 23°27'24" S - 45°01'20" W, dez/ 1999, id., F.L. Mantelatto col., F.L. Mantelatto — 1 exemplar (CC: 3.31 mm): 1 ♂, (CCDB 626).

BRASIL, Ceará — Trairi — Praia de Flexeiras, 03°13'08" S - 39°15'49.2" W, 20/mai/2008, id., Biagi, R, col., M. Terossi & I. Miranda — 16 exemplares (CC: 1.65 – 3.54 mm): 15 ♂ e 1 ♀♀ (CCDB 2652).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo aproximadamente mais longo do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armada com um pequeno espinho terminal,

superfície dorsal do escudo lisa. Rostro arredondado a obtuso, sem projeção angular espinhosa distal, não ultrapassando as projeções laterais as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares longos, $1/3$ menores do que o comprimento do escudo, levemente mais largos na base, delgados e cilíndricos, superfície dorsal desprovida de cerdas ou espinhos. Córneas dilatadas. Acículos oculares longos subtriangulares, com um forte espinho agudo marginal ou submarginal, separados na base por aproximadamente um pouco menos da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos levemente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente menos de $1/2$ vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com escassas cerdas dorsais. Penúltimo segmento com poucas cerdas longas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais levemente mais curtos do que as córneas em $2/3$ vezes o comprimento do último segmento antenal. Quinto e quarto segmento com escassas cerdas curtas na superfície dorsal. Terceiro segmento com poucos tufo de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por $2/3$ vezes a margem distal do quarto segmento, terminando em um extremo arredondado. Primeiro segmento desarmado, sem espinho latero-distal. Acículos antenais longos e curvados, atingindo $1/4$ vezes o comprimento do quinto segmento antenal. Acículos antenais armados com um forte espinho no extremo distal, margem mesial com cerdas longas dispostas em linhas. Flagelo antenal longo, levemente ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos amplos, cada um com duas cerdas longas por cada lado do segmento.

Maxilípodos I com endopodito curto e arredondado, segmento basal do exopódito largo. Maxilípodos II com base-isquio fusionado completamente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 8-10 pequenos dentes córneos e um pequeno dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos longo e subretangular com projeção subcircular.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e robusto, comprimento de $1/3$ vez maior do que o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo levemente mais curto do que a palma, não ultrapassando o dedo fixo, formando um pequeno hiato na parte basal entre o dátilo e o dedo fixo. Face cortante do dátilo e do dedo fixo com pequenos

dentes calcários, terminando em unhas quitinosas. Palma longa, larga e convexa, coberta 3-4 fileiras de pequenos espinhos em toda a face dorsal, cobertos de cerdas longas, margens laterais com espinhos maiores, dando um aspecto serrilhado. Carpo longo, igual ou levemente mais do que o mero, superfície dorsal com 3 fileiras de espinhos fortes e diminutos espinhos dispersos, sem um padrão claro, coberto de densas cerdas longas, superfície ventral proeminente e redonda, margem dorso-mesial com espinhos fortes, margem dorso-lateral com pequenos tubérculos ou espinhos diminutos. Mero subtriangular desarmado, com estrias rugosas e amplas na superfície dorsal, coberto de poucas cerdas longas, margem ventral com 2-3 espinhos. Isquio quase liso com poucas cerdas curtas na margem distal.

Quelípodo esquerdo alongado e estreito, com dátilo e dedo fixo levemente curvados ventralmente. Dátilo levemente mais longo do que a palma e de igual comprimento do que o dedo fixo, formando um amplo hiato. Face cortante do dátilo com uma fileira de pequenos dentes córneos cobertos de cerdas espinhosas curtas, terminando em uma unha quitinosa. Palma convexa, com espinhos curtos, disposto de forma irregular estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, margem dorso-mesial com uma fileira de espinhos mais pronunciados, superfície dorsal densamente coberta de cerdas longas. Carpo levemente menor do que o comprimento do mero, margem dorso-mesial com 2-3 espinhos fortes e longos, margem dorsal armada de 3-4 espinhos grandes. Mero subtriangular, margem dorsal com estrias pequenas, margem dorso-distal com ou sem espinho, margem ventral arredondada com 3-4 espinhos pronunciados.

Pereiópodos II e III similares e do mesmo comprimento, com dátilos longos, de igual tamanho, ou levemente maiores em comprimento do que os própodos. Dátilos delgados e levemente curvados ventralmente, terminados em uma longa unha quitinosa, margem dorsal coberta de cerdas medias, margem lateral lisa, margem ventral com 5-6 cerdas espinhosas curtas cobertas com cerdas curtas. Própodos longos e levemente aplanados em sentido dorso-lateral, do mesmo comprimento do carpo, superfície dorsal e ventral com incipientes tubérculos cobertos de cerdas curtas e longas, superfície lateral lisa. Carpo pequeno, 2/3 vezes mais curto do que o mero, margem dorso-distal com espinho longo, superfície dorsal e ventral com cerdas moderadamente longas. Mero com margem dorsal coberta de tufo de cerdas longas, margem ventral com poucas cerdas longas dispersas. Isquio pequeno e liso com tufo de cerdas longas na margem dorso-distal e com algumas cerdas longas na margem ventral.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular amplo, coberto de longas cerdas.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente cobertas por cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com tufo de cerdas longas, margem ventral do carpo com 1-2 cerdas longas no extremo distal. Dátilo longo e levemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Próximo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do próximo com 3-4 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do próximo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subcirculares e bilobulados, cada lóbulo com uma pequena extensão subcircular.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos cobertos com cerdas. Longas e finas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl_3-pl_5), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos bastante reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl_2-pl_5), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal globular lisa. Lobos anteriores largos e arredondados com longas cerdas laterais. Lobos posteriores subcirculares, separados por uma ampla fenda reta ou quadrada. Margens terminais simétricas, cada um armado com uma fileira de 4-5 espinhos curtos.

Localidade Tipo:

Rio de Janeiro Brasil (23°S)

Distribuição:

Atlântico Ocidental, desde o Golfo do México, Antilhas, Norte da América do Sul, Colômbia, Venezuela, Brasil (de Pernambuco ao Rio Grande do Sul), Uruguai e Argentina (RIEGER, 1998). Espécie intermareal, registrada até os 50 m de profundidade (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; RIEGER, 1998).

Figura 7. *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 2 mm (B-D).

Pagurus delsolari* Haig, 1974*Figura 8A-F**

Pagurus delsolari HAIG, 1974: p. 124.— BOSCHI, 2000: p. 105.— GUZMÁN, 2004: p. 131.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 78.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Material examinado:

CHILE, Tarapacá — Iquique, Chipana, 21°19' S, 70°26' W, set/ 1988, id., G. Guzmán — 10 exemplares (CC: 5.13 – 10.58 mm): 6 ♂, 4 ♀ (MUAP-CD 0031).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo pouco mais longo do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais, amplas e marcadamente côncavo, margens antero-laterais fortemente inclinada com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armadas com um agudo e pequeno dentículo distal. Superfície dorsal do escudo lisa, sem cerdas. Rostro fortemente triangular, ultrapassando consideravelmente as projeções laterais e terminando em um espinho distal.

Pedúnculos oculares curtos, menos da metade do comprimento do escudo, estreitos na base e robustos na zona distal, superfície dorso-mesial com tufo de cerdas. Córneas fortemente dilatadas com borda anterior arredondada e larga. Acículos oculares longos subtriangulares com forte espinho distal orientado para a parte interna, separados na base por mais da metade da largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acículos fortemente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares em aproximadamente 2/3 vezes o comprimento. Último segmento com tufo de cerdas curtas na margem dorso-distal. Penúltimo segmento com poucas a escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais mais longos do que os pedúnculos oculares, ultrapassando em 1/2 a 1/3 as córneas. Quinto e quarto segmento com poucas cerdas ligeiramente longas na superfície dorsal. Terceiro segmento armado com um forte espinho na margem ventro-distal. Segundo segmento antenal com múltiplos espinhos, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, ultrapassando em 1/2 vez a margem distal do quarto segmento e atingindo a margem distal do quinto segmento, terminando em um agudo espinho distal, margem mesial com uma fileira de cerdas, margem disto-lateral terminado em dois espinhos agudos. Primeiro

segmento sem espinho agudo latero-distal. Acículos antenais longos, atingindo o extremo distal. Quinto segmento antenal armado com um espinho fino no extremo distal, margem mesial com um tufo de cerdas. Flagelo antenal longo, atingindo o quelípodo direito, com numerosos segmentos, com cerdas dispersas e diminutas.

Maxilípodos I com endopoditos longos, quase do mesmo comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados parcialmente. Maxilípodos III com base-isquio não fusionados, isquio com crista dentata bem desenvolvida com 30-40 diminutos dentes córneos e um forte dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos arredondado sem projeção coberto de cerdas.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais quadriseriais profundas.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e forte, comprimento mais de 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo longo e subtriangular, de igual comprimento do que o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo coberta de pequenos tubérculos cônicos. Face cortante do dátilo com amplos dentes córneos, terminados em uma ponta calcária. Face cortante do dedo fixo com 1-2 dentes calcários grandes e com 5-8 pequenos dentes desiguais, terminado em uma ponta calcária. Palma ampla, robusta e parcialmente convexa, alta na superfície dorso-mesial, formando uma forte crista que divide a palma em dois lados fortemente côncavos, superfície dorsal armada de numerosos tubérculos curtos e cônicos em toda a face dorsal, tubérculos maiores dispostos em 2-3 fileiras longitudinais cobrem a crista dorso-mesial, superfície ventral plana e parcialmente coberta com tubérculos cônicos pequenos e dispersos. Carpo mais longo e largo do que o mero, superfície dorsal robusta e densamente coberta por tubérculos cônicos de diferentes tamanhos, margem dorso-lateral fortemente espinhoso, superfície ventral fortemente arredondada, com tubérculos cônicos. Mero longo e subtriangular armado com uma fileira de finos espinhos na margem distal, superfície dorsal com pequenos tubérculos irregulares dispostos em linhas horizontais. Isquio pequeno, superfície ventral com uma linha de pequenos espinhos na margem ventro-lateral.

Quelípodo esquerdo consideravelmente alongado e estreito, com dátilo e dedo fixo convexas. Dátilo longo, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo alto na zona media, coberta de poucos tufo de cerdas curtas e armada com escassos e pequenos espinhos na margem dorso-

mesial. Face cortante do dátilo, com uma fileira de pequenos dentes córneos terminando em uma unha quitinosa. Palma e dedo fixo com uma crista dorso-mesial estendendo-se longitudinalmente desde o dedo fixo até a base do própodo formada por tubérculos espinhosos, palma curta, $1/2$ vez o comprimento do carpo, com pequenos tubérculos espinhosos dispostos de forma irregular, margens laterais armados com tubérculos espinhosos amplos. Face cortante do dedo fixo, com fileira de pequenos dentes córneos, terminado em uma forte unha quitinosa, margem dorso-mesial com pequenos tufo de cerdas curtas. Carpo longo, estreito e subtriangular aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fortes espinhos formando uma marcada crista, margem lateral com espinhos irregulares, superfície dorsal armada com espinhos de diferentes tamanhos dispersos irregularmente. Mero subtriangular a subretangular longo, superfície dorsal com tubérculos amplos e irregulares com cerdas espinhosas curtas nos extremos, margem ventral com fortes espinhos córneos. Isquio pequeno, com margem ventral armada com 3-4 espinhos curtos.

Pereiópodos II e III similares com dátilos longos, $1/3$ vez maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo levemente mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e curvados ventralmente, terminados em uma forte e longa unha córnea, margem dorsal coberta de cerdas espinhosas longas, margem lateral externa lisa, margem lateral interna com cerdas espinhosas, margem ventral com 10-12 espinhos, superfície dorsal com cerdas espinhosas longas. Própodos longos, aproximadamente a metade do comprimento do carpo, superfície dorsal com linha de espinhos longos, margem lateral lisa, margem ventral com 4-5 cerdas espinhosas diminutas. Carpo curto, $1/2$ vez mais curto que o mero, superfície dorsal com 10-12 espinhos mais proeminentes do que os do própodo, separados amplamente e cobertos por algumas cerdas curtas. Mero longo e aplanado lateralmente, margem dorsal armado de pequenos tubérculos com cerdas diminutas, margem ventral com uma fileira de espinhos. Isquio curto e triangular, desarmado e com escassas cerdas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos suboval a subcircular com longas cerdas na margem distal.

Pereiópodo IV subquelado, margens dorsais do mero e carpo com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo longo e curvado, com uma fileira de diminutos espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície dorso-distal com longas cerdas. Raspador do própodo com 1-2 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos simétrico, bilobulado e arredondado, com cerdas curtas no extremo distal.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos levemente cobertas com cerdas longas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl_3-pl_5), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl_2-pl_5), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V pequeno e rudimentar, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas finas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal globosa e lisa. Lobos anteriores curtos, sem cerdas laterais. Lobos posteriores quase do mesmo tamanho e levemente assimétricos e oblíquos, separados por uma profunda fenda reta. Margens terminais levemente oblíquos, cada um armado com uma fileira de 4-6 longos e finos dentes calcários, intercalados com 2-4 dentículos. Margens laterais lisas.

Localidade Tipo:

Sul do Peru aos 18°S, perto das costas do Chile.

Distribuição:

Presente em águas entre Peru e Chile. No Chile distribui-se até Valparaíso (33°3'47"S) (HAIG, 1974; RETAMAL, 1993).

Figura 8. *Pagurus delsolari* Haig, 1974. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 3 mm (B-D).

Pagurus edwardsii* (Dana, 1852)*Figura 9A-F**

Bernhardus edwardsii DANA, 1852: p. 447.

Pagurus edwardsii RATHBUN, 1910: p. 136.— HAIG, 1955: p. 20.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 78.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Pagurus edwardsi PORTER, 1925: p. 318.— GUZMÁN, 1999: p. 5.— BOSCHI, 2000: p. 105.— IANNACONE & ALVARINO, 2005.— RIVERA, 2006: p. 239-244.

Pagurus edwardsi GUZMÁN, 2004: p. 131.

Bernhardus perlatus KINAHAN, 1857: p. 352.

Eupagurus perlatus ORTMANN, 1892: p. 300.

Eupagurus edwardsi LENZ, 1902: p. 739.

Eupagurus edwardsii (DANA, 1852).— PORTER, 1903: p. 151.

Material examinado:

PERU, Pisco — Bahía Independencia, Isla La Vieja, 14°17'05" S - 76°11'48" W, 27/abr/2003, col., M. Quiñe — 1 exemplar (CC: 6.62 mm): 1 ♂, (CCDB 1609).

CHILE, Tarapacá — Iquique, Playa Huayquique, 20°16'17" S, ago/2006, id., N. Olguín, col., N. Olguín - 70°07'51" W — 30 exemplares (CC: 3.73 – 6.13 mm): 12 ♂, 10 ♀ e 8 ♀♀, (MUAP-CD 481).

CHILE, Valparaíso — Quintero, Playa Huaquichai, 32°47' S - 72°32' W, 18/ago/2011, id., N. Olguín, col., S. Olguín — 11 exemplares (CC: 7.81 – 11.72 mm) : 3 ♂, 3 ♀ e 5 ♀♀, (MUAP-CD 0555).

CHILE, Valparaíso — Quintero, Playa Huaquichai, 32°47' S - 72°32' W, 18/ago/2011, id., N. Olguín, col., S. Olguín — 1 exemplar (CC: 9.96 mm): 1 ♂, (CCDB 2614).

CHILE, Valparaíso — Punta de Tralca, 33°25'45" S - 71°41'50", set/ 2003, col., L.M. Pardo — 3 exemplares (CC: 2.75 – 3.26 mm): 3 ♂, (CCDB 3138).

CHILE, Valparaíso — Punta de Tralca, 33°25'45" S - 71°41'50", sem data, col., L.M. Pardo — 3 exemplares (CC: 3.63 – 7.47 mm): 3 ♂, (CCDB 3139).

CHILE, Región de los Ríos — Valdivia, La Misión, 39°49'18" S - 73°15'48" W, set/ 2005, col., L.M. Pardo — 3 exemplares (CC: 8.88 – 756 mm): 3 ♂, (CCDB 1062).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo bastante longo, 2 vezes mais do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas cobertas de pequenas cerdas, margens antero-laterais arredondadas e inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais redondeadas a subcirculares, desarmadas. Superfície dorsal do escudo lisa, ocasionalmente com pequenas

cerdas dispersas. Rostro arredondado a triangular, ultrapassando as projeções laterais, as vezes com projeção angular espinhosa.

Pedúnculos oculares longos, estilizados e cilíndricos, levemente mais largos na base, menores em 2 vezes o comprimento do escudo, superfície dorso-mesial com uma fileira de cerdas curtas. Córneas fortemente dilatadas com borda anterior arredondada e da mesma largura do que o pedúnculo. Acículos oculares longos subtriangulares, sem espinho submarginal e com 3-5 cerdas na margem interna, separados na base pela largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acículos fortemente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, igual comprimento dos pedúnculos oculares e aproximadamente a metade do comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo de cerdas medias. Penúltimo segmento com poucas a escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, ultrapassando levemente as córneas. Quinto segmento com uma fileira de cerdas longas na superfície dorsal. Quarto segmento com poucas cerdas dispersas na superfície dorsal. Terceiro segmento desarmado sem espinho na margem ventro-distal e com poucas cerdas longas. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, atingindo por 1/2 a 1/3 vez a parte media do quarto segmento, terminando em um agudo espinho distal, margem mesial liso. Primeiro segmento sem espinho latero-distal. Acículos antenais longos e curvados lateralmente, ultrapassando o comprimento do quarto segmento antenal, margem mesial com um tufo de cerdas longas. Flagelo antenal curto, não ultrapassando a quela direita estendida, com numerosos segmentos, cada um com 1-2 cerdas curtas ou longas por segmento.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais quadriseriais.

Maxilípodos I com endopoditos longos e delgados, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados totalmente. Maxilípodos III com base-isquio não fusionados, isquio com crista dentata bem desenvolvida com 10-12 pequenos dentes córneos e um forte dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos subretangular sem projeção.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e robusto, comprimento 2 vezes o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo curto e largo, levemente menor do que o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo coberta com grânulos de diferentes tamanhos de cor branco. Face cortante do dátilo com amplos dentes córneos,

terminados em uma grossa ponta calcária. Face cortante do dedo fixo com 3-5 dentes calcários desiguais, terminado em uma grossa ponta calcária. Palma, dedo fixo e dátilo amplos e robustos, de forma convexa, armados de numerosos grânulos de diferentes tamanhos em toda a face dorsal, grânulos maiores são observados no dedo fixo e móvel, enquanto que diminutos e dispersos grânulos cobrem a palma. Carpo mais longo e largo do que o mero, superfície dorsal robusta, margem dorso-mesial com duas fileiras de fortes espinhos, superfície dorsal com grânulos pequenos, margem dorso-lateral com escassos grânulos. Mero subretangular armado com 5-7 pequenos espinhos na margem distal. Isquio com uma linha de 6-7 espinhos na margem ventro-mesial.

Quelípodo esquerdo mais pequeno do que o quelípodo direito, ultrapassando em $2/3$ vezes a base da palma, delgado, alongado e estreito, com dátilo e dedo fixo retos. Dátilo longo, ultrapassando 2 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que o dedo fixo, formando um leve hiato com grânulos dispersos. Superfície dorsal do dátilo lisa e armada com grânulos de diferentes tamanhos, margem dorso-mesial com grânulos, margem lateral com cerdas longas. Face cortante do dátilo com uma fileira de pequenos dentes córneos terminando em uma unha quitinosa. Palma e dedo fixo sem cerdas e cobertos de pequenos grânulos dispostos irregularmente, palma curta, $1/3$ vez o comprimento do carpo, com grânulos irregulares dispersos, margem lateral e mesial arredondada e desarmada. Face cortante do dedo fixo com 12-20 pequenos dentes calcários, terminando em uma unha quitinosa, margem dorso-lateral com cerdas curtas e com uma fileira de grânulos, margem dorso-mesial com grânulos de diferentes tamanhos. Carpo longo, subtriangular, comprimento maior do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com grânulos amplos pouco definidos em forma e tubérculos achatados, margem dorso-distal com 2-3 tubérculos projetados, superfície dorsal armada com espinhos de diferentes tamanhos dispersos irregularmente. Mero subtriangular longo, superfície dorsal com tubérculos achatados, margem ventral com cerdas longas.

Pereiópodos II e III similares com dátilos curtos, $1/3$ vez menores do que o comprimento dos própodos, o segundo levemente mais longo do que o primeiro, ultrapassando a ponta da unha. Dátilos delgados e retos, terminados em uma curta unha quitinosa, margem dorsal coberta com uma fileira de tufo de cerdas longas, margem lateral lisa, margem ventral com 4-7 espinhos córneos. Superfície dorsal com cerdas longas. Própodos delgados e longos, excedendo em $1/3$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com cerdas longas, margem ventral com duas fileiras de tufo de cerdas. Carpo curto, a

metade do comprimento do mero, superfície dorsal coberta por cerdas longas, margem distal terminada em um longo espinho. Mero longo e levemente mais largo do que o carpo, com margem dorsal e ventral liso, coberto por poucas cerdas longas distantes. Isquio curto, desarmado e com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos redondo e subcircular com grossas cerdas medias na margem distal.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo grosso e curvado ventralmente, com uma fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própedo com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própedo com 2 linhas de grossas escamas córneas.

Pereiópodo V subquelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, margens laterais com um denso tufo de cerdas longas, raspador do própedo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos subcircular bilobular, margem distal com uma linha de cerdas grossas.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, lisos e sem cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos bastante reduzidos menos de 1/5 vezes o comprimento dos exópoditos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V pequeno, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores curtos com cerdas laterais longas. Lobos posteriores simétricos e retos, do mesmo tamanho, separados por uma pequena fenda reta, Margens terminais côncavos, cada um armado com uma fileira de 8-11 longos e finos dentículos calcários. Margens laterais com cerdas simples e longas.

Localidade Tipo:

Callao no Peru e no Chile.

Distribuição:

Desde Callao no Peru ao Golfo de Ancud, Chile (HAIG, 1955). Espécie intermareal, mas na zona central do Chile é submareal.

Figura 9. *Pagurus edwardsii* (Dana, 1852). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, E-F) e 4 mm (B-D).

Pagurus exilis* (Benedict, 1892)*Figura 10A-F**

Eupagurus exilis BENEDICT, 1892: p. 6.— BARATINI & URETA, 1960: p. 53.

Pagurus exilis FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 135.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1972: p. 165.— SCELZO & BOSCHI, 1973: p. 208.— BOSCHI, 1979: p. 138.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1986: p. 41.— HEBLING & RIEGER, 1986: p. 68.— RIEGER, 1998: p. 414.— MELO, 1999: p. 126.— BOSCHI, 2000: p. 105.— NUCCI & MELO, 2007: p. 50.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33. TEROSSI *et al.*, 2010: p. 584-591.

Material examinado:

BRASIL, Ubatuba — Enseada de Ubatuba, 23°27'24" S - 45°01'20" W, 05/set/1996, col., J.M. Martinelli — 1 exemplar (CC: 4.85 mm): 1 ♂, (CCDB 613).

BRASIL, Ubatuba — Ubatuba, 23°26'13" S - 45°04'08" W, dez/2002, col., R. Biagi & A. Meireles — 1 exemplar (CC: 4.69 mm): 1 ♂, (CCDB 982).

BRASIL, Ubatuba — Caraguatatuba, 23°36'08" S - 45°08'30" W, ago/2001, col., R. Biagi & A. Meireles — 1 exemplar (CC: 4.64 mm): 1 ♂, (CDB 481).

BRASIL, Ubatuba — Caraguatatuba, 23°36'08" S - 45°08'30" W, jul/ 2002, col., R. Biagi & A. Meireles — 14 exemplares (CC: 3.17 – 4.82 mm): 13 ♂ e 1 ♀, (CCDB 701).

BRASIL, Ubatuba — Caraguatatuba, 23°36'08" S - 45°08'30" W, ago/2001, id., F.L. Mantelatto, col., F.L. Mantelatto — 12 exemplares (CC: 2.27 – 5.53 mm): 5 ♀ e 7 ♀♀, (CCDB 296).

ARGENTINA, Buenos Aires — Mar del Plata, 38°00'12" S - 57°33'10" W, dez/2002, col., M.A. Scelzo — 1 exemplar (CC: 4.46 mm) : 1 ♂, (CCDB 777).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais bem desenvolvidas. Escudo mais largo do que longo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais marcadamente côncavo, margens antero-laterais inclinadas com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armada com um pequeno espinho terminal. Superfície dorsal do escudo lisa. Rostro triangular, não ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares bastante curtos, grossos e cilíndricos, 1/2 a 2/3 vezes o comprimento do escudo, superfície dorsal desprovida de cerdas ou espinhos. Córneas robustas e fortemente dilatadas, 1/4 vezes mais largas do que o comprimento dos pedúnculos oculares. Acículos oculares largos subtriangulares a triangulares, simples com um pequeno espinho

agudo marginal ou submarginal, separados na base por aproximadamente um pouco menos a pouco mais da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos planas, debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente em 1/2 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com escassas ou nulas cerdas dorsais. Penúltimo segmento com poucas cerdas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais longos ultrapassando as córneas em 2 vezes o comprimento do último segmento antenal, Quinto e quarto segmento com escassas cerdas curtas na superfície dorsal. Terceiro segmento com poucas cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 3 vezes a margem distal do quarto segmento, terminando em um forte espinho. Primeiro segmento armado, com espinho latero-distal.

Acículos antenais curtos e curvados, atingindo a base do quarto segmento antenal. Acículos antenais armados com um forte espinho no extremo distal. Margem mesial com poucas cerdas curtas espalhadas. Flagelo antenal curto, não ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos, sem cerdas por segmento.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados completamente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, base com um pequeno espinho, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 7-9 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e retangular com duas projeções redondas.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, bastante longo e estilizado, comprimento de 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo menos da metade mais curto do que a palma, e do mesmo comprimento do que o dedo fixo, dátilo e dedo fixo fechados sem formar um hiato. Face cortante do dátilo com amplos dentes córneos. Face cortante do dedo fixo com dentes córneos desiguais. Palma longa e mais estreita, coberta de pequenos tubérculos irregulares e achatada em toda a face dorsal, tubérculos maiores na margem dorso-mesial. Carpo mais longo do que o mero, superfície dorsal robusta com vários tubérculos grandes dispersos em toda a superfície, superfície

ventral proeminente e redonda, margem dorso-lateral com fileira de tubérculos. Mero subtriangular armado com estrias amplas e irregulares, margem distal com pequenos espinhos. Isquio com poucos tubérculos.

Quelípodo esquerdo alongado, com dátilo e dedo fixo levemente curvados ventralmente. Dátilo mais longo do que a palma, e de igual comprimento do que o dedo fixo, formando um marcante hiato na parte basal. Face cortante do dátilo com poucos dentes córneos, de forma aplanada e coberto de cerdas espinhosas curtas, terminando em uma pequena unha. Palma levemente convexa, alta na linha média, com tubérculos irregulares que se estendem ao longo do dedo fixo, margem lateral e mesial arredondado. Carpo levemente maior do que mero, margem dorso-mesial com tubérculos planos irregulares. Mero triangular, margem dorsal com tubérculos irregulares e bastante achatados.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos e finos, ligeiramente 1/2 vez maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo ligeiramente mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e retos, levemente curvados ventralmente, terminados em uma pequena unha córnea, margem dorsal coberta de cerdas curtas, margem lateral com um sulco central longitudinal. Própodos estilizados e longos, excedendo em 1/2 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal e lateral com estrias granulosas irregulares. Carpo pequeno, 1/2 vez mais curto do que o mero, margem dorso-distal com tubérculos proeminentes e escassas cerdas. Mero com margem dorsal e ventral coberto de tubérculos amplos. Isquio pequeno com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subretangular a subcircular desarmado.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e fortemente curvado ventralmente, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa lisa, sem cerdas, ocasionalmente com pequenos tufo de cerdas espalhados. Raspador do própodo com 2-3 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V subquelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal e coberto de longas cerdas.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares e lisos, sem cerdas.

Pleópodos longos e ovais, exopoditos com cerdas longas em toda sua extensão, ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e o interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com curtas cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado ou subretangular, superfície dorsal globular lisa. Lobos anteriores, com curtas cerdas laterais intercaladas com cerdas longas. Lobos posteriores oblíquos e subretangulares, separados por uma pequena fenda reta, lobo esquerdo ligeiramente mais longo do que o direito. Margens terminais assimétricos, cada um armado com uma fileira de 6-7 fortes espinhos córneos e 2-3 pequenos.

Localidade Tipo:

Rio de la Plata, Argentina (35°59'S).

Distribuição:

Atlântico Ocidental, Brasil (do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul), Uruguai e Argentina. Registrada entre os 10 e 50 metros de profundidade (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; RIEGER, 1998).

Figura 10. *Pagurus exilis* (Benedict, 1892). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 3 mm (D).

Pagurus forceps* (H. Milne Edwards, 1836)*Figura 11A-F**

Pagurus forceps H. MILNE EDWARDS, 1836 p. 265.— BOSCHI, 2000: p. 105.— GUZMÁN, 2004: p. 131.— MANTELATTO *et al.*, 2009, p. 25.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 78.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Material examinado:

CHILE, Coquimbo — Guayacán, Playa La Pergola, 19/out/2007, col., F.L. Mantelatto *et al.*, — 5 exemplares (CC: 3.20 – 4.36 mm): 3 ♂ e 2 ♀, (CCDB 2078).

CHILE, Valparaíso — Punta de Tralca, 33°25'45" S - 71°41'50" W, jul/2004, col., L.M. Pardo — 3 exemplares (CC: 2.69 – 4.89 mm): 2 ♂ e 1 ♀♀, (CCDB 1750).

CHILE, Valparaíso — Punta de Tralca, 33°25'45" S - 71°41'50" W, 07/jul/2004, col., L.M. Pardo — 2 exemplares (CC: 3.89 – 3.99 mm): 1 ♂ e 1 ♀, (CCDB 1806).

CHILE — Estrecho de Magallanes, ago/2001 — 5 exemplares (CC: 3.55 – 4.82 mm): 2 ♂, 2 ♀ e 1 ♀♀, (MUAP-CD 0422).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo aproximadamente tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais levemente côncavo, margens antero-laterais fortemente inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares a obtusas, armado com um pequeno espinho terminal. Superfície dorsal do escudo lisa, casualmente com algumas cerdas curtas. Rostro fortemente triangular, com uma pequena projeção angular espinhosa distal, ultrapassando as projeções laterais, as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares longos, 1/2 vez o comprimento do escudo, cilíndricos e delgados, superfície dorsal com escassos tufo de cerdas. Córneas fortemente dilatadas e levemente mais largas 1/3-1/4 vezes o comprimento dos pedúnculos oculares. Acículos oculares longos e subtriangulares, simples e agudos com um espinho agudo marginal ou submarginal, separados na base por aproximadamente um pouco menos da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares curtos, não ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente menos de 1/2 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos

antenuclares. Último segmento com escassas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um pequeno tufo de cerdas longas. Penúltimo segmento com poucas cerdas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais longos ultrapassando as córneas em 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal, Quinto e quarto segmento com escassos tufo de cerdas curtas na superfície dorsal. Terceiro segmento com tufo de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em um forte espinho. Primeiro segmento desarmado, sem espinho latero-distal. Acúculos antenais longos e levemente curvados, atingindo um pouco mais além da base do quinto segmento antenal. Acúculos antenais armados com um forte espinho no extremo distal. Margem mesial com poucos tufo de cerdas curtas dispersas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos, cada um com 1-2 cerdas longas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos longos, segmento basal dos exopóditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionado completamente. Maxilípodos III com base-isquio não fusionados, base com 3-4 espinhos pequenos, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 12-14 pequenos dentes córneos e 2-3 dentes acessórios. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos longo e retangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais quadriseriais.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e robusto, comprimento de 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo 2 vezes mais curto do que a palma, do mesmo comprimento ou levemente menor do que o dedo fixo. Face cortante do dátilo com um forte dente córneo e vários pequenos dentes calcários. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários desiguais, terminando em uma ponta calcária. Palma longa, estreita e convexa, coberta de pequenos grânulos achatados em toda a face dorsal. Carpo mais longo do que o mero, superfície dorsal robusta e armada com pequenos tubérculos dispostos irregularmente, margem dorso-lateral com uma proeminente crista, superfície ventral proeminente e redonda, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fileira de tubérculos maiores. Mero subtriangular armado com grânulos e estrias, margem distal com pequenos espinhos. Isquio quase liso, com poucos tubérculos e sem cerdas na margem distal.

Quelípodo esquerdo alongado, com dátilo longo e delgado, curvado lateralmente, dedo fixo reto a levemente curvado. Dátilo fortemente arqueado levemente mais longo do que a palma, e do mesmo comprimento do que o dedo fixo, formando um proeminente hiato. Face

cortante do dátilo com uma fileira de dentes córneos cobertos de cerdas espinhosas curtas, terminando em fortes unhas. Palma convexa é subtriangular, com grânulos pequenos e irregulares estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, margem lateral e mesial arredondado. Carpo mais longo do que o comprimento do carpo, margem dorso-mesial e dorso-lateral com pequenos tubérculos, margem dorsal armada de tubérculos aplanados e irregulares, cobertos com tufo de cerdas curtas espalhadas. Mero subtriangular, margem dorsal com tubérculos irregulares e bastante achatados.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos, menores em $2/3$ vezes o comprimento dos própodos, o segundo levemente mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e retos, terminados em uma unha córnea, margem dorsal com uma fileira de cerdas moderadamente longas, margem ventral com uma fileira de cerdas longas. Própodos delgados e longos, excedendo em $1/2$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal e ventral com pequenos espinhos cobertos de longas cerdas. Carpo curto, menos da metade do comprimento do mero, margem dorsal lisa, com pequenos grânulos e escassas cerdas. Mero com margem dorsal e ventral lisa ou cobertos de pequenos grânulos. Isquio longo e delgado, superfície dorsal granulosa.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos arredondado subcircular e unilobular, coberto de rígidas e longas cerdas.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberta de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e levemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas, margem distal com tufo de cerdas longas. Raspador do própodo com 1-2 linhas de grandes escamas córneas.

Pereiópodo V subquelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal, densamente coberto de cerdas longas.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos levemente assimétrico e bilobulado subcircular coberto com um tufo de cerdas longas.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos parcialmente por tufo de cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl_3-pl_5), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes

(pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, curto e estreito superfície dorsal lisa. Lobos anteriores pequenos e subcirculares sem cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares, separados por uma pequena fenda reta em forma de U invertida. Margens terminais simétricas, cada um armado com uma fileira de dentículos córneos, com 2-4 dentes usualmente fortes.

Localidade Tipo:

Costas do Chile.

Distribuição:

Distribui-se desde o Norte do Chile (21°S) até o extremo austral (54°S), incluindo as Ilhas Falkland, no oceano Atlântico (GUZMÁN, 1999).

Figura 11. *Pagurus forceps* H. Milne Edwards, 1836. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 2 mm (D).

Pagurus gladius* (Benedict, 1892)*Figura 12A-F**

Eupagurus gladius BENEDICT, 1892: p. 7.

Pagurus gladius HAIG *et al.*, 1970: p. 21.— SNYDER-CONN, 1980: p. 283.— HENDRICKX & HARVEY, 1999: p. 372.— BOSCHI, 2000: p. 105.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 78.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Material examinado:

MÉXICO, Baja California — San Felipe, 8/dez/2001, id., F.L. Mantelatto, col., F.L. Mantelatto & R. Robles — 2 exemplares (CC: 6.10 ♂, 5.28 ♀ mm): 1 ♂ e 1 ♀, (ULLZ 5681).

COSTA RICA, Golfo de Nicoya — Isla Negritos, 19/jun/1972, id., R. Vargas — 1 exemplar (CC: 4.96 mm): 1 ♀, (MZUCR 962-03).

COSTA RICA, Golfo de Nicoya — Estación BH-6, 84°47'45'' W – 9°45'00'' N, 10/abr/1980, id., D. Moran — 2 exemplares (CC: 5.37 ♂, 4.73 ♀ mm): 1 ♀ e 1 ♀♀, (MZUCR 779-009).

COSTA RICA, Golfo de Nicoya — R/V Victor Hensen, Estación 31F.B., 9°44'00'' N – 84°59'25'' W, id., R. Vargas, col., R.A. Cruz, 14/dez/1993 — 2 exemplares (CC: 2.87 – 3.17 mm): 2 ♂, (MZUCR 1980-12).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas, sendo a linha cervical mais notória. Escudo tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armadas com um agudo e pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa, ocasionalmente com tufo de cerdas dispersas. Rostro triangular e aguçado com uma pequena projeção angular espinhosa ultrapassando levemente as projeções laterais.

Pedúnculos oculares curtos e robustos, não ultrapassando o comprimento do escudo, delgados e aplanados, superfície dorso-mesial lisa, desprovida de cerdas. Córneas fortemente dilatadas, mais largas do que os pedúnculos oculares e com borda anterior arredondada. Acúculos oculares longos e largos, de forma subtriangular a triangular, com um diminuto espinho submarginal, separados na base por aproximadamente a metade da largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acúculos fortemente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente $1/3$ vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo de cerdas longas. Penúltimo segmento com poucas a escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, ultrapassando em menos de $1/3$ vez os pedúnculos oculares e os pedúnculos antenulares, ultrapassando em $1/2$ vez as córneas. Quinto segmento com uma fileira de tufos de cerdas curtas na superfície dorsal. Quarto segmento com poucos tufos de cerdas dispersas na superfície dorsal. Terceiro segmento armado com um espinho na margem ventro-distal. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por $2/3$ a $2/4$ vezes a margem distal do quarto segmento, terminando em um agudo espinho distal. Margem mesial coberta de uma fileira de cerdas. Primeiro segmento sem espinho latero-distal e um pequeno espinho disto-ventral. Acículos antenais simples e longos, ultrapassando em $1/3$ vez a ponta das córneas e atingindo $1/4$ vezes o comprimento do quinto segmento antenal. Margem mesial com um tufo de cerdas. Flagelo antenal curto, ultrapassando $1/2$ vez o quelípodo esquerdo, com numerosos segmentos, cada um com uma diminuta cerda por segmento.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biseriais.

Maxilípodos I com endopoditos longos e delgados, quase do mesmo comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados parcial ou totalmente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata desenvolvida com 8-10 dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e subretangular sem projeção.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e delgado, comprimento 2 vezes o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo longo, de igual comprimento do que o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo granular. Face cortante do dátilo com poucos e amplos dentes córneos, cobertos de tufos de cerdas longas e terminados em uma ponta calcária. Face cortante do dedo fixo formada por 3-5 dentes calcários desiguais e uma fileira de diminutos dentes na zona proximal, terminado em uma ponta calcária. Margem lateral do própodo, armado com tubérculos mais proeminentes, dando um aspecto serrilhado. Palma, dedo fixo e dátilo consideravelmente delgados e estilizados, de forma convexa, armados de pequenos e curtos grânulos em toda a face dorsal. Carpo pouco mais largo do que o própodo, e mais longo do que o mero, superfície dorsal robusta, margem dorso-distal com

uma fileira de 5-8 espinhos, margem dorso-lateral com espinhos pequenos dispostos em linha, superfície dorsal armada de espinhos agudos na margem dorso-mesial e pequenos tubérculos na margem basal. Mero subretangular armado com 4-5 espinhos na margem distal. Isquio pequeno, com tufos de cerdas curtas na margem ventro-mesial.

Quelípodo esquerdo alongado e estreito, consideravelmente menor do que o quelípodo direito, mal chega à base da palma do quelípodo direita, com dátilo e dedo fixo convexos e arqueados, orientados para fora. Dátilo longo e curvado, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que dedo fixo, coberto com fracos grânulos dispersos, que são quase imperceptíveis. Superfície dorsal do dátilo coberta de cerdas curtas, margem dorso-mesial com pequenos grânulos. Face cortante do dátilo com uma fileira de diminutos dentes córneos terminando em uma pequena unha. Palma e dedo fixo lisos, palma curta, 1/3 vez o comprimento do carpo, margem dorso-mesial alto, formando uma leve crista com incipientes tubérculos, margem lateral interna com uma fileira de espinhos, margem lateral externa quase lisa com incipientes espinhos. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários pequenos e amplos, terminado em uma pequena unha, margem dorso-lateral com poucas cerdas curtas, margem dorso-mesial lisa. Carpo longo e subtriangular, 1/2 a 2/3 vezes maior do que o comprimento do mero, margem dorso-mesial alto com uma fileira de espinhos bem desenvolvidos, margem dorso-lateral com uma fileira de 8-10 espinhos grandes, margem dorso-distal côncavo com 2-3 espinhos agudos nos lados, superfície dorsal armada com tubérculos de diferentes tamanhos, dispersos irregularmente. Mero subtriangular curto, superfície dorsal com tubérculos aplanados.

Pereiópodos II e III similares, com o mesmo comprimento, com dátilos longos, 2/3 vezes maiores do que o comprimento dos própodos. Dátilos delgados e ligeiramente curvados ventralmente, terminados em uma longa unha quitinosa, margem dorsal armada de pequenos espinhos e coberto de cerdas moderadamente longas, margem lateral lisa, com um leve sulco longitudinal. Superfície dorsal com várias cerdas longas. Própodos delgados e aplanados lateralmente, excedendo em 1/3 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal armada de pequenos espinhos, superfície lateral lisa, margem ventral lisa. Carpo pequeno, 1/2 a 2/3 vezes mais curto do que o mero, superfície dorsal com 10-16 espinhos médios, sendo os do extremo distal mais pronunciados, cobertos de dispersas cerdas curtas. Mero longo e largo, com margem dorsal coberta de cerdas longas, margem ventral com poucas cerdas. Isquio curto, desarmado e com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular a arredondado desarmado com tufo de cerdas longas.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero, carpo e própodo densamente coberto de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo robusto e curvado ventralmente, com fileira de pequenos espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própedo com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodo com 3-4 linhas de fortes e longas escamas córneas.

Pereiópodo V semiquelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subretangular com a margem distal com tufo de cerdas longas.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos cobertos com cerdas longas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V pequeno, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas e longas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores curtos e redondos, com cerdas medias na margem lateral. Lobos posteriores assimétricos e oblíquos, esquerdo muito mais longo e triangular, lóbulo direito curto e arredondado, separados por uma pequena fenda redonda em forma de U invertida. Margens terminais oblíquos, cada um armado com uma fileira de longos e finos espinhos calcários, com 5-9 espinhos usualmente fortes intercalados com espínulos. Margens laterais com espinhos calcários longos, cobertos com cerdas longas.

Localidade Tipo:

Golfo de Califórnia, México.

Distribuição:

Espécie distribuída desde a costa oeste da Baixa Califórnia, todo o Golfo de Califórnia, no México; até o Equador (HAIG *et al*, 1970; SNYDER-CONN, 1980; HENDRICKX & HARVEY, 1991). Encontrada em profundidade de 36 a 91 m.

Figura 12. *Pagurus gladius* (Benedict, 1892). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F), 2 mm (B) e 3 mm (D).

Pagurus heblingi* Nucci & Melo, 2003*Figura 13A-F**

Pagurus heblingi NUCCI & MELO, 2003: p. 351-353.— NUCCI & MELO, 2007: p. 54.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Material examinado:

BRASIL, Rio de Janeiro — Cabo Frio, abr/2001, col., C. Magenta — 1 exemplar (CC: 4.16 mm): Parátipo, 1 ♂, (MZUSP 13994).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais fortemente côncavo, margens antero-laterais inclinadas com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada, margem latero-mesial parcialmente dividida. Projeções laterais triangulares, armadas com um agudo e pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa. Rostro arredondado sem projeção angular espinhosa, não ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares curtos, não ultrapassando o comprimento do escudo, levemente robustos e cilíndricos, superfície dorso-mesial lisa, desprovida de cerdas. Córneas fortemente dilatadas, mais largas do que os pedúnculos oculares, com borda anterior arredondada. Acículos oculares longos e estreitos, de forma subtriangular a triangular, com um forte e longo espinho submarginal, separados na base por mais da largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acículos levemente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente 2/3 vezes o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com cerdas dorsais longas, margem dorso-distal com um tufo de cerdas longas. Penúltimo segmento liso sem cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, ultrapassando em 1/3 vez os pedúnculos oculares, ultrapassando em 1/2 vez as córneas. Quinto segmento com poucas cerdas longas na superfície dorsal. Quarto segmento com escassas cerdas dispersas na superfície dorsal. Terceiro segmento armado com um espinho na margem ventro-distal. Segundo segmento antenal bifido, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 2/3 2/4 vezes a margem distal do quarto segmento, terminando em dois agudos espinhos distais. Margem mesial com escassas cerdas. Primeiro segmento sem espinho latero-distal. Acículos

antenas simples e longos, ultrapassando em 1/3 vez a ponta das córneas e atingindo 3/4 vezes o comprimento do quinto segmento antenal. Margem mesial com cerdas longas. Flagelo antenal longo, ultrapassando 1/2 vez o quelípodo direito, com numerosos segmentos, sem cerdas por segmento ou com pequenas pontas de cerdas.

Maxilípodos I com endopoditos curtos e delgados, menor do que o comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio não fusionados. Maxilípodos III com base-isquio não fusionados, isquio com crista dentata desenvolvida com 17 dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos longo e subretangular com uma pequena depressão media.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e delgado, comprimento 1/3 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo longo, de igual comprimento do que o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo lisa, com tufo de cerdas longas. Margens laterais com uma fileira de espinhos. Face cortante do dátilo com dentes córneos amplos, intercalados com pequenos dentículos no extremo distal, terminado em uma unha quitinosa. Face cortante do dedo fixo, armada com dentes calcários amplos e desiguais, com uma fileira de pequenos dentículos no extremo distal, terminado em uma unha quitinosa. Palma, dedo fixo e dátilo estilizados, levemente largos, de forma plana e desarmados. Margem lateral do própodo armada com espinhos mais proeminentes. Carpo pouco mais largo do que o própodo, e mais longo do que o mero, superfície dorsal robusta, margem dorso-distal com 1-2 espinhos, margens laterais armadas com espinhos proeminentes dispostos em linha, dando um aspecto serrilhado. Superfície dorsal lisa, com alguns tubérculos cônicos espalhados. Mero subretangular, superfície com estrias e tufo de cerdas longas, margem ventro-mesial armado com 8-10 espinhos dispostos horizontalmente. Isquio pequeno, com tufo de cerdas curtas na margem ventro-mesial.

Quelípodo esquerdo alongado e estreito, menor do que o quelípodo direito, ultrapassando a palma da quela direita, com dátilo e dedo fixo convexos e arqueados. Dátilo longo e curvado, ultrapassando 1-2 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que o dedo fixo, coberto com fracos grânulos dispersos que são quase imperceptíveis. Superfície dorsal do dátilo lisa, com tufo de cerdas longas na margem lateral. Face cortante do dátilo com uma fileira de diminutos dentículos, cobertos de cerdas espinhosas curtas, terminando em uma pequena unha quitinosa. Palma e dedo fixo com pequenos tubérculos

cônicos, palma curta, $1/3$ vez o comprimento do carpo, margem dorso-mesial com 4-5 tubérculos espinhosos e com tufos de cerdas longas, margem lateral com pequenos tubérculos. Face cortante do dedo fixo com uma fileira de pequenos dentículos, terminado em uma pequena unha, margem dorso-lateral com cerdas longas. Carpo longo e subretangular, $1/2$ vez maior do que o comprimento do mero, margem dorso-mesial alto com uma fileira de pequenos tubérculos cônicos, margem dorso-lateral com uma fileira de 6-8 espinhos grandes, margem dorso-distal côncavo com um espinho agudo nos lados, superfície dorsal armada com pequenos tubérculos cônicos dispersos irregularmente. Mero subtriangular curto, superfície dorsal com tubérculos aplanados irregulares, margem ventro-mesial com fileira de 6-8 tubérculos espinhosos.

Pereiópodos II e III similares, II levemente menor do que o I, com dátilos longos, $1/3$ vez maiores do que o comprimento dos própodos. Dátilos delgados e aplanados lateralmente, levemente curvados ventralmente, terminados em uma longa unha quitinosa, margem dorsal armado de pequenas cerdas espinhosas e coberta de cerdas longas, margem lateral lisa, margem ventral com fileira de cerdas espinhosas curtas. Superfície dorsal com várias cerdas longas e cerdas espinhosas. Própodos longos e robustos, excedendo em $2/3$ vezes o comprimento do carpo, superfície dorsal com pequenos tubérculos aplanados, com tufos de cerdas longas, superfície lateral lisa, margem ventral lisa com alguns incipientes tubérculos. Carpo pequeno, $2/3$ vezes mais curto do que o mero, superfície dorsal com fileira de pequenos tubérculos, margem dorso-distal com fortes tubérculos espinhosos. Mero longo e largo, com margem dorsal coberta de cerdas longas, e pequenos tubérculos, margem ventral com 5-6 espinhos agudos. Isquio curto, desarmado e com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior do esternito torácico dos III pereiópodos subretangular, largo e desarmado.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero, carpo e própodo densamente coberto de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo longo e debilmente curvado ventralmente, com fileira de pequenos espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodo com uma linha de fortes e longas escamas córneas, cobertos de cerdas longas.

Pereiópodo V subquelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal, cobertos de cerdas longas.

Lóbulo anterior do esternito torácico dos V pereiópodos assimétrico, bilobulado subcircular com a margem distal com tufo de cerdas longas.

Machos com gonóporos pares, margens das aberturas cobertas de cerdas.

Pleópodos ímpares, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas e longas na margem interna. Telso retangular, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores longos, arredondados e mais largo do que os lóbulos posteriores, com cerdas longas na margem lateral. Lobos posteriores simétricos, levemente oblíquos, separados por uma longa e larga fenda subretangular. Margens terminais retos, cada um armado com uma fileira de longos e grossos espinhos calcários, com 6-8 espinhos fortes. Margens laterais com pequenos espinhos calcários, cobertos com cerdas longas.

Localidade Tipo:

Cabo Frio, Brasil.

Distribuição:

Espécie conhecida só na localidade tipo. Encontrada em águas entre os 300 a 400 m (NUCCI & MELO, 2003).

Figura 13. *Pagurus heblingi* Nucci & Melo, 2003. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 2 mm (B-D).

Pagurus lepidus* (Bouvier, 1898)*Figura 14A-F**

Eupagurus lepidus BOUVIER, 1898: p. 381.

Pagurus lepidus GLASSELL, 1937: p. 256.— CHACE, 1962: p. 623.— FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 116.— HAIG *et al*, 1970: p. 19.— BALL & HAIG, 1974: p. 102.— SNYDER-CONN, 1980: p. 283.— BOSCHI, 2000: p. 105.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 78.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Pagurus ? lepidus MORAN, 1984: p. 76.

Pagurus lepidus ? VON PRAHL, 1986: p. 96.

Material examinado:

MÉXICO, Baja California — Sonora, 02/set/86, col., E. Lira & J.C. Nates, — 3 exemplares (CC: 1.20 – 1.26 mm): 1 ♂, 1 ♀ e 1 ♀♀, (IBUNAM-CNCR 5452).

El SALVADOR, Departamento La Unión — Praia Maculis, 06/dez/78, id., D. Morán, col., D. Morán — 2 exemplares (CC: 1.82 – 1.96 mm): 1 ♂ e 1 ♀♀, (MZUCR 1833).

COSTA RICA, Ilha Cabo Blanco — Reserva Natural Absoluta Cabo Blanco, 16/mar/1998, id., R. Lemaitre, col., R. Vargas — 18 exemplares (CC: 0.46 – 1.52 mm): 18 ♂, (MZUCR 2220-12).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo aproximadamente tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armada com um diminuto espinho terminal. Superfície dorsal do escudo coberta com tufo de cerdas dispersas. Rostro arredondado a obsoleto, sem projeção angular espinhosa distal, não ultrapassando as projeções laterais, as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares longos, 1/2 a 3/4 vezes o comprimento do escudo, largos na base, robustos e cilíndricos, superfície dorsal com tufo de cerdas curtas. Córneas arredondadas e levemente dilatadas. Acúculos oculares subquadrados a subretangulares, com múltiplos espinhos agudos 3-6 marginais ou submarginais, separados na base por aproximadamente a metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acúculos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente mais de 1/3 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos

antenuclares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com poucas cerdas. Penúltimo segmento com poucas cerdas dorsais e ventrais dispersas.

Pedúnculos antenais longos, levemente ultrapassando as córneas em menos de 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal. Quinto e quarto segmento com escassas cerdas curtas na superfície dorsal. Terceiro segmento com tufos de cerdas na margem ventro-distal e armado com um diminuto espinho. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em um agudo espinho, margem lateral e mesial com cerdas longas. Primeiro segmento armado, com pequeno espinho latero-distal. Acículos antenais longos e curvados, menos da metade do comprimento do quinto segmento antenal. Acículos antenais armados com um pequeno e agudo espinho no extremo distal, margem mesial com cerdas longas dispersas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos, cada um com 1-3 cerdas curtas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionado completamente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 6-7 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e robusto, comprimento de 2 vezes o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo mais curto do que a palma, e ultrapassado levemente pelo dedo fixo, formando um leve hiato entre o dátilo e o dedo fixo. Superfície dorso-mesial do dátilo com uma fileira de pequenos espinhos cobertos de tufos de cerdas longas. Face cortante do dátilo com um 1-2 dentes córneos e 2-5 pequenos dentes calcários, terminando em uma ponta córnea. Face cortante do dedo fixo com um dente calcário forte e 4-6 dentes calcários pequenos, terminando em uma ponta calcária. Palma longa, robusta e convexa, coberta de fileiras irregulares de pequenos espinhos em toda a face dorsal, coberta de tufos de cerdas longas e rígidas, margem dorso-lateral com espinhos mais proeminentes cobertos com cerdas longas. Carpo levemente mais curto do que o mero, superfície dorsal com espinhos dispersos e tufos de cerdas longas, margem dorso-mesial com uma fileira de 2-3 espinhos agudos amplamente separados, com tufos de cerdas longas, margem dorso-lateral desarmado e coberto de cerdas longas. Mero subtriangular armado com

tufos de cerdas dispersas e com um pequeno espinho na margem distal. Isquio liso e sem espinhos.

Quelípodo esquerdo alongado, com dátilo e dedo fixo retos. Dátilo levemente mais longo do que a palma. Face cortante do dátilo com uma fileira de dentes córneos cobertos de cerdas curtas, terminando em unhas, superfície dorsal armada com pequenos espinhos cobertos de cerdas longas. Palma reta e pouco convexa, alta na linha media, com espinhos irregulares estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, coberta de cerdas longas, margem dorso-lateral protuberante com tufos de cerdas longas. Carpo aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com uma fileira de fortes espinhos cobertos de longas cerdas dispersas. Mero triangular, margem dorsal com tufos de cerdas, margem ventral com uma fileira de espinhos agudos.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos curtos, levemente menores do que o comprimento dos própodos, o segundo um pouco mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e fortemente curvados ventralmente, terminados em uma forte e longa unha córnea, margem dorsal coberta de cerdas moderadamente longas, margem ventral com uma fileira de 5-7 espinhos espinhosos com cerdas longas. Própodos estilizados e longos, excedendo em 1/3 a 1/2 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com tufos de cerdas longas e rígidas, superfície ventral com tufos de cerdas longas e com 1-2 espinhos córneos na margem distal. Carpo pequeno, 1/2 vez mais curto e largo do que o mero, superfície dorsal com tufos de cerdas longas, margem dorso-distal com forte espinho. Mero com margem dorsal e ventral coberta de cerdas longas. Isquio pequeno com cerdas longas na margem dorso-distal e ventral.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subretangular a subcircular desarmado.

Pereiópodo IV semiquelado, aparentemente com um incipiente processo pré-ungual, margens dorsais do mero, carpo e própodo densamente coberto de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e fortemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com 4-8 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos desarmado e subquadrado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos parcialmente cobertas com tufo de cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado a retangular, superfície dorsal lisa. Lobos anteriores inteiros sem espinhos nem cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares e levemente oblíquos, separados por uma fenda reta. Margens terminais assimétricos, o esquerdo um pouco mais longo do que o direito, cada um armado com 2-4 pequenos e finos espinhos córneos.

Localidade Tipo:

Bahia de la Paz, Golfo de Califórnia, México (24°N).

Distribuição:

Distribui-se nas costas do Pacífico Leste, desde Baixa Califórnia e Golfo de Califórnia, México; até Norte do Peru (Talara; 4°34'S) (HAIG & MCLAUGHLIN, 1991). Não existem registros atuais da espécie nas águas peruanas.

Figura 14. *Pagurus lepidus* (Bouvier, 1898). A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-D, F) e 1/2 mm (E).

Pagurus leptonyx* Forest & de Saint Laurent, 1968*Figura 15A-F**

Pagurus leptonyx FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 128.— COELHO & RAMOS, 1972: p. 164.— SCELZO & BOSCHI, 1973: p. 214.— MCLAUGHLIN, 1974: p. 41.— 1975: p. 372.— LEMAITRE *et al.*, 1982: p. 678.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1986: p. 41.— RIEGER, 1998: p. 414.— MELO, 1999: p. 130.— BOSCHI, 2000: p. 105.— NUCCI & MELO, 2007: p. 54.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 34.
Pagurus leptonyx, FAUSTO-FILHO, 1970a: p. 58.— 1970b: p. 71.

Material examinado:

BRASIL, São Paulo — Ubatuba, 23°33'45" S - 45°05'45" W, ago/2001, col., R. Biagi & A. Meireles — 1 exemplar (CC: 3.37 mm): 1 ♂, (CCDB 1257).
BRASIL, São Paulo — Ubatuba — Caraguatatuba, 23°36'08" S - 45°08'30" W, set/2002, col., F.L. Mantelatto & R. Biagi — 1 exemplar (CC: 2.38 mm): 1 ♂, (CCDB 1684).
BRASIL, Alagoas — Maceió EO-7, 15/fev/1985 — 3 exemplares (CC: 1.42 – 2.06 mm): 3 ♂ (MZUSP 13525).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas, linhas cervicais mais notórias. Escudo tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais debilmente côncavo, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, terminando em um pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa, usualmente com tufo de cerdas curtas formando linhas no escudo. Rostro obtuso a obsoleto, não ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares longos, menores em 1/2 vez o comprimento do escudo, delgados e cilíndricos, superfície dorsal com poucas cerdas longas. Córneas dilatadas. Acículos oculares curtos subretangulares, com 3-4 espinhos agudos marginais ou submarginais, cada um terminado em uma cerda plumosa longa, separados na base por aproximadamente menos da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente 1/2 a 1/3 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com escassas cerdas dorsais, margem dorso-distal com algumas cerdas curtas. Penúltimo segmento sem cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, ultrapassando as córneas em 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal. Quinto segmento com cerdas longas na superfície dorsal. Quarto

segmento com poucas cerdas longas na margem dorso-distal. Terceiro segmento com tufos de cerdas longas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 2/3 vezes a margem distal do quarto segmento, coberto com cerdas longas, terminando em um agudo espinho distal. Primeiro segmento armado com espinho latero-distal. Acículos antenais longos e curvados, atingindo 1/3 vez o comprimento do quinto segmento antenal. Acículos antenais armados com um longo espinho no extremo distal, margem mesial com cerdas longas espalhadas. Flagelo antenal longo, 1/3 vez menor do que o comprimento do quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos amplos, cada um com longas cerdas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados completamente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 6-8 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e forte, comprimento de 1/3 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo levemente mais curto do que a palma, e ultrapassado levemente pelo dedo fixo. Face cortante do dátilo com um forte dente córneo e vários pequenos dentes calcários. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários desiguais, terminando em uma ponta calcária. Palma longa, estreita e levemente convexa, coberta de pequenos tubérculos cônicos em toda a face dorsal, tubérculos mais pronunciados formam duas fileiras longitudinais desde o carpo até própodo, margens laterais com tubérculos cônicos maiores e cobertos de tufos de cerdas longas. Carpo alongado, levemente mais longo do que o mero, superfície dorsal com tubérculos cônicos dispostos irregularmente, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fileira de tubérculos maiores, margem ventral com tubérculos curtos. Mero subtriangular armado com tubérculos aplanados. Isquio quase liso com poucos tubérculos e com cerdas curtas na margem distal.

Quelípodo esquerdo mais curto do que o quelípodo direito, atingindo até o própodo da quela, alongado com dátilo e dedo fixo levemente curvados ventralmente. Dátilo do mesmo comprimento do que a palma, formando um leve hiato na parte basal. Face cortante do dátilo e do dedo fixo com uma fileira de pequenos dentes córneos cobertos de cerdas curtas, terminando em uma unha que se cruzam quando se fecham. Palma convexa, elevada na linha

media, superfície dorsal com espinhos irregulares estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, margem lateral com fortes espinhos dispostos em linha, dando um aspecto serrilhado. Carpo aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fortes espinhos cobertos de cerdas longas, margem dorsal armada de espinhos e espínulos irregulares. Mero triangular, margem dorsal com estrias irregulares, margem ventral com uma fileira de espinhos.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos, ligeiramente $1/3$ vez maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e fortemente curvados ventralmente, terminados em uma longa unha quitinosa, margem dorsal coberta de cerdas longas, margem lateral lisa, margem ventral com cerdas espinhosas curtas dispostas em fileira. Própodos longos e delgados, excedendo em $1/2$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal coberta de cerdas longas, margem dorso-distal com um agudo espinho, superfície lateral lisa, margem ventral com poucas cerdas longas. Carpo pequeno, $1/2$ vez mais curto do que o mero, subtriangular, margem dorso-distal com um espinho proeminente e coberto de longas cerdas. Mero com margem dorsal coberta de cerdas longas, margem ventral com pequenos espinhos. Isquio pequeno com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular largo coberto de longas cerdas.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente cobertos com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso, com cerdas longas no extremo distal. Dátalo longo e levemente curvado, com fileira de pequenos espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com 3-4 linhas de escamas córneas cobertas com cerdas curtas e rígidas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico e bilobulado com uma pequena projeção angular.

Machos com gonóporos pares, margens das aberturas dos gonóporos parcialmente cobertas por tufo de cerdas longas.

Pleópodos ímpares em machos com 3 pleópodos birremes (pl_3-pl_5), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos $1/4$ vezes menores do que exópodo.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado, superfície dorsal globular com poucas cerdas dispersas. Lobos anteriores com longas cerdas laterais e com uma fileira de pequenos espinhos finos. Lobos posteriores subretangulares, separados por uma ampla fenda reta. Margens terminais retos e levemente oblíquos, cada um armado com uma fileira de 2-4 espinhos córneos e longos, intercalados com pequenos espinhos.

Localidade Tipo:

Ubatuba, Brasil, (23°32'S).

Distribuição:

Atlântico Ocidental, reportada na Venezuela e no Brasil (desde o Ceará até Santa Catarina), em profundidades de até 20 metros (RIEGER, 1998; NUCCI *et al.*, 2007).

Figura 15. *Pagurus leptonyx* Forest & de Saint Laurent, 1968. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-F).

Pagurus limatulus* Fausto Filho, 1970*Figura 16A-F**

Pagurus limatulus FAUSTO FILHO, 1970a: p. 55-60.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1986: p. 41.— RIEGER, 1998: p. 415.— MELO, 1999: 132.— BOSCHI, 2000: p. 105.— NUCCI & MELO, 2007: p. 56.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Material examinado:

BRASIL, Pará — “Alm. Saldanha”, est.1755, col., H.R. Costa — 7 exemplares (CC: 4.02 – 5.48 mm): 2 ♂, 2 ♀ e 3 ♀♀ (MZUSP 8870).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais mais desenvolvida do que as linhas transversais. Escudo levemente mais largo do que longo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais fortemente côncavo, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armadas com um pequeno espinho terminal. Superfície dorsal do escudo com cerdas longas esparsas em toda a superfície. Rostro pequeno, arredondado a triangular, sem projeção angular espinhosa distal, ultrapassando as projeções laterais, as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares bastante curtos, largos e robustos, 1/2 a 2/3 vezes o comprimento do escudo, superfície dorsal desprovida de cerdas ou espinhos. Córneas fortemente dilatadas e levemente mais largas 1/3-1/4 vezes o comprimento dos pedúnculos oculares. Acículos oculares longos subovais a subtriangular, com margem distal arredondado e com diminuto espinho distal, separados na base por aproximadamente um pouco menos da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos fortemente côncava.

Pedúnculos antenulares curtos, ultrapassando 1/2 vez o comprimento dos pedúnculos oculares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com pequenos tufo de cerdas. Penúltimo segmento com poucas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, ultrapassando as córneas em 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal, Quinto e quarto segmento com escassas cerdas curtas na superfície dorsal. Terceiro segmento com tufo de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um leve ângulo distal em posição dorso-lateral, quase atingindo a margem distal do quarto segmento, terminando em um forte e longo espinho. Primeiro segmento

desarmado, sem espinho latero-distal. Acúculos antenais curtos e levemente curvados, a metade do comprimento do quinto segmento antenal.

Acúculos antenais armados com agudo e longo espinho no extremo distal. Margem mesial com poucas cerdas curtas. Flagelo antenal longo, atingindo a base do dátilo do quelípodo direito, com numerosos segmentos sem cerdas.

Maxilípodos I com endopoditos largos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, base com 1 pequeno espinho, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 6-8 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos subretangular com uma projeção arredondada.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e robusto, comprimento de 2 vezes o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo levemente mais curto do que a palma, e ultrapassado levemente pelo dedo fixo. Face cortante do dátilo com pequenos dentes córneos. Face cortante do dedo fixo com dentes córneos desiguais, terminando em uma ponta calcária. Palma longa, larga e convexa, alta na superfície dorso-mesial, coberta de tubérculos achatados em toda a face dorsal. Carpo mais longo do que o mero, superfície dorsal com grandes tubérculos irregulares, superfície ventral proeminente e redonda, margem dorso-mesial e dorso-lateral com tubérculos redondos. Mero subtriangular armado com estrias amplas, margem distal com fileira de espinhos curtos. Isquio quase liso com estrias.

Quelípodo esquerdo curto e alongado, com dátilo e dedo fixo levemente curvados ventralmente. Dátilo levemente do mesmo comprimento do que a palma e do que o dedo fixo. Face cortante do dátilo com uma fileira de pequenos dentes córneos cobertos de cerdas espinhosas curtas. Palma convexa, e um pouco elevada, superfície dorsal com finos grânulos irregulares estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, margem lateral e mesial reto. Carpo curto, aproximadamente de igual comprimento do que o mero, superfície dorsal armada de grânulos aplanados e irregulares. Mero subtriangular, margem dorsal com tubérculos irregulares e bastante achatados.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos, ligeiramente 1/2 vez maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados o II mais curvo do que o I, que é quase reto, terminados em uma forte unha córnea, margem dorsal

e ventral coberta de grânulos, margem lateral com uma linha central longitudinal. Própodos robustos e longos, excedendo em 1/2 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal e lateral rugosa com tubérculos aplanados com superfícies irregulares. Carpo pequeno, 1/2 vez mais curto do que o mero, margem dorso-distal com longos e finos tubérculos. Mero rugoso com margem dorsal e ventral coberta de tubérculos aplanados. Isquio pequeno, com poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos retangular com duas projeções pequenas direcionadas anteriormente.

Pereiópodo IV robusto e semiquelado, margens dorsais do mero e carpo cobertos densamente por cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e grosso, fortemente curvado, com fileira de espinhos córneos. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com 2-3 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V delgado e quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal e coberto de cerdas curtas.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subquadrado e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, margens das aberturas dos gonóporos lisos.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado, superfície dorsal globular lisa. Lobos anteriores arredondados com longas cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares, quase simétricos, separados por uma pequena fenda reta. Margens terminais levemente simétricos, cada um armado com uma fileira de espinhos córneos finos, e com 7-9 espinhos usualmente fortes, intercalados com 3-5 espinhos pequenos.

Localidade Tipo:

Mucuripe Fortaleza-Ceará, Brasil (4°S).

Distribuição:

Espécie endêmica do Brasil, presente na região Norte. (Pará, Ceará e Rio grande do Norte) (NUCCI *et al.*, 2007).

Figura 16. *Pagurus limatulus* Fausto Filho, 1970. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 3 mm (D).

Pagurus longimanus* Wass, 1963*Figura 17A-F**

Pagurus longimanus WASS, 1963: p. 146.— SÁNCHEZ & CAMPOS, 1978: p. 452.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1986: p. 41.— RIEGER, 1998: p. 415.— MELO, 1999: p. 134.— BOSCHI, 2000: p. 105.— NUCCI & MELO, 2007: p. 56.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Material examinado:

BRASIL, Amapá — “Alm. Saldanha”, Estação 2012 A — 1 exemplar (CC: 3.59 mm): 1 ♂ (DOUFPE 3680).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo mais largo do que longo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais levemente côncavo, margens antero-laterais inclinadas com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares, armadas com um espinho terminal. Superfície dorsal do escudo achatada e lisa, usualmente com tufo de cerdas curtas. Rostro arredondado a obsoleto, ultrapassando as projeções laterais, as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares curtos, 1/2 a 2/3 vezes do comprimento do escudo, robustos e largos no extremo distal, superfície dorsal lisa. Córneas fortemente dilatadas e largas. Acículos oculares longos e triangulares, armado com um pequeno espinho subapical, separados na base por aproximadamente um pouco menos da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares curtos, igual ou menor comprimento do que os pedúnculos oculares, aproximadamente a metade do comprimento do último segmento do pedúnculo antenal. Último segmento liso, margem dorso-distal com um tufo de cerdas. Penúltimo segmento com poucas ou nulas cerdas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais curtos, ultrapassando as córneas em 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal, Quinto e quarto segmento com escassas cerdas longas na superfície dorsal. Terceiro segmento com tufo de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em um forte espinho.

Primeiro segmento desarmado, sem espinho latero-distal. Acículos antenais longos e curvados, atingindo as córneas e a metade do comprimento do quinto segmento antenal. Acículos antenais armados com um espinho no extremo distal. Margem mesial com poucas cerdas curtas espalhadas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos sem cerdas.

Maxilípodos I com endopoditos longos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados completamente. Maxilípodos III com base-isquio não fusionados, base sem espinho, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 13 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, bastante longo e delgado, comprimento de 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo mais curto do que a palma e 2 vezes maior do que o carpo, liso sem ornamentações. Face cortante do dátilo com uma fileira de dentes grandes e largos, intercalados com pequenos dentes calcários, margem lateral interna com pequenos tufo de cerdas curtas. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários amplos e desiguais, com pequenos dentes na zona distal, terminando em uma pequena ponta calcária. Palma longa, estreita e convexa, superfície dorsal quase lisa, coberta de pequenos grânulos. Carpo levemente mais longo do que o mero, e levemente mais largo do que o a quela, superfície dorsal coberta de tubérculos achatados e irregulares, superfície ventral redonda, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fileira de tubérculos, dando o aspecto serrilhado. Mero subtriangular levemente mais largo e robusto do que o carpo, armado com estrias amplas e tubérculos achatados, margem distal com 3-4 agudos espinhos pequenos. Isquio liso, com diminutos grânulos.

Quelípodo esquerdo alongado e delgado, com dátilo e dedo fixo levemente curvado ventralmente. Dátilo 2 vezes mais longo do que a palma, do mesmo comprimento do que o dedo fixo, superfície dorsal lisa. Face cortante do dátilo com uma fileira de lâminas afiadas de diminutos dentes córneos, terminando em uma pequena unha quitinosa. Palma e dedo fixo lisos, palma curta 1/2 vez o comprimento do carpo. Palma convexa, margem dorso-mesial alto, liso ou com incipientes grânulos, margem lateral e ventral arredondado e liso. Face cortante do dedo fixo com lâminas afiadas de finos dentes calcários pequenos e amplos, terminado em uma pequena unha, margem dorso-lateral e dorso-mesial lisa. Carpo longo e

subtriangular, aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com estrias rugosas e tufos de cerdas medias, superfície dorsal rugosa. Mero subtriangular, superfície dorsal com estrias rugosas, margem dorso-mesial com fileira densa de cerdas longas e medias.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos, 2 vezes mais longos do que o os própodos. Dátilos delgados e levemente curvados ventralmente, não terminados em uma unha córnea, margem dorsal parcialmente lisa na zona media e coberta de cerdas espinhosas longas na zona distal, margem lateral com um imperceptível sulco central longitudinal. Própodos longos e delgados, excedendo em 1/2 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com diminutos e incipientes tubérculos, margem lateral e ventral lisa. Carpo pequeno, 1/2 vez mais curto do que o mero, margem dorsal com uma fileira de 8-10 espinhos, margem dorso-distal com 3-4 espinhos. Mero com margem dorsal armado de diminutos espinhos cobertos de cerdas longas, margem ventral lisa. Isquio pequeno e liso.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subretangular, desarmado e unilobular.

Pereiópodo IV subquelado, margens dorsais do mero e do carpo densamente coberto de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e fortemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo, coberto distalmente por cerdas longas. Própodo com superfície lateral externa lisa. Raspador do própodo com 1-2 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V semiquelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subtriangular e bilobulado.

Machos com gonóporos pares, margens das aberturas cobertas parcialmente por tufos de cerdas.

Pleópodos ímpares nos machos, com 3 pleópodos unirremes (pl₃-pl₅), exopodito bem desenvolvido, longo e delgado.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores curtos e arredondados com longas cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares, esquerdo mais longo do que o direito, separados por uma pequena fenda reta. Margens terminais assimétricos, cada um armado com 3 espinhos córneos fortes espinhos,

margem lateral esquerdo com 3-4 espinhos longos, lóbulo esquerdo, direito desarmado ou com incipientes espinhos.

Localidade Tipo:

Cayenne, Guyana Francesa (5°57'S).

Distribuição:

Espécie descrita para águas do Atlântico Ocidental, desde Guiana Francesa até o Norte do Brasil (Amapá 2°03'N) (NUCCI *et al.*, 2007).

Figura 17. *Pagurus longimanus* Wass, 1963. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F) e 3 mm (B, D).

Pagurus marshi* Benedict, 1901*Figura 18A-F**

Pagurus marshi BENEDICT, 1901: p. 139.— SCHMITT, 1924: p. 80.— 1935: p. 205.— 1939: p. 28.— GORDAN, 1956: p. 331.— PROVENZANO, 1959: p. 405.— 1961: p. 159.— PROVENZANO & RICE, 1964: p. 217.— HAZLETT & BOSSERT, 1965: p. 368.— 1966: p. 546.— HAZLETT, 1966: p. 82.— 1972: p. 820.— MCLAUGHLIN 1974: p. 41.— 1975: p. 372.— SANCHEZ & CAMPOS, 1978: p. 444.— LEMAITRE *et al.*, 1982: p. 680.— BOSCHI, 2000: p. 105.— MCLAUGHLIN, *et al.*, 2010: p. 33.

Eupagurus marshi: ALCOCK, 1905: p. 181.

Pagurus marschi FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 116.

Material examinado:

MÉXICO, Quintana Roo — Othón P. Blanco, 19/abr/1988 — 4 exemplares (CC: 2.45 – 3.22 mm): 2 ♂ e 2 ♀ (IBUNAM-CNCR 9086).

BELICE, Carrie Bow — abr/1993, id., R. Lemaitre, col., D. Felder & R. Manning — 1 exemplar (CC: 3.7 mm): 1 ♂ (ULLZ 3571).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais pouco desenvolvidas. Escudo pouco mais longo do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais levemente côncavo, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais triangulares, armadas com um pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo com poucos tufo de cerdas dispersas. Rostro pronunciado e triangular, com extremo aguçado, ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares longos, de igual comprimento em toda sua extensão, não ultrapassando o comprimento do escudo, delgados e cilíndricos, superfície dorso-mesial com uma fileira de tufo de cerdas longas. Córneas levemente dilatadas com borda anterior arredondada. Acículos oculares amplos e subtriangulares, com um espinho submarginal, separados na base por aproximadamente a menos da metade da largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando em menos de 1/2 vez o comprimento dos pedúnculos oculares. Último segmento com escassas cerdas dorsais, margem dorso-distal liso. Penúltimo segmento com escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais 1/2 a 1/3 vez mais curtos do que os pedúnculos oculares, não ultrapassando as córneas. Quinto segmento com poucas cerdas ligeiramente longas na superfície dorsal. Quarto segmento com poucas cerdas longas dispersas na superfície dorsal.

Terceiro segmento desarmado com ou sem espinho na margem ventro-distal. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2-2/3 vezes a margem distal do quarto segmento, terminando em um agudo espinho distal. Margem mesial coberta de uma fileira de cerdas. Primeiro segmento sem espinho latero-distal. Acículos antenais longos e curvados, atingindo além da base do quinto segmento antenal, armado com um afinado espinho no extremo distal. Margem mesial com um tufo de cerdas longas. Flagelo antenal longo, com numerosos segmentos, com cerdas diminutas por segmento.

Maxilípodo I com endopoditos longos, quase do mesmo comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados parcial ou totalmente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata desenvolvida com 10-12 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos subretangular com uma pequena projeção distal.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, curto e largo, comprimento 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito robusto, com dátilo curto e levemente menor do que o dedo fixo, formando um hiato entre o dátilo e o dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo armada de espinhos curtos e densamente cobertos de cerdas. Face cortante do dátilo com pequenos dentes córneos, terminados em uma unha quitinosa. Face cortante do dedo fixo com 2-3 dentes calcários desiguais, terminado em uma ponta calcária. Palma ovalada e robusta, com 4-5 fileiras de espinhos pequenos na superfície dorsal. Palma, dedo fixo e dátilo consideravelmente amplos e robustos, de forma convexa, cobertos densamente com tufo de cerdas longas. Carpo longo e subtriangular, 2/3 vezes maior do que o comprimento do mero, superfície dorsal robusta, margem dorso-mesial com 2-3 espinhos finos, superfície dorsal com tubérculos irregulares aplanados, cobertos de tufo de cerdas longas, margem dorso-lateral com tubérculos espinhosos e com tufo de cerdas. Mero delgado e subretangular, armado com tubérculos aplanados. Isquio pequeno e liso, com diminutos tubérculos na margem ventro-mesial.

Quelípodo esquerdo pequeno e delgado, com dátilo e dedo fixo fortemente convexas. Dátilo longo, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que dedo fixo, formando um hiato. Superfície dorsal do dátilo coberta de cerdas curtas e

armada com pequenos espinhos, margem dorso-mesial com pequenos espinhos dispostos irregularmente. Face cortante do dátilo com uma fileira de pequenos dentes córneos terminando em uma unha. Palma e dedo fixo cobertos de pequenas cerdas curtas, palma curta, $1/2$ a $1/3$ vez o comprimento do carpo, com pequenos espinhos dispostos de forma irregular, margem lateral levemente reta e desarmada, margem mesial arredondada armada com fortes espinhos dispostos longitudinalmente. Face cortante do dedo fixo, com uma fileira de pequenos dentes calcários, terminado em uma unha, margem dorso-lateral com pequenos espinhos cobertos de cerdas longas, margem dorso-mesial com pequenos espinhos. Carpo curto e subtriangular, $1/3$ vez o comprimento do mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com uma fileira de espinhos, margem dorso-distal com 3-5 espinhos agudos, superfície dorsal armada com espinhos de diferentes tamanhos dispersos irregularmente e coberta de cerdas. Mero subtriangular longo, superfície dorsal com tufo de cerdas, margem dorsal-distal com 2-3 espinhos agudos, margem ventral com 2 espinhos grandes e com longas cerdas. Isquio desarmado e com cerdas longas.

Pereiópodos II e III similares com dátilos curtos, menos de $1/3$ do comprimento dos própodos, o segundo levemente mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e ligeiramente curvados ventralmente, terminados em uma unha córnea, margem dorsal coberta de cerdas longas, margem lateral lisa, margem ventral com uma fileira de espinhos córneos. Superfície dorsal com várias cerdas longas. Própodos delgados e longos, do mesmo tamanho ou levemente menor do que o comprimento do carpo, terminando em uma longa unha quitinosa, superfície dorsal com cerdas longas, margem ventral com 6 espinhos e com cerdas medias. Carpo pequeno, $1/2$ a $2/3$ vezes mais curto do que o mero, superfície dorsal com algumas cerdas longas. Mero longo, com margem dorsal e ventral com uma fileira de cerdas longas. Isquio curto, desarmado e com poucas cerdas longas na margem dorsal e ventral.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular a semicircular desarmado.

Pereiópodo IV subquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo curvado e pouco desenvolvido, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo, com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodo com 3-4 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V semiquelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos levemente cobertas com cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅) e com longas cerdas em toda sua estrutura, pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V pequeno e rudimentar, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado, quase retangular, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores curtos e arredondados, sem cerdas laterais. Lobos posteriores retos, quase do mesmo tamanho, separados por uma pequena fenda reta. Margens terminais retos, cada um armado com uma fileira de múltiplos dentículos calcários. Margens laterais com dentículos, sem cerdas.

Localidade Tipo:

Porto Rico (18° 15' N).

Distribuição:

Presente desde o Sul da Florida, em águas caribenhas, desde Porto Rico, Venezuela até Colômbia, em águas rasas e na zona entre maré (LEMAITRE *et al.*, 1982).

Figura 18. *Pagurus marshi* Benedict, 1901. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 4 mm (D).

Pagurus meloi* Lemaitre & Cruz Castaño, 2004*Figura 19A-F**

Pagurus meloi Lemaitre & Cruz Castaño, 2004: p. 71-82.—MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Material examinado:

COSTA RICA — Pacífico Leste — R/V Urraca, CR-33, 09° 47.219' N - 85° 29.002' W, id.,
R. Lemaitre, col., H. Bracken *et al.*, 16/jul/2005 — 1 exemplar (CC: 2.86 mm): 1 ♂,
(ULLZ 9445).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas com uma pequena depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subovais a subtriangulares, armadas com um agudo e pequeno espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa. Rostro levemente redondo ou obsoleto, não ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares curtos, não ultrapassando o comprimento do escudo, delgados e estilizados, superfície dorso-mesial com tufo de cerdas. Córneas fortemente dilatadas com borda anterior arredondada. Acúculos oculares curtos subtriangulares, com um espinho submarginal, separados na base por aproximadamente a metade da largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acúculos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente 2/3 vezes o comprimento de último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo de cerdas longas. Penúltimo segmento com poucas a escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, ultrapassando 1/2 vez as córneas e menores do que os pedúnculos oculares. Quinto segmento com poucos tufo de cerdas na superfície dorsal. Quarto segmento com poucas cerdas dispersas na superfície dorsal. Terceiro segmento armado com ou sem espinho na margem ventro-distal. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2-2/3 vezes a margem distal do quarto segmento, terminando em um agudo espinho distal, margem dorso-distal com um pequeno espinho. Primeiro segmento desarmado, sem espinho latero-distal. Acúculos antenais longos, ultrapassando a ponta das córneas, e quase atingindo a margem

distal do quinto segmento antenal, armado com um espinho no extremo distal. Margem mesial com cerdas dispersas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito com numerosos segmentos, sem cerdas ou com diminutas cerdas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos longos, ultrapassando o comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados totalmente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, base com dois espinhos. Isquio com crista dentata desenvolvida com 10-13 dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos subcircular, sem projeção e coberto de longas cerdas.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biseriais.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, curto e largo, comprimento menor a 1/2 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo curto, 2/3 vezes menor do que a palma e levemente ultrapassando pelo dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo coberta de cerdas longas. Face cortante do dátilo com amplos dentes córneos e vários dentes pequenos no extremo distal, terminados em uma ponta calcária. Face cortante do dedo fixo com 2-3 dentes calcários desiguais, terminado em uma ponta calcária. Palma, dedo fixo e dátilo densamente cobertos de cerdas longas. Palma robusta e de forma convexa, suboval a redondeada, margens laterais arredondados, sem armadura. Carpo mais curto do que o mero, e mais longo do que a palma, superfície dorsal subtriangular e levemente alta na margem dorso-mesial, superfície dorsal com pequenos tubérculos aplanados, margem dorso-lateral levemente espinhoso e com tufo de cerdas longas. Mero subretangular armado com amplas estrias na superfície dorsal. Isquio com cerdas longas dispersas.

Quelípodo esquerdo consideravelmente alongado e estreito, ultrapassando em 1/2 vez o comprimento da palma, com dátilo e dedo fixo retos. Dátilo longo, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento da palma e levemente menor do que o comprimento do dedo fixo. Superfície dorsal do dátilo coberta de longas cerdas. Face cortante do dátilo com uma fileira de lâminas afinadas de dentes córneos terminando em uma unha. Palma e dedo fixo densamente cobertos de cerdas longas, palma curta, 1/3 vez o comprimento do carpo, margem lateral e mesial arredondado. Face cortante do dedo fixo com lâminas afinadas de dentes calcários, terminado em uma unha. Carpo longo, subtriangular aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com tubérculos irregulares dispersos em toda a

superfície, margem dorso-distal com 2 espinhos agudos. Mero subtriangular longo, superfície dorsal com estrias e tufo de cerdas.

Pereiópodos II e III similares e de igual comprimento, com dátilos longos, 2/3 vezes maiores do que o comprimento dos própodos. Dátilos delgados e ligeiramente curvados ventralmente, terminados em uma unha córnea, margem dorsal e lateral lisa, margem ventral com uma fileira de cerdas curtas. Própoditos delgados e longos, excedendo em 1/2 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com linha de cerdas longas, margem ventral lisa. Carpo pequeno, 1/2 a 2/3 vezes mais curto do que o mero, superfície dorsal coberta por cerdas longas, margem dorso-distal com um espinho agudo. Mero longo, com margem dorsal com cerdas longas, margem ventral lisa. Isquio longo e delgado, poucas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular a arredondado, desarmado e coberto com longas cerdas.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo longo e levemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodito com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodito com uma linha de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodito estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subcircular e bilobulado com algumas cerdas nas margens distais.

Machos com margens das aberturas dos gonóporos levemente cobertos de cerdas.

Pleópodos ímpares nos machos, com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado a retangular, superfície dorsal com escassas cerdas dispersas. Lobos anteriores curtos e levemente arredondados, margens laterais com cerdas longas. Lobos posteriores quase do mesmo tamanho e levemente assimétricos e oblíquos, separados por uma ampla fenda reta em forma de U invertida. Margens terminais levemente oblíquos, cada um armado com uma fileira de longos e fortes espinhos calcários,

com 2-4 espinhos usualmente fortes intercalados com pequenos espinhos. Margens laterais armados com 2-4 espinhos pequenos, cobertos com cerdas longas.

Localidade Tipo:

Costas do Pacífico da Colômbia.

Distribuição:

Espécie distribuída desde Bahia Humboldt, perto do Panamá, até o Buenaventura na Colômbia, encontrada a profundidades de 65 a 295 m (LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004). Também coletada na Costa Rica.

Figura 19. *Pagurus meloi* Lemaitre & Cruz Castaño, 2004. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-C, E-F) e 3 mm (D).

Pagurus perlatus* H. Milne Edwards, 1848*Figura 20A-F**

Pagurus perlatus H. MILNE EDWARDS, 1848 p. 60.— RETAMAL, 1981: p. 50.— BOSCHI, 2000: p. 106.— GUZMÁN, 2004: p. 131.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 79.— IANNACONE & ALVARIÑO, 2005: p. 139-143.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.
Bernhardus obesocarpus DANA, 1852: p.445.
Eupagurus obesocarpus ALCOOK, 1905: p. 180.
Pagurus obesocarpus RATHBUN, 1910: p. 597.

Material examinado:

CHILE, Antofagasta — Mejillones, jan/2010, id., G. Guzmán, col., G. Guzmán — 9 exemplares (CC: 5.57 – 9.53 mm): 7 ♂, 2 ♀, (MUAP-CD 0339).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas, com um pequena depressão, margem posterior truncada. Projeções laterais subcirculares, desarmadas sem espinho distal. Superfície dorsal do escudo lisa. Rostro arredondado a triangular, sem espinho no extremo apical, ultrapassando as projeções laterais as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares curtos, de igual largo em toda sua extensão, não ultrapassando 1 vez o comprimento do escudo, robustos e cilíndricos, superfície dorso-mesial lisa sem cerdas. Córneas dilatadas com borda anterior arredondada. Acículos oculares curtos subtriangulares, com um espinho submarginal, separados na base por pouco mais da metade da largura basal total de um acículo. Superfície dorsal dos acículos fortemente côncava.

Pedúnculos antenulares curtos, levemente menores do que os pedúnculos oculares, aproximadamente 1/3 vez o comprimento de último segmento dos pedúnculos antenulares. Último e penúltimo segmento lisos sem cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, maiores do que os pedúnculos oculares, ultrapassando 2/3 vezes as córneas. Quinto e quarto segmento liso, com algumas diminutas cerdas na superfície dorsal. Terceiro segmento desarmado sem espinho na margem ventro-distal e com um tufo de cerdas. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em um agudo espinho distal, Margem mesial coberta de uma fileira de cerdas longas. Primeiro segmento sem espinho latero-distal e com um pequeno espinho disto-ventral. Acículos antenais longos, não atingindo a ponta das córneas e ultrapassando em menos de 2/3 vezes o

comprimento do quinto segmento antenal, desarmado sem espinho no extremo distal, margem mesial com um tufo de cerdas. Flagelo antenal longo, com numerosos segmentos amplos, cada um com uma cerda diminuta a cada lado por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos largos, menor do que o comprimento dos exópoditos, segmento basal dos exópoditos largo e amplo. Maxilípodos II com base-isquio fusionados totalmente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata desenvolvida com 8-10 grandes dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e estilizado, comprimento 1/3 vez o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo longo, de igual comprimento do que o dedo fixo, superfície dorsal do dátilo com grânulos e alguns tufo de cerdas curtas perto da face cortante. Face cortante do dátilo com amplos dentes córneos e vários dentes pequenos intercalados, terminados em uma ponta calcária. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários desiguais, terminado em uma ponta calcária. Palma, dedo fixo e dátilo de forma convexa, armados de numerosos grânulos de diferentes tamanhos cobrindo toda a face dorsal. Carpo longo, do mesmo comprimento do que o mero, superfície dorsal robusta e coberta de grânulos de diferentes tamanhos, margem dorso-mesial com uma fileira de pronunciados grânulos, margem dorso-lateral com grânulos menores. Mero subretangular, superfície dorsal com estrias amplas, superfície ventral com armada com tubérculos cônicos pequenos. Isquio pequeno, superfície dorsal lisa, superfície ventral com alguns tubérculos cônicos pequenos.

Quelípodo esquerdo pequeno alongado e um pouco mais estreito do que o direito, com dátilo e dedo fixo convexos. Dátilo longo, ultrapassando 1/3 vez o comprimento da palma e de igual comprimento do que dedo fixo, formando um hiato basal. Superfície dorsal do dátilo armado com pequenos grânulos e com tufo de cerdas longas, superfície ventral com densos tufo de cerdas longas. Face cortante do dátilo com uma fileira de cerdas espinhosas curtas terminando em uma forte unha quitinosa. Palma e dedo fixo armados com grânulos de diferentes tamanhos, com tufo de cerdas longas na superfície dorso-lateral, palma curta, 1/3 vez o comprimento do carpo, com grânulos grandes dispostos irregularmente, margem lateral e mesial arredondado, com grânulos. Face cortante do dedo fixo com 10-12 dentes calcários fortes, com cerdas espinhosas curtas, terminado em uma forte unha, margem dorso-lateral

com alguns tufo de cerdas longas, margem dorso-mesial com grânulos. Carpo longo, subtriangular aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial e dorso-lateral com tubérculos irregulares com pequenos tufo de cerdas curtas, margem dorso-distal com tubérculos agudos, superfície dorsal armada com grânulos pequenos e tubérculos cônicos dispersos irregularmente. Mero subtriangular longo, superfície dorsal lisa, margem dorso-distal com pequenas cerdas finas.

Pereiópodos II e III longos e similares, ultrapassando em $1/3$ vez o extremo distal de quela direita, com dátilos longos, $1/3$ maiores do que o comprimento dos própodos, o segundo levemente mais curto do que o primeiro. Dátilos delgados e ligeiramente curvados ventralmente, terminados em uma forte e curta unha quitinosa, margem dorsal com 2-3 fileiras de tubérculos cônicos, cobertos de cerdas espinhosas curtas, margem lateral externa com uma fenda longitudinal, com alguns tubérculos planos dispersos irregularmente, margem lateral interna com uma fenda longitudinal, armada com uma fileira de espinhos curtos dispostos a cada lado da fenda, margem ventral com uma fileira de pequenos espinhos, superfície dorsal com cerdas espinhosas curtas na parte mais distal. Própodos delgados e longos, excedendo em $1/3$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal e ventral com tubérculos arredondados e irregulares. Carpo pequeno, $1/2$ a $2/3$ vezes mais curto que o mero, superfície dorsal e ventral com tubérculos aplanados e irregulares dispersos. Mero longo, com margem dorsal e ventral com tubérculos aplanados dispersos. Isquio longo, desarmado e com algumas cerdas longas na margem dorso-distal.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos amplo, subcircular com poucas cerdas curtas no extremo.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátalo longo e levemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodo com 3-4 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos levemente cobertas com cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos longos e unirremes (pl_3-pl_5). Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl_2-pl_5), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, endópodo longo e exópodo 1/3 menor e largo, pleópodo V pequeno, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com cerdas grossas na margem interna. Telso quadrado a subretangular, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores curtos, subcirculares com cerdas laterais longas. Lobos posteriores simétricos e retos, separados por uma pequena e estreita fenda reta. Margens terminais retos ou ligeiramente oblíquos, cada um armado com uma fileira de 5-7 longos e finos espinhos calcários, com 3-5 espínulos. Margens laterais com poucas cerdas simples e longas.

Localidade Tipo:

Costas do Chile.

Distribuição:

Oceano Pacífico, desde Ilha de São Lorenzo (12° S) no Peru até o Chile (até Valdivia 39° 38' S) (HAIG, 1955).

Figura 20. *Pagurus perlatus* H. Milne Edwards, 1848. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A, C, E-F), 3 mm (B) e 4 mm (D).

Pagurus provenzanoi* Forest & de Saint Laurent, 1968*Figura 21A-F**

Pagurus provenzanoi FOREST & de SAINT LAURENT, 1968: p. 118.— FAUSTO-FILHO, 1970b: p. 71.— 1974: p. 10.— COELHO & RAMOS, 1972: p. 164.— SCELZO & BOSCHI, 1973: p. 214.— MCLAUGHLIN, 1974: p. 41.— 1975: p. 371.— MARKHAM, 1975: p. 256.— 1978: p. 103.— SÁNCHEZ & CAMPOS, 1978: p. 44.— LEMAITRE *et al.*, 1982: p. 672.— COELHO & RAMOS-PORTO, 1985: p. 40.— RIEGER, 1998: p. 415.— MELO, 1999: p. 134.— BOSCHI, 2000: p. 106.— NUCCI & MELO, 2007: p. 57.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 34.

Material examinado:

BRASIL, Espírito Santo — Vitória, Ilha Galheta, — 1 exemplar (CC: 3.73 mm): 1 ♂ (MZUSP 12912).

BRASIL, Santa Catarina — Porto Belo, — 1 exemplar (CC: 2.17 mm): 1 ♂ (MZUSP 13808).

BRASIL, Alagoas — Ponta Verde — 2 exemplares (CC: 2.24 – 3.60 mm): 2 ♂ (MZUSP 13897).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo mais longo do que largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais levemente côncavo, margens antero-laterais inclinadas com uma incipiente depressão lateral, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares a obtusas, armados de um diminuto espinho terminal. Superfície dorsal do escudo lisa, usualmente com tufo de cerdas curtas formando linhas no escudo. Rostro obtuso a subtriangular, sem projeção angular espinhosa distal, não ultrapassando as projeções laterais, as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares longos, 2/3 vezes o comprimento do escudo, largo na base, delgados e cilíndricos, superfície dorsal desprovida de cerdas ou espinhos. Córneas fortemente dilatadas e levemente mais largas 1/4 vezes o comprimento dos pedúnculos oculares. Acículos oculares longos subtriangulares, com múltiplos espinhos agudos, 5-6 marginais ou submarginais, separados na base por aproximadamente um pouco menos da metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos côncava.

Pedúnculos antenulares longos, atingindo ou ultrapassando os pedúnculos oculares, por aproximadamente menos de 1/2 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com escassas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo pequeno de cerdas. Penúltimo segmento sem cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos de igual comprimento do que os pedúnculos antenais, Quinto e quarto segmento com escassas cerdas curtas na superfície dorsal. Terceiro segmento com tufo de cerdas na margem ventro-distal. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, não atingindo por 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em dois pequenos espinhos. Primeiro segmento armado, com espinho latero-distal. Acúculos antenais longos e curvados, menos da metade do comprimento do quinto segmento antenal. Acúculos antenais armados com um espinho no extremo distal, margem mesial com cerdas curtas espalhadas. Flagelo antenal longo, com numerosos segmentos, cada um com 2-4 pequenas cerdas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos longos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados completamente. Maxilípodos III com base-isquio não fusionados, base com um pequeno espinho, isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 10-13 pequenos dentes córneos e dois dentes acessórios. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e subretangular com projeção aguda na margem dorso-distal.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, longo e robusto, comprimento de 1/2 vez o tamanho do quelípodos esquerdo. Quelípodos direito com dátilo levemente mais curto do que a palma, ultrapassado levemente pelo dedo fixo, formando um delgado hiato entre o dátilo e o dedo fixo. Face cortante do dátilo com um forte e amplo dente córneo e vários pequenos dentes calcários. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários desiguais e pequenos, terminando em uma ponta calcária. Palma longa, larga e convexa, coberta de espinhos dispostos irregularmente, espinhos maiores na margem dorso-mesial e dorso-lateral. Carpo levemente mais longo do que o mero, superfície dorsal com espinhos dispersos, margem dorso-mesial e dorso-lateral com fileira de fortes e longos espinhos. Mero subtriangular curto, armado com espinhos pequenos, sendo mais proeminentes na margem distal. Isquio liso, com cerdas curtas na margem distal.

Quelípodos esquerdo alongado, com dátilo e dedo fixo levemente curvados ventralmente. Dátilo 2 vezes mais longo do que a palma. Face cortante do dátilo com uma fileira de pequenos dentes córneos cobertos de cerdas espinhosas curtas, terminando em unhas que se cruzam quando se fecham. Palma convexa, elevada na linha media, com tubérculos cônicos estendendo-se longitudinalmente desde o dedo fixo em forma irregulares, superfície

dorsal coberta de tufos de cerdas curtas, margem lateral com cerdas longas. Carpo aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-distal com forte espinho, superfície dorsal armada de tubérculos espinhosos. Mero subtriangular, margem dorsal com tubérculos espinhosos.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos curtos, $1/3$ menores do que o comprimento dos própodos, o segundo mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e fortemente curvados ventralmente, terminados em uma forte unha córnea, levemente mais curto do que os própodos, margem dorsal e ventral com uma fileira de 6-7 espinhos pequenos cobertos de cerdas longas. Própodos robustos e longos, excedendo em $1/3$ a $1/2$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal e ventral com incipientes tubérculos cobertos de cerdas longas. Carpo curto, $1/2$ vez menor do que o mero, margem dorso-distal com forte espinhos distal, superfície dorsal coberta de pequenos espinhos irregulares. Mero com margem dorsal e ventral coberto de pequenos tubérculos. Isquio pequeno, com poucas cerdas longas na margem dorso-distal e margem ventral.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular desarmado.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo coberto de cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátilo longo e levemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com 4-5 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos simétrico e bilobulado.

Machos com gonóporos pares, margens das aberturas dos gonóporos parcialmente cobertas por tufos de cerdas.

Pleópodos ímpares nos machos com 3 pleópodos birremes (pl_3-pl_5), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado a retangular, superfície dorsal lisa. Lobos anteriores lisos sem cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares, separados por uma pequena e profunda fenda reta, margens terminais levemente assimétricos, lóbulo

posterior esquerdo um pouco mais longo do que o direito, cada um armado com uma fileira de 4-5 dentes córneos.

Localidade Tipo:

Recife (8°25'S).

Distribuição:

Ampla distribuição no Atlântico Ocidental, desde Bermuda, Flórida, Antilhas, América Central, Colômbia, Venezuela, Brasil (desde Fernando de Noronha e Pernambuco até o Rio Grande do sul) até Uruguai. No Brasil é encontrada em profundidades até 100 metros (NUCCI *et al.*, 2003).

Figura 21. *Pagurus provenzanoï* Forest & de Saint Laurent, 1968. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-F).

Pagurus vetaultae* Haig & McLaughlin, 1991*Figura 22A-F**

Pagurus vetaultae HAIG & MCLAUGHLIN, 1991: p. 425.— BOSCHI, 2000: p. 106.— LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004: p. 79.— MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 32.

Material examinado:

COSTA RICA, Guanacaste — Isla Murciélago, id., R. Vargas, col., R. Heard *et al.*, 07/mai/1999 — 6 exemplares (CC: 0.79 – 1.71 mm): 5 ♂ e 1 ♀ (MZUCR 2296-23).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas. Escudo aproximadamente tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais subtriangulares e arredondadas, desarmadas sem um pequeno espinho terminal. Superfície dorsal do escudo lisa, com escassos tufo de cerdas curtas. Rostro arredondado a obsoleto, sem projeção angular espinhosa distal, não ultrapassando as projeções laterais, as quais são pouco proeminentes.

Pedúnculos oculares bastante longos, 1/3 a 2/3 vezes o comprimento do escudo, delgados e cilíndricos, superfície dorsal desprovida de cerdas ou espinhos. Córneas ligeiramente dilatadas. Acículos oculares curtos subretangulares, com múltiplos espinhos 3-4 agudos marginais ou submarginais, separados na base por aproximadamente a metade da largura basal de um acículo. Superfície dorsal dos acículos debilmente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente menos de 1/2 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com um tufo de cerdas. Penúltimo segmento com poucas cerdas dorsais espalhadas.

Pedúnculos antenais longos ultrapassando as córneas em 1/2 vez o comprimento do último segmento antenal. Quinto e quarto segmento com escassas cerdas curtas na superfície dorsal. Terceiro segmento com cerdas na margem ventro-distal, as vezes armado com um pequeno espinho. Segundo segmento simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, ultrapassando em 1/2 vez a margem distal do quarto segmento, terminando em um agudo espinho. Primeiro segmento armado, com espinho latero-distal. Acículos antenais curtos e curvados, menos da metade do comprimento do quinto segmento antenal. Acículos antenais armados com um pequeno espinho no extremo distal. Margem mesial com poucas

cerdas longas dispersas. Flagelo antenal longo, ultrapassando o quelípodo direito estendido, com numerosos segmentos, cada um com 2-3 pequenas cerdas por segmento.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, segmento basal do exopódito estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionado completamente. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, base com um pequeno espinho. Isquio com crista dentata bem desenvolvida armada por 8-9 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmado. Esternito dos terceiros maxilípodos largo e subretangular com projeção aguda.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, curto e robusto, comprimento de 2 vezes o tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo mais curto do que a palma, não ultrapassado o dedo fixo, formando um leve hiato entre o dátilo e o dedo fixo. Face cortante do dátilo com 1-2 fortes dentes calcários e vários pequenos dentes calcários, terminando em uma pequena unha distal. Face cortante do dedo fixo com 1-5 fortes dentes calcários desiguais, com pequenos dentes calcários intercalados, terminando em uma ponta calcária. Superfície dorsal com fileira de pequenos espinhos e tufos de cerdas longas. Palma longa, robusta e convexa, coberta de pequenos espinhos em toda a face dorsal dispostos em 2-3 fileiras cobertos de longas cerdas. Carpo levemente mais curto do que o mero, superfície dorsal robusta e coberta de pequenos espinhos coberta de tufos de cerdas longas, superfície ventral arredondada, margem dorso-mesial com uma linha de 3-4 espinhos, margem dorso-lateral com fileira de espinhos médios, face lateral e mesial com cerdas longas dispersas. Mero subtriangular armado com pequenos espinhos ou tubérculos e poucos tufos de cerdas, margem dorso-distal com um pequeno espinho, margem ventro-mesial desarmada e margem ventro-lateral armada com uma fileira de espinhos. Isquio quase liso, com poucos e diminutos espinhos.

Quelípodo esquerdo alongado e estreito, com dátilo e dedo fixo levemente curvados ventralmente. Dátilo mais longo do que a palma e igual comprimento do que o dedo fixo, formando um proeminente hiato. Face cortante do dátilo com uma fileira de pequenos dentes córneos cobertos de cerdas espinhosas curtas, terminando em fortes unhas que se cruzam quando se fecham, superfície dorsal coberta com tufos de cerdas longas. Palma curta, convexa e alta na zona média, 1/2 vez o comprimento do carpo, com espinhos irregulares estendendo-se desde o dedo fixo em forma longitudinal, margem ventral com linha de espinhos pequenos, face dorso-lateral pronunciada e arredondada, margem dorso-mesial armada de espinhos

curtos e coberto de cerdas longas. Carpo levemente mais curto do que o mero, margem dorso-medial e dorso-lateral com fortes espinhos cobertos por tufo de cerdas longas, superfície dorsal armada de espinhos pequenos e irregulares. Mero subtriangular, margem dorsal com tufo de cerdas longas e 1-2 espinhos na margem distal, margem ventral e lateral com fileira de espinhos pequenos cobertos de tufo de cerdas longas.

Pereiópodos II e III similares, com dátilos longos, ligeiramente 1/2 vez maiores do que o comprimento dos própodos. Dátilos delgados e fortemente curvados ventralmente, terminados em uma forte e longa unha córnea, margem dorsal e lateral coberta de cerdas longas, margem ventral com cerdas longas e 6-8 cerdas espinhosas. Própodos robustos e longos, excedendo em 1/2 a 1/3 vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com cerdas longas, superfície ventral com cerdas longas, terminadas em um forte espinho disto-ventral. Carpo pequeno, 2/3 vezes mais curto do que o mero, margem dorso-medial com tufo de cerdas longas, margem dorso-distal terminado em um espinho agudo, superfície dorsal, lateral e ventral com tufo de cerdas longas. Mero com margem dorsal e ventral coberto tufo de cerdas longas. Isquio com cerdas longas na margem dorsal e ventral.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subretangular a subcircular desarmado.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas, margem ventral do carpo liso. Dátalo longo e fortemente curvado, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com finas e longas cerdas. Raspador do própodo com 4-5 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico, subcircular e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos parcialmente cobertas por tufo de cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V reduzido, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo com longas cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado a retangular, superfície dorsal lisa. Lobos anteriores com longas cerdas laterais. Lobos posteriores subretangulares e levemente oblíquos, separados por uma marcada fenda reta. Margens terminais simétricas, cada um armado com uma fileira de dentículos córneos, grossos no extremo e com 4-6 dentes usualmente fortes.

Localidade Tipo:

Venecia Cove, México.

Distribuição:

Espécie distribuída desde Venecia Cove, próximo a San Carlos e Guaymas, Sonora, México (HARVEY & MCLAUGHLIN, 1991).

Figura 22. *Pagurus vetaultae* Haig & McLaughlin, 1991. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípodo direito (vista dorsal); C, Quelípodo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-D, F) e 1/2 mm (E).

Pagurus villosus* (Nicolet, 1849)*Figura 23A-F**

Pagurus villosus NICOLET, 1849: p. 188.— RATHBUN, 1910: p. 598.— PORTER, 1935: p. 137.— 1936a: p. 153.— 1936b: p. 339.— HAIG, 1955: p. 25.— GORDAN, 1956: p. 337.— HAIG, 1968: p. 21.— DEL SOLAR, 1972: p. 24.— RETAMAL & YAFIEZ, 1973: p. 7.— BALL & HAIG, 1974: p. 102.— HAIG, 1974: p. 130.— MCLAUGHLIN & HAIG, 1993: p. 65.— BOSCHI, 2000: p. 106.— GUZMÁN, 2004: p. 131. MCLAUGHLIN *et al.*, 2010: p. 33.

Eupagurus villosus STIMPSON, 1858: p. 237.

?*Pagurus villosus* ALCOCK, 1905: p. 170.

?*Pagurus benedicti* RATHBUN, 1910: p. 557-597.

Material examinado:

PERU, Pisco — Bahía Independência, Isla La Vieja, Reserva Nacional Paracas, 14°17'05" S - 76°11'48" W, 27/abr/2003, col. M., Quiñe — 3 exemplares (CC: 1.58 – 1.63 mm): 2 ♂ e 1 ♀ (CCDB 1610).

CHILE, Iquique — Playa Huayquique, id., G. Guzmán, col., G. Guzmán — 20 exemplares (CC: 1.32 – 1.63 mm) : 12 ♂ e 8 ♀, (MUAP-CD 0152).

CHILE, Valparaíso — Punta de Tralca, 33°25'45" S - 71°41'50" W, sem data, col., L.M. Pardo — 1 exemplar (CC: 1.28 mm): 1 ♂, (CCDB 3137).

CHILE, Valparaíso — Punta de Tralca, 33°25'45" S - 71°41'50" W, set/2003, col., L.M. Pardo — 3 exemplares (CC: 1.23 – 1.70 mm): 3 ♂, (CCDB 3407).

CHILE, Región de los Ríos — Valdivia, La Misión, 39°49'18" S - 73°15'48" W, set/ 2005, col., L.M. Pardo — 3 exemplares (CC: 1.62 – 1.98 mm): 3 ♂, (CCDB 1808).

CHILE, Región de los Ríos — Valdivia, Bahía Corral, 39°53'04" S - 73°26'04" W, sem data, col., L.M. Pardo — 3 exemplares (CC: 1.22 – 1.67 mm): 3 ♂, (CCDB 2407).

Descrição:

Escudo cefálico bem calcificado, com linhas cervicais e transversais bem desenvolvidas, sendo as linhas cervicais mais notórias. Escudo aproximadamente tão longo como largo, margem anterior entre o rostro e as projeções laterais côncavas, margens antero-laterais retas e inclinadas, margem posterior truncada. Projeções laterais obtusas ou subtriangular arredondadas, sem espinho distal, as vezes com um imperceptível espinho. Superfície dorsal do escudo quase lisa, com poucas cerdas dispersas. Rostro levemente triangular ou obsoleto, ultrapassando as projeções laterais.

Pedúnculos oculares longos, mais largos na base, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento do escudo, delgados e cilíndricos, superfície dorso-mesial com tufo de cerdas.

Córneas levemente dilatadas com borda anterior arredondada. Acúculos oculares subovais e longos, com um espinho submarginal, separados na base por aproximadamente 2 vezes a largura basal total de um acúculo. Superfície dorsal dos acúculos levemente côncava.

Pedúnculos antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, aproximadamente 1/2 vez o comprimento do último segmento dos pedúnculos antenulares. Último segmento com poucas cerdas dorsais, margem dorso-distal com uma fileira de cerdas curtas. Penúltimo segmento com escassas cerdas dorsais.

Pedúnculos antenais longos, ultrapassando em 1/3 vez o comprimento dos pedúnculos oculares. Quinto e quarto segmento com tufo de cerdas longas na superfície dorsal. Terceiro segmento desarmado, com ou sem espinho na margem ventro-distal. Segundo segmento antenal simples, formando um ângulo distal em posição dorso-lateral, atingindo por 1/3-1/2 vez a margem distal do terceiro segmento, terminando em um agudo espinho distal. Margem lateral e mesial coberta de longas cerdas. Primeiro segmento com pequeno espinho latero-distal e um pequeno espinho disto-ventral. Acúculos antenais longos e subtriangulares, quase atingindo a ponta das córneas, armado com dois espinhos no extremo distal. Margem mesial com um tufo de cerdas longas. Flagelo antenal longo, ultrapassando a quela direita estendida, com numerosos segmentos, cada um com pares de cerdas curtas.

Maxilípodos I com endopoditos curtos, segmento basal dos exópoditos estreito. Maxilípodos II com base-isquio fusionados parcial. Maxilípodos III com base-isquio fusionados parcialmente, isquio com crista dentata desenvolvida com 10-12 pequenos dentes córneos e um dente acessório. Mero e carpo desarmados. Esternito dos terceiros maxilípodos subretangular sem projeção.

Brânquias constituídas por 11 pares, 10 artrobrânquias e 1 pleurobrânquia. Filamentos branquiais biserials.

Quelípodos desiguais, direito bem desenvolvido, curto e largo, comprimento 1/2 do tamanho do quelípodo esquerdo. Quelípodo direito com dátilo curto, 1-2 vezes menor do que a palma, não ultrapassando o comprimento do dedo fixo. Dedo fixo e dátilo formando um fino hiato quando se fecham. Superfície dorsal do dátilo armada de espinhos pequenos os que são densamente cobertos por cerdas longas. Face cortante do dátilo com diminutos dentes córneos e um forte dente proximal, terminando em uma unha quitinosa. Face cortante do dedo fixo com dentes calcários desiguais e largos, terminado em uma unha quitinosa. Palma, dedo fixo e dátilo consideravelmente amplos e robustos, de forma convexa, armados de numerosos espinhos curtos em toda a face dorsal. Carpo levemente mais curto e largo do que o mero,

superfície dorsal robusta e subtriangular, margem ventral robusto e arredondado, margem dorso-mesial com duas fileiras de fortes espinhos, superfície dorsal com espinhos médios, margem dorso-lateral levemente espinhoso e com tufo de cerdas longas. Mero subtriangular armado com 2-4 espinhos na margem distal cobertos de poucas cerdas longas, superfície ventral armada com vários espinhos e tubérculos pequenos, cobertos por longas cerdas. Isquio com uma linha de espinhos na margem ventro-mesial e ventro-lateral com numerosos espinhos pequenos e tubérculos amplos. Isquio desarmado.

Quelípodo esquerdo consideravelmente alongado e estreito, com dátilo e dedo fixo convexos. Dátilo longo, ultrapassando 2-3 vezes o comprimento da palma e de igual comprimento do que o dedo fixo, formando um hiato com fracos e com diversos espinhos. Superfície dorsal do dátilo coberta densamente de longas cerdas e armada com pequenos espinhos, margem dorso-mesial com uma fileira de espinhos. Face cortante do dátilo com uma fileira de diminutos dentes córneos terminando em uma unha. Palma, dátilo e dedo fixo armados de pequenos espinhos, densamente cobertos de cerdas curtas e longas, palma curta e alta na zona média, $1/2$ a $1/3$ vez menor do que o comprimento do carpo, com fortes espinhos dispostos em fileiras irregulares estendendo-se desde até quase a ponta do dedo fixo, margem ventro-mesial armado com 2-3 tubérculos espinhosos. Face cortante do dedo fixo com 2-3 dentes calcários fortes, terminado em uma forte unha, margem dorso-lateral com cerdas longas, margem dorso-mesial desarmada ou com diminutos espinhos. Carpo longo, subtriangular aproximadamente de igual comprimento do que o mero, margem dorso-mesial armado com 2-3 espinhos fortes, margem dorso-lateral e dorso-mesial com linhas de espinhos cobertos de longas cerdas dispersas. Mero subtriangular curto, superfície dorsal com cerdas longas, margem dorsal-distal com 1-2 espinhos agudos, margem ventro-mesial com linha de espinhos agudos. Isquio com fileiras amplamente separadas de pequenos espinhos, margem ventro-mesial com longas cerdas.

Pereiópodos II e III similares com dátilos longos, de igual comprimento ou levemente maiores do que os própodos, o segundo levemente mais longo do que o primeiro. Dátilos delgados e ligeiramente curvados ventralmente, terminados em uma forte e longa unha córnea, margem dorsal e lateral densamente coberta com tufo de cerdas longas, margem ventral com 6-8 espinhos córneos cobertos de rígidas e longas cerdas. Superfície dorsal densamente coberto de cerdas longas. Própodos delgados e longos, excedendo em $1/2$ vez o comprimento do carpo, superfície dorsal com tufo de cerdas longas, margem ventral com 2-3 espinhos curtos, margem distal com fileira de espinhos. Carpo pequeno, menos $1/2$ vez mais

curto do que o mero, superfície dorsal com tufos de cerdas longas, margem dorso-distal armado com um pequeno espinho. Mero largo, com margem dorsal e ventral coberto por tufos de cerdas longas. Isquio curto, com cerdas longas na margem dorsal e ventral.

Lóbulo anterior dos III pereiópodos subcircular a arredondado, desarmado sem projeção.

Pereiópodo IV semiquelado, margens dorsais do mero e carpo densamente coberto com cerdas longas, margem ventral do isquio e mero com cerdas longas. Dátilo longo e fortemente curvado ventralmente, com fileira de espinhos córneos, terminado em uma longa unha quitinosa no extremo. Própodo com superfície lateral externa com longas cerdas. Raspador do própodo com 3-4 linhas de escamas córneas.

Pereiópodo V quelado, superfície ventro-lateral do dátilo com fileira de pequenas escamas, raspador do própodo estendido posteriormente até quase a metade do segmento propodal.

Lóbulo anterior dos V pereiópodos assimétrico e bilobulado.

Machos e fêmeas com gonóporos pares, em fêmeas os gonóporos são lisos, sem cerdas. Margens das aberturas dos gonóporos dos machos levemente cobertas com cerdas.

Pleópodos ímpares em ambos os sexos, machos com 3 pleópodos birremes (pl₃-pl₅), ramo externo bem desenvolvido e endopoditos reduzidos. Fêmeas com 4 pleópodos birremes (pl₂-pl₅), pleópodos maiores do que os machos, com ambos os ramos bem desenvolvidos, pleópodo V pequeno, com ramo externo bem desenvolvido e interno reduzido.

Urópodos assimétricos, direito bastante reduzido, exópodo do urópodo esquerdo coberto densamente com cerdas grossas na margem interna. Telso subquadrado, superfície dorsal plana e lisa. Lobos anteriores curtos e redondos, sem cerdas laterais. Lobos posteriores oblíquos e assimétricos, separados por uma longa fenda reta em forma de U invertida. Margens terminais oblíquos, cada um armado com uma fileira de longos e finos dentes calcários, sendo os dos extremos mais longos e fortes. Margens laterais com denticulos dando um aspecto serrilhado às margens.

Localidade Tipo:

Não conhecida, Chile.

Distribuição:

Oceano Pacífico, desde Bahia de Sechura (5°33' S) no Peru, até Chiloé (41-42° S) no Chile; espécie encontrada até 40 metros de profundidade (HAIG, 1955; MCLAUGHLIN & HAIG, 1993).

Figura 23. *Pagurus villosus* Nicolet, 1849. A, Vista dorsal do escudo e apêndices cefálicos; B, Quelípedo direito (vista dorsal); C, Quelípedo esquerdo (vista dorsal); D, Segundo pereiópodo direito (vista lateral); E, Quarto pereiópodo direito (vista lateral); F, Telso e urópodos. Cerdas parcialmente omitidas. Barra de escala igual a 1 mm (A-D, F) e 1/2 mm (E).

5.2.2. Chave de identificação para as espécies sulamericanas do gênero *Pagurus*.

Com base nos dados, obtidos nas análises morfológicas, se propõe a seguir uma chave de identificação, que seja um guia para a determinação deste grupo particular de espécies do gênero *Pagurus*, com ocorrência na América do Sul.

- 1 Rostro não projetado, ou obsoleto. Pedúnculos oculares delgados, córneas pouco dilatadas, igual largo do que os pedúnculos oculares. Quelípodo direito, com as palmas cobertas de tubérculos e/ou espinhos. Raspador do própodo do quarto par de patas, com varias linhas de escamas.....2

Rostro projetado, ou triangular. Pedúnculos oculares robustos, córneas fortemente dilatadas, mais largas do que os pedúnculos oculares. Quelípodo direito com as palmas lisas ou escassamente armadas. Raspador do própodo do quarto par de patas, com uma linha de escamas.....9
- 2(1) Acículos oculares com dois ou mais espinhos, em um dos acículos.....3

Acículos oculares com só um espinho terminal.....7
- 3(2) Projeções laterais do escudo com um espinho.....4

Projeções laterais do escudo desarmadas.....5
- 4(3) Pedúnculos oculares, mais curtos do que os pedúnculos antenulares. Dátilo das pereiópodos mais longas do que os própodos.....*Pagurus leptonyx*

Pedúnculos oculares tão longos quanto os pedúnculos antenulares. Dátilo das pereiópodos mais curtas do que os própodos.....*Pagurus brevidactylus*
- 5(3) Largura da quela menor equivale à metade do comprimento da mesma. 6

Largura da quela menor, menos da metade de seu comprimento.*Pagurus vetaultae*

- 6(5) Margem dorso-distal do carpo do quelípodo maior, armado com um ou dois espinhos, palma com uma fileira dorso-mesial de pequenos espinhos
Pagurus lepidus
 Margem dorso-distal do carpo do quelípodo maior, armado com pelo menos três espinhos, palma com quatro ou mais fileiras de pequenos espinhos.
 Pagurus provenzano
- 7(2) Acículos antenais longos, atingindo as córneas e quase até o extremo distal do último segmento dos pedúnculos antenais. Pedúnculos oculares com escassos tufo de cerdas.....*Pagurus benedicti*
 Acículos antenais curtos, não atingem as córneas. Pedúnculos oculares com duas fileiras de tufo de cerdas..... 8
- 8(7) Acículos antenais simples. Primeiro segmento dos pedúnculos antenais com um espinho lateral externa. Largura máxima do quelípodo menor, menos da metade de seu comprimento.....*Pagurus criniticornis*
 Acículos antenais bífidos ou simples. Primeiro segmento dos pedúnculos antenais desarmado. Largura máxima do quelípodo menor mais da metade de seu comprimento..... *Pagurus villosus*
- 9(1) Acículos oculares com espinho subterminal (o espinho nasce por baixo da borda dos acículos). Quelípodos com superfície dorsal com grânulos ou lisa.
 10
 Acículos oculares com espinho terminal. Quelípodos com superfície dorsal espinhos.....*Pagurus marshi*
- 10(9) Córneas largas, mais do que os pedúnculos oculares, quase 50% mais largas do que a largura média dos pedúnculos. Acículos antenais simples ou no máximo

- bífidos.....11
- Córneas da mesma largura ou levemente menor do que os pedúnculos oculares.
Acículos antenais espinhosos.....18
- 11(10) Ambos os quelípodos e pereiópodos II e III, cobertos com grânulos pelo menos na periferia.....12
- Quelípodos e pereiópodos II e III sem granulações, quelas densamente cobertas de cerdas.....*Pagurus meloi*
- 12(11) Dátilo do quelípodo maior, até duas vezes o comprimento dos própodos.....13
- Dátilo do quelípodo maior, mais de duas vezes o comprimento dos própodos.....14
- 13(12) Margens dorsais dos pereiópodos armadas de tubérculos multicúspides (ver glossário) no própodo, carpo e mero.....*Pagurus limatulus*
- Margens dorsais dos pereiópodos lisas ou com tubérculos simples (sem ornamentos) no própodo e no carpo, e tubérculos simples nas margens ventrais e dorsais do mero.....*Pagurus exilis*
- 14(12) Palma do quelípodo menor com grânulos pelo menos em uma das margens.
..... 15
- Palma do quelípodo menor sem ornamentações nas margens. Própedo das pereiópodos, com uma fileira ventral de cerdas espinhosas, margem dorso-distal com um espinho que ultrapassa a margem proximal do dátilo.
-*Pagurus heblingi*
- 15(14) Palma de ambos quelípodos densamente coberta com tubérculos.

-16
- Palma de ambos quelípodos com grânulos e tubérculos só nas margens, superfície dorsal quase lisa.....17
- 16(15) Ornamentações da linha dorso-mesial da quela maior correspondem a tubérculos largos com cerdas na margem distal. Propo, carpo e mero das pereiópodos com superfície coberta de grânulos multicúspides.....*Pagurus albus*
- Ornamentações da linha dorso-mesial da quela maior correspondem a tubérculos simples sem cerdas distais. Carpo das pereiópodos, com superfície coberta de grânulos bi o tricúspides, só na região dorso-distal.....*Pagurus perlatus*
- 17(15) Região distal da margem ventral do carpo das pereiópodos, com uma fileira de espinhos. Margem ventral do quelípodo maior fortemente arqueado. Margens laterais dos lóbulos posteriores do telso fortemente armado de espinhos
-*Pagurus gladius*
- Região distal da margem ventral do carpo das pereiópodos desarmado. Margem ventral do quelípodo maior levemente arqueado. Margens laterais dos lóbulos posteriores do telso armado com espinhos em só um de seus lados..... *Pagurus longimanus*
- 18(10) Longitude pós orbital do escudo (sem considerar o rostro) aproximadamente do mesmo largo (tão largo como longo).....19
- Longitude pós orbital do escudo maior do que a largura.....20
- 19(18) Comprimento dos acúculos antenais atinge ou ultrapassa a margem distal dos pedúnculos antenais. Pedúnculos oculares mais curtos do que os pedúnculos antenulares. Pereiópodos com as margens dorsais do própodo e carpo armado de uma fileira de fortes tubérculos espinhosos. Margem ventral do dátilo dos pereiópodos desarmadas.....*Pagurus delsolari*

Comprimento dos acúculos antenais não atinge a margem distal dos pedúnculos antenais. Pedúnculos oculares tão longos quanto os pedúnculos antenulares. Pereiópodos com as margens dorsais do própodo e carpo quase desarmado. Margem ventral do dátilo das pereiópodos com uma fileira de cerdas espinhosas.....*Pagurus comptus*

- 20(18) Escudo cefálico com as projeções laterais terminadas em um pequeno espinho marginal. Dátilo do quelípodo menor mais de 3/4 vezes o comprimento da quela. Dátalos das pereiópodos quase do mesmo comprimento do que os própodos.....*Pagurus forceps*

Escudo cefálico com as projeções laterais desarmadas. Dátilo do quelípodo menor quase a metade do comprimento da quela. Dátalos das pereiópodos quase a metade do comprimento dos própodos.....*Pagurus edwardsii*

5.3. Sequências Obtidas

À execução, de cada uns dos diferentes procedimentos moleculares, necessários para a obtenção das sequências nucleotídicas de cada gene de interesse, obteve-se um total de 15 sequências inéditas, 14 das quais correspondem a espécies do gênero *Pagurus* em estudo e uma sequência para o gênero *Propagurus* i.e. *P. gaudichaudii* (Tabela V).

As sequências obtidas do gene H3 para as espécies de *Pagurus*, representam as principais sequências de DNA disponíveis no banco de dados genéticos, uma vez que, a única sequência do gene Histona para o gênero disponível no Genbank encontra-se categorizada como não verificada.

5.4. Descrição dos Dados Moleculares e Modelos Evolutivos

Todas as sequências obtidas foram previamente corroboradas com as sequências depositadas no banco genético (GenBank) utilizando-se o programa BLAST, a fim de confirmar as identidades das espécies em estudo, por meio da similaridade das sequências obtidas com espécies próximas ou com dados das mesmas espécies. Assim, todas as

sequências apresentaram similaridades variando entre 95 a 99% com as espécies disponíveis nesta base de dados.

O número de sequências empregadas nas análises moleculares, variou de acordo com o gene, sendo 22 sequências para o gene 16S de três gêneros, *Calcinus* (3 espécies), *Dardanus* (1 espécie) e *Pagurus* (18 espécies). Para o gene H3 foram empregadas 17 sequências de quatro gêneros: *Calcinus* (3 espécies), *Dardanus* (1 espécie), *Pagurus* (12 espécies) e *Propagurus* (1 espécie). Estas diferenças deveram-se, parte pelo sucesso na obtenção de sequências entre cada gene, além das variações no número de sequências disponíveis no banco de dados genéticos, para as espécies utilizadas como outgroup, junto com outras espécies empregadas com o intuito de dar robustez à análises.

O alinhamento total, obtido das porções amplificadas para ambos os genes de interesse, a partir do múltiplo alinhamento realizado no Clustal W e depois da remoção das regiões de aderência dos primers e fragmentos ambíguos, consistiu de 874 pares de bases, 538 bp para o gene mitocondrial 16S e 336 bp para o gene nuclear Histona 3.

Os modelos evolutivos de substituição nucleotídicas, selecionados no Modeltest, para o conjunto de dados em questão, selecionados pelo critério de informação Akaike, que melhor se adequaram às sequências em análises, foram diferentes para cada gene. O modelo TVM + I + G (Transversional model) (ZHARKIKH, 1994), com proporção de sítios invariáveis e variáveis para as sequências do gene mitocondrial e o modelo GTR + G (General Time Reversible model) (RODRIGUEZ *et al.*, 1990), com proporção de sítios variáveis gamma para o gene nuclear. Cada um destes modelos foi empregado nas análises específicas de NJ.

Para as análises de ML, os modelos de substituição empregados para cada gene foram os predeterminados de forma automática pelo programa RAxML, o qual inicia as análises desde o modelo mais complexo (i.e. GTR + I + G).

5.5. Análises das sequências do gene mitocondrial 16S rDNA

Um total de 22 espécies de ermitões, foram usadas nas análises moleculares deste gene, 18 pertencem ao gênero *Pagurus*, 3 espécies do gênero *Calcinus* e 1 espécie do gênero *Dardanus*. Estas quatro últimas espécies foram empregadas como grupo externo.

As fitas de consenso das sequências obtidas com este gene variaram de 469 a 538 pares de bases (bp). A partir dos múltiplos alinhamentos realizados, um total de 497 posições do gene 16S rDNA foram alinhadas, para as 22 espécies de Anomura, incluindo os táxons empregados como outgroup.

Das 538 bp, 290 posições foram constantes, 177 posições foram informativas e 71 mostraram ser variáveis.

Assim, os dois diferentes algoritmos (NJ e ML), geraram topologias de árvores, virtualmente iguais para as sequências da subunidade mitocondrial 16S, com poucas diferenças menores na formação dos nós internos. Diferenças que são apresentadas a seguir para cada metodologia de análises.

5.5.1. Análises de Distância Genética

As análises do gene mitocondrial mostraram uma distância genética que variou de 0,2 (*P. provenzanoi* x *P. brevidactylus*) a 28,5 % (*P. excavatus* x *P. macLaughlinae*) dentro das espécies de *Pagurus* utilizadas nestas análises (Tabela VII). Para as sequências do gene 16S o modelo de substituição selecionado foi o “Transversional model” com proporção significativa de sítios invariáveis (TVM + I + G) e com os seguintes parâmetros: frequências de bases A = 0.3539, C = 0.1169, G = 0.1537, T = 0.3755; com proporção de sítios invariáveis I = 0.2517; proporção de sítios variáveis seguiu uma distribuição gamma = 0.521 e taxa de substituição [A-C] = 1.0692, [A-G] = 11.6594, [A-T] = 3.1348, [C-G] = 0.0680, [C-T] = 11.6594, [G-T] = 1.0000.

O dendograma gerado por meio da análise de cluster (Figura 24) revelou uma clara separação dos grupos externos com 100% de consistência no bootstrap. Para as espécies de *Pagurus*, observou-se a formação de dois grandes agrupamentos (I e II) com consistência de 100%. O primeiro clado, formado por seis espécies *P. brevidactylus*, *P. provenzanoi*, *P. criniticornis*, *P. macLaughlinae*, *P. leptonyx* e *P. villosus*. As cinco primeiras, distribuídas no Atlântico, as quais une-se *P. villosus*, espécie com distribuição na parte Leste do oceano Pacífico Sul. Estas espécies foram agrupadas em dois pequenos subgrupos (A e B), onde as duas primeiras espécies foram mais próximas e 100% consistentes, as outras quatro espécies formaram um clado suportado por um 77%, onde *P. criniticornis* e *P. leptonyx* mostraram-se mais próximas.

O segundo agrupamento (II) englobou as demais espécies analisadas, separação suportada por 64 % na reamostragem, agrupadas em dois subgrupos (C e D). No clado C, encontrou-se uma relação mais próxima entre quatro espécies, uma delas, com distribuição exclusiva no Pacífico Leste i.e. *P. edwardsii*, dois com ocorrência na região sul de ambos os oceanos i.e. *P. comptus* e *P. forceps*, e outra com ampla distribuição no oceano Atlântico Norte i.e. *P. bernhardus*, espécie tipo do gênero. Destas espécies destaca-se uma relação

interespecífica mais estreita entre *P. forceps* e *P. comptus*, ao qual une-se a *P. edwardsii*. No clado D foram reunidas oito espécies, onde *P. heblingi* posiciona-se como espécie irmã entre as espécies que compõem este clado, e que são organizadas em dois subgrupos, um formado pelas espécies de *P. alatus*, *P. prideaux* e *P. excavatus*, espécies que possuem ocorrência no Mar Mediterrâneo. No outro subgrupo, destaca-se a relação entre *P. longicarpus*, *P. exilis* e *P. perlatus*. As duas primeiras espécies distribuídas nas costas do oceano Atlântico e a outra nas costas do Pacífico Leste, espécies agrupadas com valores de bootstrap altamente significantes com 92% de consistência.

Tabela VII. Matriz de divergência genética do gene mitocondrial 16S rDNA entre as espécies selecionadas de *Pagurus*, *Calcinus* e *Dardanus* usadas nas análises moleculares.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1. <i>Pagurus heblingi</i>	0,000																					
2. <i>Pagurus comptus</i>	0,150	0,000																				
3. <i>Pagurus forceps</i>	0,144	0,018	0,000																			
4. <i>Pagurus pollicaris</i>	0,156	0,147	0,144	0,000																		
5. <i>Pagurus longicarpus</i>	0,135	0,132	0,131	0,063	0,000																	
6. <i>Pagurus villosus</i>	0,163	0,158	0,154	0,179	0,166	0,000																
7. <i>Pagurus leptonyx</i>	0,192	0,162	0,159	0,193	0,179	0,042	0,000															
8. <i>Pagurus exilis</i>	0,116	0,132	0,130	0,063	0,027	0,156	0,180	0,000														
9. <i>Pagurus perlatus</i>	0,146	0,135	0,132	0,075	0,042	0,186	0,191	0,036	0,000													
10. <i>Pagurus brevidactylus</i>	0,157	0,171	0,164	0,187	0,164	0,063	0,084	0,177	0,201	0,000												
11. <i>Pagurus provenzanoi</i>	0,153	0,163	0,156	0,177	0,143	0,063	0,087	0,160	0,180	0,002	0,000											
12. <i>Pagurus edwardsii</i>	0,144	0,080	0,075	0,143	0,138	0,174	0,190	0,138	0,156	0,181	0,181	0,000										
13. <i>Pagurus alatus</i>	0,150	0,161	0,148	0,138	0,122	0,222	0,230	0,130	0,149	0,197	0,201	0,174	0,000									
14. <i>Pagurus macdoughlinae</i>	0,197	0,181	0,176	0,223	0,197	0,072	0,078	0,201	0,222	0,088	0,089	0,211	0,256	0,000								
15. <i>Pagurus prideaux</i>	0,160	0,167	0,158	0,164	0,122	0,244	0,260	0,133	0,157	0,216	0,221	0,167	0,050	0,243	0,000							
16. <i>Pagurus criniticornis</i>	0,195	0,182	0,178	0,223	0,216	0,058	0,050	0,220	0,254	0,093	0,095	0,200	0,264	0,071	0,273	0,000						
17. <i>Pagurus excavatus</i>	0,177	0,157	0,147	0,148	0,127	0,226	0,250	0,135	0,143	0,228	0,233	0,156	0,057	0,285	0,081	0,286	0,000					
18. <i>Pagurus bernhardus</i>	0,200	0,157	0,145	0,182	0,143	0,206	0,221	0,145	0,169	0,232	0,232	0,159	0,194	0,252	0,198	0,251	0,195	0,000				
19. <i>Calcinus vachoni</i>	0,476	0,521	0,552	0,544	0,541	0,512	0,483	0,545	0,580	0,454	0,485	0,645	0,630	0,511	0,682	0,484	0,724	0,607	0,000			
20. <i>Calcinus pascuensis</i>	0,613	0,656	0,682	0,685	0,692	0,622	0,609	0,711	0,747	0,537	0,570	0,741	0,709	0,581	0,811	0,649	0,885	0,718	0,219	0,000		
21. <i>Calcinus tibicen</i>	0,496	0,563	0,532	0,565	0,511	0,449	0,460	0,518	0,535	0,439	0,458	0,533	0,620	0,486	0,638	0,496	0,639	0,552	0,238	0,138	0,000	
22. <i>Dardanus insignis</i>	0,645	0,609	0,573	0,590	0,551	0,521	0,537	0,583	0,606	0,560	0,553	0,619	0,597	0,580	0,667	0,543	0,632	0,439	0,524	0,503	0,402	0,000

Figura 24. Dendrograma de análise de cluster, baseado no método de distância, obtido por meio do algoritmo de Neighbor-Joining (NJ) do gene mitocondrial 16S. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Números I-II, referem-se agrupamentos das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-D, referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.

5.5.2. Análises de Máxima Verossimilhança

A partir do modelo de substituição “General Time Reversible model” com proporção significativa de sítios invariáveis e com taxa de heterogeneidade de distribuição gamma (GTR + I + G), as sequências do gene 16S apresentaram os seguintes parâmetros: frequência de bases A = 0.348714, C = 0.112438, G = 0.176272, T = 0.362575; com proporção de sítios invariáveis I = 0.254327; proporção de sítios variáveis seguiu uma distribuição gamma G = 0.533201 e taxa de substituição [A-C] = 1.160168, [A-G] = 11.146873, [A-T] = 3.571020, [C-G] = 0.038965, [C-T] = 13.882178, [G-T] = 1.000000.

A árvore gerada, por meio das análises de ML (Figura 25) revelou uma clara separação dos grupos externos com 100% de consistência no bootstrap. Para as espécies de *Pagurus*, observou-se também a formação de dois agrupamentos (I e II) com consistência de 100%. O primeiro clado, formado por seis espécies *P. brevidactylus*, *P. provenzanoi*, *P. macLaughlinae*, *P. criniticornis*, *P. leptonyx* e *P. villosus*. Estas espécies foram agrupadas em dois pequenos subgrupos (A e B), onde as duas primeiras espécies foram mais próximas e 98% consistentes, as outras quatro espécies formaram um clado suportado por um 97%, onde *P. criniticornis* e *P. macLaughlinae* mostraram-se mais próximas.

O segundo agrupamento (II) englobou as espécies restantes, separação suportada por um 96% na reamostragem, novamente *P. heblingi* exibe-se próxima as outras espécies do grupo, sendo posicionada na “base” do clado II, o que é agrupadas em dois subgrupos (C e D). No clado C, encontrou-se uma relação mais próxima entre três espécies, sendo que *P. forceps* e *P. comptus*, apresentaram relações interespecíficas mais estreitas, ao qual se une *P. edwardsii*. No clado D foram reunidas nove espécies, observando-se duas subdivisões, uma formada pelas espécies de *P. alatus*, *P. prideaux* e *P. excavatus*, espécies que possuem uma ocorrência no Mar Mediterrâneo, no outro grupo, destaca-se a relação entre *P. pollicaris*, *P. longicarpus*, *P. exilis* e *P. perlatus*, cujo valor de bootstrap foi 100% consistente.

Figura 25. Árvore filogenética de espécies selecionadas de *Pagurus* e grupos relacionados, baseado no método de máximo likelihood (ML), para as análises do gene 16S rDNA. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Números I-II, refere-se agrupamento das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-D, referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.

5.6. Análise das sequências do gene nuclear Histona 3

Para as análises do gene nuclear, foram usadas as sequências de 17 espécies de ermitões, sendo 12 pertencentes ao gênero *Pagurus*, 1 espécie do gênero *Propagurus*, 3 espécies do gênero *Calcinus* e 1 espécie do gênero *Dardanus*. Do gênero *Propagurus*, foi utilizada a espécie *Propagurus gaudichaudii*, ex-integrante do gênero em estudo, que junto com as espécies de *Calcinus* e *Dardanus*, foram empregadas como grupo externo para dar validade ao ingroup, além de outorgar uma maior consistência na topologia obtida.

As fitas de consenso das sequências obtidas com este gene variaram de 352 a 378 pares de bases. A partir dos múltiplos alinhamentos realizados, um total de 336 posições do gene H3 foram alinhadas, para as espécies em estudo.

Das 336 bp, 189 posições foram constantes, 104 posições foram informativas e 43 mostraram ser variáveis.

Assim, ambos os métodos (NJ e ML) geraram topologias de árvores similares para as sequências do gene nuclear H3, com algumas diferenças relevantes na formação dos nós internos. Diferenças que são apresentadas em todas as análises em particular.

5.6.1. Análises de Distância Genética

As análises do gene nuclear mostraram uma distância genética que variou de 0,6 (*P. villosus* x *P. leptonyx*) a 8,6% (*P. heblingi* com *P. criniticornis* e *P. villosus*) dentro das espécies de *Pagurus* utilizadas nestas análises (Tabela VIII).

Para as sequências do gene H3 o modelo de substituição selecionado foi o “General Time Reversible model” com taxa de heterogeneidade de distribuição gamma (GTR + G) e com os seguintes parâmetros: frequências de bases A = 0.1985, C = 0.3354, G = 0.2765, T = 0.1896; proporções de sítios variáveis seguiram uma distribuição gamma G = 0.1230; sem proporção de sítios invariáveis e taxa de substituição [A-C] = 1.0850, [A-G] = 1.2030, [A-T] = 3.0853, [C-G] = 0.6492, [C-T] = 8.5964, [G-T] = 1.0000.

O dendograma gerado por meio da análise de cluster revelou de forma geral uma clara separação das espécies de *Calcinus* e *Dardanus* com as espécies de *Pagurus*, com 100% de confiança no bootstrap (Figura 26). Embora, a análise mostrou à espécie de *Propagurus* inserida dentro do clado contendo as espécies do gênero *Pagurus* em estudo.

Para as espécies de *Pagurus*, observou-se a formação de dois agrupamentos (I e II), com consistência de 100% no bootstrap. O primeiro clado, formado por oito espécies de

pagurideos *P. heblingi*, *P. meloi*, *P. forceps*, *P. edwardsii*, *P. perlatus*, *P. exilis*, *P. gladius* e *P. comptus*, mais a espécie de *Propagurus*. Estas espécies foram agrupadas em dois subgrupos (A e B), agrupamentos que mostraram uma baixa resolução na formação dos nós. O clado A formado por duas espécies uma da costa Atlântica e outra da costa Pacífico i.e. *P. heblingi* e *P. meloi* respectivamente, com 68% de consistência no bootstrap. O clado B conformado por seis espécies, subdivididas em duas separações interespecíficas menores, uma contendo as espécies *P. exilis*, *P. gladius* e *P. perlatus*, sendo a primeira registrada para as águas do Atlântico e as outras duas para as águas do Pacífico. A outra subdivisão reuniram-se *P. forceps* e *P. edwardsii*, ambas com ocorrência na costa Leste do Pacífico, sendo *P. forceps* com uma distribuição mais ampla até Sudoeste do oceano Atlântico, formando um nó como espécies irmãs, no qual *Propagurus gaudichaudii* une-se como espécie que compartilha um antepassado comum do clado, este táxon possui uma ampla distribuição no extremo sul da América do sul, entre os dois oceanos.

Destaca-se, na formação geral do clado II o posicionamento de *P. comptus* como espécie mais distante do clado, ao mesmo tempo, ressalta a separação dela de sua similar espécie *P. forceps*.

O segundo clado constituído por quatro espécies de *Pagurus*. Três delas, com ocorrência no oceano Atlântico i.e. *P. brevidactylus*, *P. leptonyx*, *P. criniticornis*, sendo estas duas últimas espécies mais próximas e 63% consistentes, as quais se une uma espécie distribuída no oceano Pacífico i.e. *P. villosus*.

Tabela VIII. Matriz de divergência genética do gene nuclear Histona 3 entre as espécies selecionadas de *Pagurus*, *Propagurus*, *Calcinus* e *Dardanus* usadas nas análises moleculares.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. <i>Pagurus brevidactylus</i>	0,000																
2. <i>Pagurus comptus</i>	0,042	0,000															
3. <i>Pagurus gladius</i>	0,065	0,045	0,000														
4. <i>Pagurus leptonyx</i>	0,015	0,051	0,077	0,000													
5. <i>Propagurus gaudichaudii</i>	0,063	0,033	0,033	0,068	0,000												
6. <i>Pagurus meloi</i>	0,068	0,039	0,045	0,074	0,033	0,000											
7. <i>Pagurus criniticornis</i>	0,021	0,057	0,077	0,006	0,071	0,077	0,000										
8. <i>Pagurus edwardsii</i>	0,057	0,021	0,033	0,063	0,015	0,030	0,065	0,000									
9. <i>Pagurus exilis</i>	0,068	0,048	0,021	0,080	0,036	0,048	0,080	0,036	0,000								
10. <i>Pagurus forceps</i>	0,063	0,021	0,027	0,068	0,012	0,027	0,071	0,009	0,030	0,000							
11. <i>Pagurus perlatus</i>	0,054	0,033	0,012	0,065	0,024	0,033	0,065	0,021	0,015	0,018	0,000						
12. <i>Pagurus villosus</i>	0,015	0,051	0,080	0,006	0,071	0,077	0,012	0,065	0,083	0,071	0,068	0,000					
13. <i>Pagurus heblingi</i>	0,077	0,048	0,054	0,083	0,036	0,021	0,086	0,039	0,057	0,036	0,042	0,086	0,000				
14. <i>Calcinus pascuensis</i>	0,092	0,092	0,107	0,092	0,098	0,092	0,098	0,095	0,110	0,092	0,098	0,095	0,104	0,000			
15. <i>Calcinus tibicen</i>	0,098	0,092	0,110	0,098	0,104	0,092	0,104	0,095	0,113	0,098	0,098	0,098	0,101	0,030	0,000		
16. <i>Calcinus vachoni</i>	0,084	0,081	0,096	0,087	0,087	0,084	0,093	0,084	0,099	0,081	0,087	0,090	0,093	0,027	0,033	0,000	
17. <i>Dardanus lagopodes</i>	0,104	0,107	0,116	0,110	0,107	0,083	0,113	0,104	0,107	0,107	0,104	0,107	0,095	0,071	0,063	0,072	0,000

Figura 26. Dendrograma de análise de cluster, baseado no método de distância, obtido por meio do algoritmo de Neighbor-Joining (NJ) do gene nuclear Histona 3. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Números I-II, referem-se agrupamentos das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-B referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.

5.6.2. Análises de Máxima Verossimilhança

A partir do modelo de substituição “General Time Reversible model” com proporção significativa de sítios invariáveis e com taxa de heterogeneidade de distribuição gamma (GTR + I + G), as sequências do gene 16S apresentaram os seguintes parâmetros: frequência de bases A = 0.198004, C = 0.336011, G = 0.281863, T = 0.184123; com proporção de sítios invariáveis I = 0.699607; proporção de sítios variáveis seguiu uma distribuição gamma G = 10.764314 e taxa de substituição [A-C] = 0.779505, [A-G] = 1.178443, [A-T] = 2.112029, [C-G] = 0.637221, [C-T] = 7.294645, [G-T] = 1.000000.

A árvore gerada por meio do método de ML revelou de forma clara, a separação dos grupos externos dos gêneros *Calcinus* e *Dardanus* das espécies de *Pagurus*, com 100% de confiança no bootstrap (Figura 26). Sendo, ao igual do que na análise de NJ a espécie de *Propagurus* inserida dentro do clado contendo as espécies de *Pagurus*.

Para as espécies de *Pagurus*, observou-se a formação de um só clado geral com consistência de 100% no bootstrap, este clado, foi internamente separado em dois agrupamentos (A e B). Destacando-se o posicionamento de *P. meloi* e *P. heblingi*, separadas ambas, localizadas na base do clado geral de *Pagurus*.

Dentro do clado de *Pagurus*, ressalta a inclusão da espécie *Propagurus gaudichaudii* como membro do grupo, localizando-se na base do clado que contem as espécies *P. brevidactylus*, *P. comptus*, *P. criniticornis*, *P. edwardsii*, *P. exilis*, *P. forceps*, *P. gladius*, *P. leptonyx*, *P. perlatus* e *P. villosus*.

Dos subgrupos formados, o grupo A foi suportado por 99% de consistência no bootstrap, reunindo três espécies *P. exilis*, *P. gladius* e *P. perlatus*, as duas primeiras espécies foram mais próximas e 71% consistentes.

O clado B, foi conformado pelas espécies restantes, apresentando baixos valores de resolução dos nós internos, divididos em dois pequenos subgrupos. Um formado por duas espécies i.e *P. forceps* e *P. edwardsii* e o segundo subgrupo com *P. comptus* como espécie distante, posicionada na base do clado constituído pelas outras quatro espécies, as que formaram um clado suportado por um 98%, onde *P. criniticornis* e *P. leptonyx* mostraram-se mais próximas.

Figura 27. Árvore filogenética de espécies selecionadas de *Pagurus* e grupos relacionados, baseado no método de máximo likelihood (ML), para as análises do gene nuclear Histona 3. Números mostrados nos ramos, referem-se aos valores de suporte para 1.000 pseudo-réplicas de bootstrap, valores < 50% não apresentados. Número I, refere-se agrupamento das espécies de *Pagurus* descritos no texto. Letras adjacentes A-B, referem-se aos principais nós para definir os clados que são referidos nos resultados.

Discussão

6. DISCUSSÃO

6.1. Considerações taxonômicas e morfológicas

Das 27 espécies de ermitões pagúridos registrados para América do Sul, 21 táxons foram analisadas, com distribuição entre o oceano Atlântico, oceano Pacífico e o Mar do Caribe, em alguns casos em ambos os oceanos, especificamente na parte sul da América (e.g. *P. comptus* e *P. forceps*).

Um dos aportes deste trabalho, para as espécies aqui reunidas, destaca-se o fato de apresentar descrições e figuras esquemáticas padronizadas para cada espécie, que permitem uma fácil comparação e identificação. Acrescentando informações das partes bucais inexistentes para muitas delas, junto com aprofundar nos detalhes de alguns caracteres empregados comumente nas descrições. Ao mesmo tempo, este trabalho providenciou uma chave taxonômica que reúne informações de caracteres morfológicos relevantes, que permitem a identificação dessas espécies. Fato este, inexistente para as espécies sulamericanas em seu conjunto.

Algumas espécies faltantes nas análises, como *Pagurus imarpe* Haig, 1974, só foi registrada na descrição original por HAIG (1974), em base o material coletado pela expedição Albatros em 1904 e por um cruzeiro de prospecção pesqueira do Instituto do Mar do Peru (IMARPE) realizado em 1971 por Del Solar (HAIG, 1974) a profundidades a mais de 500 m, frente as costa do Peru. Material correspondente a um macho holótipo e duas fêmeas parátipo.

As outras espécies, não obtidas para as análises, correspondem a espécies comumente presentes em águas rasas, três delas distribuídas ao longo do Pacífico Leste i.e. *P. nanodes*, *P. nesiotes* e *P. virgulatus*, uma no Atlântico Oeste i.e. *P. trichocerus* e uma com ocorrência no Caribe i.e. *P. stimpsoni*.

Pagurus nanodes Haig & Harvey, 1991, tem como localidade tipo Punta Paitilla no Panamá, distribuindo-se desde o norte do Panamá até a Costa Rica e pelo Sul até a Ilha Santa Clara no Equador (HAIG & HARVEY, 1991; HENDRICKX & HARVEY, 1999; LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004).

Pagurus nesiotes Haig & McLaughlin, 1991, apresenta localidade tipo nas Ilhas Clipperton (10°16'59.9" N), distribuindo-se até o Arquipélago das Galápagos (Ilha Santa Cruz) (HAIG & MCLAUGHLIN, 1991; HENDRICKX & HARVEY, 1999; LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004).

Pagurus trichocerus Forest & de Saint Laurent, 1968 apresenta localidade tipo em Maldonado (34°31' S, 53°43' W) no Uruguai, sendo descrita a partir de um único espécime, correspondente a macho holótipo. Esta espécie não tem sido encontrada novamente, sendo mencionada em trabalhos do tipo “checklist” (SPIVAK, 1997; MCLAUGHLIN *et al.*, 2010). Por outra parte, LEMAITRE *et al.* (1982), fizeram uma revisão das espécies que ocorrem no Atlântico Oeste, entregando para esta espécie, as informações presentes na descrição original, mas sem acrescentar antecedentes nem ter analisado o exemplar tipo.

Esta espécie caracteriza-se principalmente por possuir acúculos oculares com três espinhos marginais, pedúnculos oculares, antenais e antenulares longos, quelípodos fortemente armados com espinhos bem desenvolvidos.

FOREST & de SAINT LAURENT (1968), manifestaram que esta espécie é bastante semelhante a outras duas que ocorrem no Atlântico Oeste i.e. *P. criniticornis* e *P. leptonyx*. A primeira espécie, é significativamente similar na morfologia geral de *P. trichocerus*, sendo apenas diferenciadas pela presença de um espinho no acículo ocular em *P. criniticornis*. Em relação a *P. leptonyx*, também compartilham diversas características, principalmente no tipo de armadura dos quelípodos e tamanho dos dedos, sendo diferenciadas pelo grau de curvatura do dátilo das pereiópodos que é levemente curvado em *P. trichocerus*, e pelas ornamentações do II e III par de patas que apresentam cerdas espinhosas na margem ventral, as que são de menor tamanho em *P. leptonyx*.

Destaca-se que os autores manifestam que apesar de *P. trichocerus* possuir uma série de características morfológicas que coincidem principalmente com *P. criniticornis* mais do que com *P. leptonyx*, não significa que estas duas espécies sejam mais próximas entre si que com *P. leptonyx*, simplesmente é uma observação que indica que as três espécies estão relacionadas, sendo *P. trichocerus* intermediária entre as outras duas, ao mesmo tempo do que é mais próxima a *P. leptonyx* do que *P. criniticornis*.

Estes antecedentes indicam a necessidade de uma análise do material tipo, que permita esclarecer os aspectos semelhantes entre estas espécies, o que ao mesmo tempo permitiria confirmar o rejeitar a validade do táxon.

Pagurus stimpsoni (A. Milne-Edwards & Bouvier, 1893), foi descrita para a costa oriental da Florida, no Golfo do México. Distribuindo-se desde Carolina do Norte até a Florida, Golfo do México, costas do Caribe até a Venezuela (ABELE & KIM, 1986; PINANGO, 1988).

Pagurus virgulatus Haig & Harvey, 1991, foi descrita para Costa Rica, sendo Puerto Parker como localidade tipo. Esta espécie se distribui desde a Bahia de Acapulco no México, Bahia Brasilito na Costa Rica, Ilhas Gorgona na Colômbia até as Ilhas Cocos no Equador (HAIG & HARVEY, 1991; HENDRICKX & HARVEY, 1999; LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO, 2004).

Estas espécies caracterizam-se por ser de pequeno tamanho, acúculos oculares com múltiplos espinhos, quelas armadas de espinhos e densamente cobertos de cerdas longas, entre outras características morfológicas, que fazem delas, espécies facilmente confundíveis entre si.

Das espécies que foi possível obter amostras para as análises morfológicas, uma parte importante delas, carece de informação taxonômica clara e atualizada, sendo em alguns casos, as descrições concisas e gerais, sem aprofundar em detalhes que permitem reconhecer a identidade da espécie, ao mesmo tempo, também é possível encontrar descrições de espécies sem desenhos esquemáticos que auxiliem na determinação das mesmas, como o caso de *Pagurus edwardsii* (Dana, 1852). De maneira que, menos de um 50% das espécies do gênero *Pagurus*, citadas para América do Sul não têm uma descrição e diagramação apropriada para seu reconhecimento. Enquanto que, as espécies encontradas recentemente possuem descrições mais completas, mas ainda assim, algumas não incluem toda a informação e diagramas necessários das partes com interesse taxonômico, que permitam fazer comparações entre as espécies. Assim, algumas delas têm sido nos últimos anos redescritas e redesenhadas como *Pagurus villosus* (MCLAUGHLIN & HAIG, 1993).

A diagnose do gênero *Pagurus*, é bastante ampla em relação às variações dos caracteres utilizados para definir as espécies que o compõem, características que ao mesmo tempo são compartilhadas com outros gêneros da família Paguridae, não existindo um só caráter apomórfico.

A presença de onze pares de brânquias é compartilhada com outros 53 dos 69 gêneros existentes da família, do mesmo modo, a forma das lamina branquiais do tipo biseriais também é compartilhada com um número considerável de gêneros. Assim, um total de outros 42 gêneros apresentam onze pares de brânquias com lamina biseriais do mesmo modo que *Pagurus*. Não obstante, este caráter é variável, existindo no mínimo dois gêneros (e.g. *Decaphyllus* de Saint Laurent, 1968 com 8-10 pares de brânquias biseriais; *Parapagurodes* McLaughlin & Haig, 1973 com 11 pares de brânquias biseriais ou distalmente quadriseriais; *Propagurus* McLaughlin & de Saint Laurent, 1998 com 13 pares de brânquias quadriseriais;

Xylopagurus A. Milne Edwards, 1880 com 13 pares de brânquias biseriais ou distalmente quadriseriais) que mostram dentro das espécies que o compõem, uma variação no número de brânquias e no tipo de lamina branquial (MCLAUGHLIN, 2003).

Destaca-se também, o rostro como caráter muito variável, inclusive dentro do mesmo gênero, variando de um rostro plano ou obtuso, mais baixo do que as projeções laterais, até um rostro de forma triangular estendendo-se por sobre as projeções laterais (MCLAUGHLIN, 2003).

As outras características diagnósticas, como armadura dos quelípodos, forma dos acúculos oculares, grau de desenvolvimento da crista dentata, não são menos variáveis do que as mencionadas anteriormente, impedindo que tais caracteres sejam considerados como sinapomorfias do gênero. Isto, evidencia que *Pagurus*, possui até hoje uma definição de gênero ambígua, produto de não ter descrita suas sinapomorfias.

Para tentar resolver esta carência e encontrar uma característica única do gênero, outros caracteres têm sido analisados, como as formas das partes bucais, peças que têm sido usadas só parcialmente nas novas descrições, de maneira que, ainda falta o conhecimento de todas as espécies descritas.

O anterior explica em parte, a complexidade do táxon e das relações entre as espécies que o compõem. Tentativas de simplificar o problema, foram realizadas desde tempos remotos por naturalistas e científicos (H. MILNE EDWARDS, 1836, 1848; DANA, 1851; BOUVIER, 1940; MACDONALD *et al.*, 1957; HAIG, 1974; MCLAUGHLIN, 1974, 1975; FOREST, 1978; LEMAITRE *et al.*, 1982; INGLE, 1985) quem fizeram agrupamentos artificiais de espécies que compartilham formas corporais e presença de estruturas particulares.

As espécies que ocorrem na América do Sul, estão organizadas principalmente dentro dos grupos propostos por FOREST & de SAINT LAURENT (1968). Grupos que desde a data de seu estabelecimento, carecem de estudos ou avaliações das características morfológicas que os definem, assim como também de um claro entendimento das relações evolutivas entre as espécies que o compõem. Excetuando o grupo “provenzanoí”, do qual existe mais antecedentes, que incluem espécies com ocorrência na América do Sul (MCLAUGHLIN, 1982; GARCIA-GOMEZ, 1982; LEMAITRE *et al.*, 1982).

Cada uns dos grupos artificiais de *Pagurus*, possuem características particulares junto com outras que são compartilhadas, as quais impedem de serem descritas como novos

gêneros, a menos que seja feita uma profunda revisão de todas as espécies que compõem o táxon *Pagurus sensu lato*.

Das espécies analisadas no presente estudo, se registram representantes de quatro dos onze grupos existentes de *Pagurus*, i.e. grupo I “provenzanoï”; grupo II “exilis”; grupo III “comptus” e grupo IX ainda sem nome. Uma espécie não tem sido ainda, atribuída a nenhum grupo conhecido i.e. *Pagurus meloi* Lemaitre & Cruz Castaño, 2004.

6.1.1. Grupo I “provenzanoï”

O grupo provenzanoï, foi descrito originalmente por FOREST & de SAINT LAURENT (1968) como Grupo I “miamiensis”, embora MCLAUGHLIN (1975) revisando os espécimes de *Pagurus miamiensis* Provenzano, 1959 e de *P. brevidactylus* Stimpson, 1858, concluiu que *P. miamiensis* corresponde um sinônimo junior de *P. brevidactylus*. Além disso, encontra que os espécimes que Provenzano considerou como *P. brevidactylus* correspondem na realidade a uma nova espécie que denominou *P. carolinensis* McLaughlin, 1975. Como o grupo informal de espécies Grupo I, tinha adjudicado seu nome pela espécie *P. miamiensis* que passou a ser sinônimo de *P. brevidactylus* e devido a que nem todas as espécies do grupo I apresentam um dátilo curto, MCLAUGHLIN *op. cit.* decidiu substituir o nome de Grupo I “miamiensis” a Grupo I “provenzanoï” por ser esta uma espécie mais representativa do grupo.

Entre as características morfológicas, que definem este grupo, sobressaem o rostro obsoleto ou pouco desenvolvido, a forma dos acúculos oculares armados com um o mais espinhos, quelípodos armados de tubérculos espinhosos cobertos de cerdas, pereiópodos delgadas terminadas em fortes unhas e com cerdas espinhosas, margens terminais do telso variando de oblíquo a reto, entre outras características (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; LEMAITRE *et al.*, 1982). Além, de que todas as espécies que o compõem, são de pequeno tamanho com comprimento do escudo não excedendo os 5-6 mm. Isto, somado com a comum presença de algumas espécies no litoral da América que fazem que elas sejam facilmente confundíveis entre si, o que é em muitas ocasiões traduzido em identificações errôneas.

Pertencem ao grupo provenzanoï as espécies Sulamericanas: *P. benedicti*, *P. brevidactylus*, *P. criniticornis*, *P. lepidus*, *P. leptonyx*, *P. marshi*, *P. provenzanoï*, *P. vetaultae* e *P. villosus*.

Dentro do grupo I “provenzanoï”, existe um complexo de espécies denominado “complexo lepidus”. Este grupo de espécies originou-se a partir do registro de um conjunto de

espécies não identificadas ou erroneamente atribuídas à *Pagurus lepidus* (Bouvier, 1898) coletadas em águas superficiais do Golfo de Califórnia, no México (HAIG *et al.*, 1970; BALL & HAIG, 1974; MCLAUGHLIN, 1975; MORAN, 1984). Assim, este complexo, foi estabelecido para reunir espécies afins com ocorrência no Pacífico Leste, espécies de pequeno tamanho estreitamente vinculadas e provavelmente confundidas com *P. lepidus*.

O “complexo lepidus” é baseado em um número considerável de espécies, distinguidas pela presença de uma listra longitudinal nas pereiópodos, caráter que pode apresentar um padrão de coloração variável, podendo ser mais o menos desenvolvido em algumas espécies (HAIG *et al.*, 1970; BALL & HAIG, 1974; SNYDER-CONN, 1980; MORAN, 1984; HAIG & MCLAUGHLIN, 1991). A partir da observação deste caráter, em conjunto com posteriores análises morfológicas, dos espécimes com identidade duvidosa ou confundidas com *P. lepidus*, foram estabelecidos outros caracteres morfológicos correlacionados com as diferenças no padrão de coloração, como o nível de inclinação da superfície dorso-mesial do carpo e quela do quelípodo esquerdo, associado com o grau de desenvolvimento da armadura nesta superfície ou as variações na armadura das margens laterais do telso. Caracteres que foram instaurados, para dar sustento ao complexo de espécies (HAIG & MCLAUGHLIN, 1991; HAIG & HARVEY, 1991).

Entre as espécies, que ocorrem na América do Sul, especificamente no Pacífico Leste e que compõe este complexo, estão as espécies *P. benedicti*, *P. lepidus*, *P. vetaultae* e *P. villosus*. Destas *P. lepidus* e *P. vetaultae* possuem os acúculos oculares com múltiplos espinhos, sendo simples em *P. benedicti* e *P. villosus*.

RATHBUN (1910), reportou a presença de *P. benedicti* nas costas do Peru, na Ilha de San Lorenzo, mas indicou um grau de dúvida na denominação da espécie. HAIG (1955) estabeleceu que este registro, corresponde uma sinonímia de *P. villosus*, e portanto, a distribuição de *P. benedicti* fica restrita ao Pacífico Nordeste e Ilhas Galápagos.

Um dos maiores problemas, na identificação das espécies do grupo I, está no fato de tratar-se de animais de pequeno tamanho, comuns em águas rasas amplamente distribuídas e com uma alta variabilidade intraespecífica (BALL & HAIG, 1974; MORAN, 1984; HAIG & HARVEY, 1991; HAIG & MCLAUGHLIN, 1991). Os principais caracteres, para a separação das espécies estão no número de espinhos nos acúculos oculares, variações do telso, comprimento dos pedúnculos oculares, o comprimento das antenas, entre outros.

Por muito tempo, uma ampla variedade de publicações científicas tem aumentado o conhecimento do grupo I “provenzanoi” (HAIG, 1974; MCLAUGHLIN, 1974, 1975, 1982;

GARCIA-GOMEZ, 1982; LEMAITRE *et al.*, 1982; MCLAUGHLIN & GORE, 1988; MCLAUGHLIN & HARVEY, 1991a e b; MCLAUGHLIN & HAIG, 1993), deixando uma clareza sobre o conjunto de caracteres morfológicos que permitem distinguir as espécies do grupo, assim como também as variações morfológicas dos caracteres que são possíveis de encontrar nas espécies.

Das espécies do Grupo I “provenzano” do lado Atlântico da América do Sul, *P. provenzano* possui uma ampla distribuição no Atlântico Ocidental, sendo inicialmente descrita para o Brasil e no Uruguai. Esta espécie é relativamente estável em seus caracteres morfológicos, apresentando maior variação na armadura da palma dos quelípodos. FOREST & de SAINT LAURENT (1968) sugerem um grau de dimorfismo sexual entre os quelípodos dos machos e das fêmeas, particularmente no tamanho do carpo do quelípodo maior e no desenvolvimento da armadura que pode ser com tubérculos espinhosos maiores ou menores. Esta variação não foi possível de evidenciar no material aqui analisado, uma vez que só foram obtido exemplares machos.

Por outro lado, *P. provenzano* é uma espécie mais estreitamente relacionada com *P. brevidactylus*, em alguns caracteres, como a forma e comprimento dos pedúnculos oculares e antenais e a presença de vários espinhos nos acículos oculares. Podendo ser diferenciadas pela presença de escassas cerdas dispersas na palma dos quelípodos em *P. brevidactylus* e densamente cobertos por cerdas longas em *P. provenzano*.

Pagurus brevidactylus foi citado para o Brasil como *P. miamiensis uncifer* FOREST & de SAINT LAURENT, 1968, retificado por MCLAUGHLIN (1975) como sinônimo de *P. brevidactylus* (Stimpson, 1859) *sensu stricto* (MCLAUGHLIN, 1975, p 360). Esta espécie é diferenciada das outras do grupo distribuídas no oceano Atlântico, i.e. *P. criniticornis* (Dana, 1852), *P. leptonyx* Forest & de Saint Laurent, 1968 e *P. marshi* (Benedict, 1901); por possuir acículos oculares com múltiplos espinhos e pedúnculos oculares com uma linha dorso-mesial de tufo de cerdas. Só *P. leptonyx* tem acículos oculares espinhosos, mas os pedúnculos oculares, segmentos dos pedúnculos antenais e carapaça em geral, apresentam cerdas escassas. As outras duas espécies do grupo apresentam acículos oculares simples. *P. criniticornis*, exibe os pedúnculos oculares com mais cerdas do que *P. marshi*; a face cortante do dedo fixo do quelípodo direito é fortemente dentado em esta última, enquanto que em *P. criniticornis* apresenta uma fina dentição. O carpo das pereiópodos tem um espinho na margem dorso-distal em *P. criniticornis*, caráter ausente em *P. marshi*.

Dentro dos outros caracteres existentes para definir o Grupo I “provenzanoï”, destaca-se a crista dentata, estrutura presente no isquio dos terceiros maxilípodos. Esta estrutura dentária apresenta um ou mais dentes acessórios em sua conformação, este caráter, apesar de ser variável dentro do grupo, mostrou-se constante nas espécies analisadas com presença de um só dente acessório.

Na diagnose do gênero, nada é mencionado sobre o número de dentes que conformam a crista dentada. Fazendo só alusão, que esta estrutura é bem desenvolvida. Nas espécies analisadas do Grupo I “provenzanoï” o número de dentes na crista dentada, variou em um intervalo 4 a 13 dentes, sendo *P. benedicti* com 4-5 dentes e 10-13 dentes em *P. provenzanoï*. Estas variações permitem dividir as espécies, entre aquelas que têm poucos dentes; animais com quatro até nove dentes e aqueles com muitos dentes, mais de nove. No primeiro grupo, estão as espécies: *P. benedicti*, *P. lepidus*, *P. leptonyx*, e *P. vetaultae*. No segundo grupo, as espécies *P. marshi*, *P. provenzanoï* e *P. villosus*. Enquanto que, *P. brevidactylus* e *P. criniticornis*, apresentam a condição intermédia, com 8-9 e 8-10 dentes respectivamente, pelo que este caráter intermédio, não permite realizar uma subdivisão dentro do grupo, para as espécies da América do Sul.

Em relação, aos outros caracteres, como os esternitos, tanto dos terceiros maxilípodos, como os dos terceiros e quintos pares de pereiópodos, são caracteres estáveis neste grupo, não podendo estabelecer diferenças morfológicas entre as espécies que o compõem. O esternito dos terceiros par de pereiópodos, por exemplo, é subcircular ou subquadrangular em todas as espécies analisadas, sendo observadas só pequenas diferenças na presença de cerdas nesta estrutura. A base-isquio dos terceiros maxilípodos não estão fusionados, excetuando em *P. provenzanoï* que são parcialmente fusionados

Estas séries de antecedentes indicam que o grupo “provenzanoï”, é de fato um grupo válido, não havendo diferenças suficientes para estabelecer subdivisões entre as espécies como o caso do complexo “lepidus”, pelo menos para as espécies aqui analisadas, devido à transposição dos caracteres morfológicos entre o grupo “provenzanoï” e o complexo “lepidus”.

6.1.2. Grupo II “exilis”

Este grupo artificial de *Pagurus*, do mesmo modo que o anterior foi estabelecido por FOREST & de SAINT LAURENT (1968), para as espécies reportadas pela expedição

Calypso no Atlântico Ocidental. Posteriormente à definição deste grupo, as características diagnósticas do grupo foram complementadas pelo trabalho de MCLAUGHLIN (1974).

Assim, as características morfológicas que representam as espécies contidas neste grupo são principalmente: rostro triangular, projeções laterais com um espinho dirigido para fora do corpo, pedúnculos oculares robustos com as córneas mais amplas do que os pedúnculos, acúculos oculares triangulares a arredondados, superfície dorsal côncava, com presença de um espinho distal subterminal, inserido ventralmente. Quelípodos bastantes desiguais, o direito mais longo do que o esquerdo, palma alongada e delgada, com escassas cerdas, com superfícies dorsais parcialmente lisas ou cobertas de grânulos. Quelípodo esquerdo aplanado, muito estreito. Pereiópodos compridas, carpo com denticulos dorsais, dátilos longos e curvados ventralmente. Quarto par de patas com várias linhas de escamas no própodo. Machos com pleópodos ímpares, rama interna rudimentar. Margem posterior do telso dividido em dois lobos assimétricos armado com muitos espinhos, sem cerdas nem lâminas córneas laterais (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968).

Entre as espécies sulamericanas, reportadas como pertencentes ao grupo “exilis”, estão *P. albus*, *P. exilis*, *P. gladius*, *P. heblingi*, *P. limatulus*, *P. longimanus* e *P. perlatus*.

Este grupo incluiu a espécie mais recentemente registrada para o Brasil, *P. heblingi*, cujos autores (NUCCI & MELO, 2003) indicaram que esta espécie é bastante parecida às outras espécies do grupo, mas é a única que possui acúculos oculares retos na margem interna. Outra clara diferença está no quelípodo, que é parcialmente desarmado nesta espécie, enquanto que, sempre armado com grânulos nas outras, pelo menos nas margens laterais.

As outras espécies, *P. longimanus* e *P. gladius*, são muito semelhantes, tanto por apresentarem só granulações nas margens dos quelípodos, como por terem só uma linha de escamas no raspador do própodo dos quartos pereiópodos. Entretanto, *P. gladius* possui uma fileira de dentes na margem disto-ventral do mero das patas andadoras, sendo desarmado em *P. longimanus*. As outras espécies do grupo que têm espinhos na margem do carpo das patas andadoras são *P. exilis* e *P. albus*. Para *P. longimanus* tem sido reportado a presença de um processo preungual (MCLAUGHLIN, 1974), porém para o exemplar analisado não foi observado a presença deste caráter.

Pagurus albus, *P. exilis* e *P. perlatus*, são as espécies mais parecidas entre si, por possuírem quelípodos densamente cobertos por grânulos, e patas andadoras parcialmente granuladas. Em *P. albus*, os grânulos abrangem até os própodos, carpo e mero das patas andadoras, já em *P. exilis* a presença de grânulos limita-se à periferia das patas andadoras e em

P. perlatus exclusivamente no carpo. Em *P. albus* e *P. exilis* as granulações da palma do quelípodo direito têm associadas uma linha de três a quatro cerdas, sendo ausentes em *P. perlatus*.

A espécie *P. limatulus* Fausto Filho, 1970, é proposta como pertencente a este grupo, pois compartilha as características do Grupo II “exilis”, como os quelípodos cobertos por grânulos como em *P. exilis* e *P. albus*. Os artículos das patas andadoras, própodo, carpo e mero, são como em *P. albus*, estando as diferenças exibidas no comprimento do dátilo com relação aos própodos dos quelípodos direitos, que são mais curtos em *P. limatulus* do que em *P. albus*.

A conformação dentária da crista dentata, neste grupo, varia em um número de 6 a 17 dentes, sendo observado em *P. exilis* entre 7-9 dentes, em *P. albus* de 6-8, em *P. gladius* de 8-10 dentes, *P. heblingi* conta com 17 dentes, *P. limatulus* de 6-8, em *P. longimanus* 13 dentes e de 8-10 dentes em *P. perlatus*.

Finalmente, estes antecedentes, permitem claramente estabelecer que o Grupo II “exilis”, é um grupo estável em seus caracteres diagnósticos, o que facilita a designação de espécies como componentes deste grupo, apresentando menos dúvidas taxonômicas do que o grupo I “provenzanoí”.

6.1.3. Grupo III “comptus”

FOREST & de SAINT LAURENT (1968) estabeleceram o Grupo III “comptus” para reunir as espécies das costas Pacífica e Atlântica da America do Sul, agrupando um total de nove espécies, das quais três apresentam ocorrência no Pacífico Leste, espécies que são parte do alvo deste estudo, *P. comptus*, *P. edwardsii* e *P. forceps*.

Das espécies do grupo, que ocorrem no oceano Pacífico, destacam-se *P. comptus* e *P. forceps*, espécies que são também encontradas na parte Sul do Atlântico. Estes táxons são muito semelhantes em sua morfologia externa, sendo consideradas como espécies irmãs ou intimamente relacionadas (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968). De fato, em reiteradas ocasiões, têm sido confundidas suas identidades, sendo inclusive, proposta uma sinonímia entre elas (LAGERBERG, 1905; STEBBING, 1914).

Pagurus comptus, foi descrita por WHITE (1847), para as Ilhas Falkland (Malvinas) como localidade tipo. A descrição foi sucinta, entregando poucas informações morfológicas para distinguir claramente a espécie, destacando-se a forma irregular dos quelípodos, o direito

com a palma levemente aplanada e coberta de pequenas protuberâncias ou “verrugas”, unhas curtas e grossas, pereiópodos lisas com poucas cerdas. Além, de considerar alguns aspectos da coloração do animal, como presença de 3-4 grandes bandas vermelhas nas pereiópodos.

Posterior a sua descrição, foram estabelecidas duas variedades morfológicas, uma proposta por MIERS (1881) i.e. *var. latimanus* e outra proposta por HENDERSON (1888) i.e. *var. jugosa*. Em 1905, LAGERBERG reportou, analisando os crustáceos da região sul polar, que existe uma ampla variabilidade morfológica intraespecífica, exibida na forma do quelípodo direito destes táxons, manifestando, que tais variantes da espécie representam na realidade uma variação morfológica da própria espécie. Nessa oportunidade, também insinua a possibilidade de sinonímia entre *P. comptus* e *P. forceps*. Idéia, adotada por STEBBING (1914) quem faz *P. gayi* Nicolet, 1849 sinônimo de *P. comptus*.

As semelhanças morfológicas destas espécies residem principalmente na forma dos quelípodos, sendo o direito largo e convexo, própodos com cristas dorsais mais o menos proeminentes, carpo robusto, armado na face interna com uma forte crista longitudinal disposta na superfície ventro-mesial e ventro-distal, que dependendo da espécie pode ser mais o menos visível desde arriba, superfície ventral côncava; o quelípodo esquerdo com o dátilo fortemente arqueado, formando um pronunciado hiato entre o dedo fixo e o dedo móvel. Apesar, destas similitudes, as duas espécies podem ser diferenciadas, pela presença, no caso de *P. forceps*, de fortes espinhos nas margens laterais do própodo, dedo fixo e dedo móvel do quelípodo maior, os que são menos pronunciados em *P. comptus*, a crista ventro-mesial do carpo é bastante pronunciada em *P. forceps*, a que é visível desde arriba, em posição dorso-lateral, enquanto que em *P. comptus* é menos pronunciada e não sempre observável.

Já na metade do século XX, a discussão sobre as identidades destas duas espécies ainda continuavam, no entanto, o trabalho de FOREST & de SAINT LAURENT (1968), tentou esclarecer as dúvidas existentes sobre as identidades de *P. comptus* e *P. forceps*, por meio da observação do material tipo de *P. forceps* e pelas análises morfológicas do material de *P. comptus* coletado durante a expedição Calypso.

Assim, FOREST & de SAINT LAURENT (1968), concluíram, que ambas as espécies estão estreitamente relacionadas, baseados em uma série de caracteres morfológicos, distintivos destes dois táxons, e que foram resumidamente apresentados em uma tabela (p. 140, tab. IV). Destacando, além das diferenças nos quelípodos, a forma do telso, que em *P. forceps* se mostra reto e armado com numerosos dentículos pequenos, intercalados com

dentículos maiores, enquanto que em *P. comptus* o telso é oblíquo e armado principalmente de dentículos maiores.

Finalmente, os autores expressaram que estas espécies devem ser consideradas táxons válidos e que provavelmente a origem oceânica de *P. comptus* e *P. forceps*, sejam diferentes, sendo a primeira uma espécie do Atlântico Sudoeste e águas sub-antárticas, enquanto que *P. forceps*, seria uma espécie que surgiu nas costas do Pacífico Leste. Uma vez que, diferenças na distribuição geográfica destas espécies também são notadas, sendo *P. comptus* distribuída desde os 26° de latitude Sul, até a região de Magallanes na zona austral do Chile (49°S), incluindo a parte Sul da Argentina e Uruguai (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; HAIG, 1955; BOSCHI *et al.*, 1992; LANCELOTTI & VASQUEZ, 2000), enquanto que, *P. forceps* ocorre desde o norte do Chile (21°S) até Tierra del Fuego (54°S), incluindo as Ilhas Falkland, no oceano Atlântico (HAIG, 1955; BOSCHI *et al.*, 1992; LANCELOTTI & VASQUEZ, 2000).

Com estes antecedentes, as identidades de *P. comptus* e *P. forceps* foram resolvidas, sendo reconhecidas como táxons válidos. Contudo, o problema taxonômico destas duas espécies, foi abordado apenas em uma perspectiva de morfologia externa, não existindo nenhuma tentativa prévia focada em resolver as relações evolutivas entre elas. O que foi, recentemente analisado por MANTELATTO *et al.* (2009), por meio do uso de ferramentas moleculares, indicando que a divergência observada entre as populações de *P. comptus* e *P. forceps* está de acordo com o que é possível de encontrar entre outros congêneres ao nível interespecífico. Ao mesmo tempo, concluíram que a proximidade filogenética destas espécies, não justifica uma possível sinonímia.

Das espécies analisadas, *P. edwardsii* e *P. comptus* possuem um dente acessório na crista dentada, caráter diferenciado em *P. forceps* que possui de entre dois a três dentes. As espécies, *P. comptus* e *P. forceps* são bastante similares entre si, mas morfologicamente muito diferentes de *P. edwardsii*. Os quelípodos de *P. edwardsii* são subovais a ovais na superfície dorsal, entanto, as outras duas espécies têm uma crista dorso-mesial na palma que é muito mais pronunciada em *P. forceps*. O dedo móvel de *P. edwardsii* também carece de cristas a diferença das outras duas espécies. Além desses caracteres, *P. edwardsii* é uma espécie facilmente reconhecível, principalmente por seus quelípodos armados densamente de grânulos arredondados de diferentes tamanhos, e de cor branco sobre um forte fundo vermelho, coloração que é mantida por muitos anos, após sua fixação em álcool.

Por outra parte, uma das observações de HAIG (1974) e de MCLAUGHLIN (1974), respeito do grupo “comptus”, é a profunda revisão morfológica que necessitam as três espécies que ocorrem no Pacífico Leste, sobre tudo das partes bucais, estruturas que foram descritas por MCLAUGHLIN (1974) para as outras espécies do grupo, que ocorrem na América do Norte, caracteres essenciais para comparar as espécies contidas nesta divisão, assim como também os caracteres diagnósticos do grupo III “comptus”. Neste trabalho, foram apresentados os primeiros antecedentes dessas estruturas, as que são acrescentadas às características do Grupo III “comptus”.

Nas três espécies do grupo, observa-se os maxilípodos com endopoditos longos e com o segmento basal estreito, caráter compartilhado com espécies de outros grupos, como “provenzano” e “exilis”. Além disso, este caráter encontra-se presente na espécie tipo *P. bernhardus*, que conforma o grupo V “bernhardus”. Portanto, este caráter não poder ser adotado como distintivo deste grupo, uma vez que representantes de outras agrupações o possuem.

A base-isquio dos segundos maxilípodos são fusionadas parcialmente em *P. comptus*, mais em *P. forceps* e *P. edwardsii* estão completamente fusionadas. Na espécie tipo do gênero são fusionadas completamente. Caráter também compartilhado por algumas espécies do grupo I “provenzano” como *P. villosus*, e em alguns exemplares de *P. marshi* e de *P. benedicti*. Já no grupo II “exilis” esta estrutura está fusionada completamente, exceto em *P. heblingi*.

Este caráter aparece em diferentes espécies, não sendo característico de um grupo em particular, por isso não pode ser usado como uma sinapomorfia, mas sim como uma homoplasia.

Os terceiros maxilípodos apresentam base-isquio completamente fusionados nas três espécies do grupo “comptus”, o qual também é possível de observar na espécie tipo e no grupo “exilis”. Contudo, em algumas espécies deste grupo estes artículos estão parcialmente fusionados; i.e. *P. albus*, *P. gladius*, *P. limatulus* e *P. perlatus*. Enquanto que em *P. heblingi* não estão fusionados.

Do mesmo modo, do que os segundos maxilípodos, o grau de fusão da base-isquio dos terceiros maxilípodos, mostra variações entre as espécies do mesmo grupo, assim como também de outros. Fazendo que seu uso como caráter diagnóstico seja discutível.

A crista dentada, em *P. comptus* é bem desenvolvida, com 18 a 20 dentes mais um dente acessório. O número de dentes é variável nas outras espécies com 12 a 14 em *P. forceps* e com 10 a 12 em *P. edwardsii*. Baseado em isto, o grupo poderia ter, como caráter

diagnóstico a presença de 10 a 20 dentes na crista dentada. Embora, este caráter é muito amplo, e pouco específico porque no grupo I, a espécie tipo; *P. provenzano*, tem de 10 a 13 dentes, e dentro deste grupo existe uma alta variabilidade na conformação dentária da crista dentata, como já foi discutido.

6.1.4. Grupo IX “sem nome”

Com posterioridade aos dois trabalhos que estabeleceram os principais grupos artificiais de espécies de *Pagurus* (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; MCLAUGHLIN, 1974), foram criados três novos grupos, os quais carecem de um nome definido, assim como também de um claro estabelecimentos de seus caracteres diagnósticos. Estes novos agrupamentos, foram criados para posicionar algumas espécies em particular e.g. *P. imarpe*, *P. delsolari*, *P. smithi*, *P. spilocarous*; cuja morfologia apresenta ser muito diferentes dos caracteres diagnósticos que englobam as outras espécies já estabelecidas, impedindo que estas espécies sejam alocadas aos grupos definidos.

O grupo IX, foi estabelecido para conter duas espécies descritas para a costa pacífica da América do Sul i.e. *Pagurus imarpe* e *P. delsolari*. Estas espécies são consideradas morfologicamente muito próximas, ao mesmo tempo que mostram um grau de relação com as espécies do grupo “exilis” e “comptus”. HAIG (1974), comparou estas espécies com representantes de ambos os grupos. Deste modo, com as espécies do grupo “exilis”, compartilham alguns dos seguintes caracteres e.g. pedúnculos oculares curtos e largos, dátilos das pereiópodos delgados, longos e curvados ventralmente; mas ainda assim, diferem em uma série de caracteres como forma do rostro, forma e tamanho dos acículos oculares, desenvolvimento da crista dentata e principalmente na armadura dos quelípodos que apresentam fortes cristas dorsais (HAIG, 1974).

Na comparação realizada por HAIG (1974) estas espécies também compartilham características morfológicas com os representantes do grupo “comptus”, sendo mais relacionadas com as três espécies que ocorrem na América do Sul, ao compartilharem o formato do rostro, que ultrapassa as projeções laterais, raspador do própodo com uma linha de escamas, crista dentata bem desenvolvida. Além da forma do quelípodo direito de *P. delsolari* e *P. comptus* que são relativamente semelhantes. Outros caracteres não estão presentes nas duas espécies do grupo IX, incluindo a forma delgada dos pedúnculos oculares, ausência de uma forte armadura no carpo e própodo das pereiópodos presente em *P. comptus* e *P. forceps*. Diferenças que não permitem incluir estas duas espécies no grupo “comptus”.

Portanto, como as características destas duas espécies não coincidem totalmente, com os caracteres diagnósticos dos grupos “exilis” e “comptus”, é provável que estas duas espécies devam ser incluídas em um novo grupo artificial de *Pagurus*, propondo que estas espécies conformem um grupo separado de espécies. Este novo grupo, foi inicialmente denominado como o quinto grupo de espécies sulamericanas, que seguindo a ordem correlativa dos grupos previamente estabelecidos por FOREST & de SAINT LAURENT (1968) e MCLAUGHLIN (1974), corresponde ao grupo artificial IX. Uma vez que o quinto grupo já tinha sido definido e nominado como “bernhardus” por MCLAUGHLIN (1974), junto com outros três agrupamentos. Assim, LEMAITRE & CRUZ CASTAÑO (2004) mencionaram que estas espécies são parte do grupo IX, mas sem definir um nome nem aprofundar nos caracteres diagnósticos do grupo.

Das duas espécies que conformam este grupo, *P. delsolari* possui a base-isquio dos terceiros maxilípodos não fusionados. A crista é bem desenvolvida, com entre 30 a 40 diminutos dentes. Na espécie afim descrita por HAIG (1974), *P. imarpe*, não é indicado o número de dentes que conformam esta estrutura, mas pela figura (HAIG, 1974, fig. F, p. 122) parece ter mais de 30 dentes diminutos, caráter, que pode ser considerado como uma característica distintiva para o grupo.

Em base nos antecedentes expostos, assim como também reafirmando as peculiaridades da espécie *Pagurus delsolari*, analisada neste trabalho e com as informações reportadas por HAIG (1974) para *Pagurus imarpe*, é proposto o nome e as características diagnósticas do grupo IX.

O grupo IX, passará a ser denominado “delsolari”, pela simples razão de ser o nome específico *delsolari*, como o primeiro alfabeticamente das duas espécies descritas por HAIG (1974). Além de ser desta espécie, da qual foi possível obter material para as análises, a falta de um critério melhor para nominar o grupo.

As características diagnósticas do grupo “delsolari” são: rostro longo, ultrapassando as projeções laterais e alcançando a metade do comprimento dos acúculos oculares. Projeções laterais agudas. Margem anterior da carapaça levemente côncavo, borda da região pós-orbital bem calcificada e formada por uma dupla borda. Acúculos oculares longos, comprimento 2 vezes sua largura, terminados em um espinho submarginal. Acúculos antenais longos 1-2 vezes o comprimento dos olhos. Quelípodo esquerdo com superfície dorso-mesial armado com uma forte crista longitudinal de tubérculos. Margens laterais das quelas com uma crista delgada armada de tubérculos. Crista dentada dos terceiros maxilípodos armada com

numerosos dentes pequenos, em torno de um número de 30 dentes. Raspador do própodo dos quartos pereiópodos formado por uma linha de escamas.

Pertencem a este grupo, até o momento e com base no material analisado, as espécies Sulamericanas *P. delsolari* e *P. imarpe*. Outras espécies de diversas localidades precisam ser revisadas para o conhecimento de suas estruturas bucais, assim como avaliar seus caracteres diagnósticos. Por enquanto, nenhuma outra espécie de *Pagurus*, presente neste hemisfério americano coincide com as características diagnósticas do grupo “delsolari”.

A espécie *P. meloi* Lemaitre & Cruz Castaño 2004, é em alguns aspectos semelhante às espécies do grupo IX “delsolari”, e.g. pedúnculos oculares curtos e robustos, pedúnculos antenais e antenulares longos, ultrapassando os pedúnculos oculares, entre outras similitudes. No entanto, outras estruturas e apêndices são diferentes, como a forma do rostro que é arredondado em esta espécie e fortemente triangular nas outras duas, os acúculos oculares não têm um espinho terminal que é claramente visível nas outras espécies, os quelípodos de *P. meloi* são densamente cobertos de tufo de cerdas, enquanto que em *P. delsolari* e *P. imarpe* são granulares, com escassas ou nulas cerdas, a crista dentata é bem desenvolvida, mas com 10-13 dentes e a base-isquio dos terceiros maxilípodos são parcialmente fusionadas em *P. meloi*. Estas características morfológicas, não permitem que esta espécie seja incluída neste grupo.

No entanto, *P. meloi* é bastante símil a *P. heblingi* (Grupo II “exilis”), principalmente na conformação das quelas cobertas de cerdas, dátilos dos segundos e terceiros pares de pereiópodos longos e delgados. Entretanto os autores desta espécie indicaram que uma das principais diferenças entre estas duas espécies está na ausência de um agudo espinho terminal nos acúculos oculares de *P. meloi*, que é característico em *P. heblingi* (Nucci & Melo, 2003)

O exemplar de *P. meloi*, aqui analisado foi coletado na Costa Rica, na costa Leste do oceano Pacífico. Este espécime foi determinado por Rafael Lemaitre em 2008 e está depositado na coleção da University of Louisiana-Lafayette nos Estados Unidos. Este espécime difere em um importante caráter da espécie, como é a ausência de espinho nos acúculos oculares, sendo no exemplar analisado, armado com um agudo espinho subterminal em cada acúculo ocular. Esta discrepância morfológica, foi consultada ao autor (R. Lemaitre), para saber se o caráter é variável na espécie, uma vez que, esta observação é discordante com o estabelecido na descrição original de *P. meloi*. Assim, como também ter conhecimento da existência de algum outro caráter diagnóstico da espécie, junto com ampliar a distribuição da

mesma, que foi reportada para a localidade tipo Bahia Humboldt na Colômbia. Não entanto, até o momento não foi obtida resposta alguma de parte do autor.

Das outras espécies citadas por MCLAUGHLIN (1974) para América do Norte, a espécie com maior número de dentes na crista, corresponde a *P. rathbuni* (Benedict, 1892), espécie que não foi atribuída por MCLAUGHLIN *op. cit.* em uns dos grupos existentes de *Pagurus*. Esta espécie se caracteriza por apresentar o rostro projetado, ultrapassando as projeções laterais, borda da região pós-orbital bem calcificada e formada por uma borda dupla. Os quelípodos, entretanto, carecem de uma cresta dorso-mesial na palma, e o raspador do própodo dos quartos pereiópodos possuem mais de uma linha de escamas.

Outras espécies com grande número de dentes na crista dentata, são *P. stevensae* Hart, 1971, cerca de 21 dentes; *P. arcuatus* Squires, 1964, com 20 dentes e *P. dalli* (Benedict, 1892) com aproximadamente 20 dentes.

Pagurus stevensae e *P. dalli* pertencem ao grupo VIII “trigonocheirus” ambas têm a palma do quelípodo esquerdo com uma crista dorso-mesial. Não obstante, em *P. stevensae* o rostro é tão longo como as projeções laterais, os acículos antenais são do mesmo comprimento do que os olhos e o raspador do própodo dos quartos pereiópodos têm múltiplas linhas de escamas, ao igual do que em *P. dalli*. Esta espécie tem o rostro mais longo do que as projeções laterais, ambos os quelípodos são fortemente espinhosos, o carpo é tão longo como as palmas dos quelípodos.

A espécie *P. arcuatus*, pertence ao grupo VI “capillatus” e difere do grupo IX “delsolari” no comprimento do rostro menor que as projeções laterais, os acículos antenais são do mesmo comprimento que os olhos. O quelípodo esquerdo tem uma crista media na palma. Portanto, até agora somente *P. delsolari* e *P. imarpe* compõem o grupo IX “delsolari”.

6.1.5. Brânquias em *Pagurus*

Um aspecto importante na classificação dos decápodes, corresponde ao tipo de formula branquial, caráter que permite distinguir os dois subordem do táxon i.e. Dendrobranchiata e Pleocyemata BURKENROAD (1981). Os Dendrobranchiata, apresentam brânquias com múltiplas ramas (dendríticas) (MARTIN *et al.*, 2007), enquanto que os Pleocyemata possuem brânquias de dois tipos, filo-brânquias e trico-brânquias (BURKENROAD, 1963; HONG, 1988; SCHOLTZ & RICHTER, 1995).

Evolutivamente o número de brânquias presentes nos distintos grupos de decápodes, tem experimentado uma tendência à redução no número destas (GURNEY, 1942; BALSS,

1957; BURKENROAD 1981). Podendo também, variar dentro de uma mesma família (HAYASHI, 1999; MCLAUGHLIN, 2003).

O número de brânquias e tipo de formulas branquiais, descritos na diagnose do gênero *Pagurus*, definem a presença de um número estável de brânquias, com onze pares de filobrânquias. Caráter que ao mesmo tempo, é pouco variável nas espécies de Paguridae MCLAUGHLIN (2003).

Os onze pares de brânquias presentes nos espécimes adultos de *Pagurus*, estão divididos em cinco pares de artrobrânquias mais um par de pleurobrânquias, as quais seguem um padrão estabelecido de organização. Sendo localizadas na membrana artrodial de cinco apêndices (i.e. III maxilípodos, quelípodos, II, III e IV par de pereiópodos). Portanto, as brânquias são distribuídas em dois pares por apêndice, sendo o par de pleurobrânquias encontradas nas pleuras do somito XIII (toracômero VII) dos quartos par de pereiópodos (HONG, 1988; MCLAUGHLIN, 2003). Padrão que é observado em todas as espécies analisadas, mas não acontece o mesmo com os filamentos branquiais.

A diagnose do gênero *Pagurus*, estabelece que as lâminas branquiais sejam do tipo biserial, ou seja, são brânquias tipo filobrânquias que têm um eixo central no qual se dispõem as distintas extensões laminares. O tipo biserial, indica que estas lâminas, no gênero, são só divididas em duas partes, a parte externa e a parte interna, carecendo de outra subdivisão na lâmina. A maior parte das espécies analisadas no presente estudo, têm esse caráter, embora, algumas espécies do grupo III “comptus” e do IX “delsolari” apresentam um padrão diferente para o estabelecido no gênero.

Quatro espécies de *Pagurus*, apresentam brânquias de tipo quadriserial, adotando a terminologia definida por LEMAITRE (1989), MCLAUGHLIN & de SAINT LAURENT (1998), FOREST *et al.* (2000), MCLAUGHLIN (2003). Estas espécies são: *P. comptus*, *P. edwardsii* e *P. forceps* (grupo III) e *P. delsolari* (grupo IX). Estas espécies ocorrem no extremo Sul do Pacífico Leste e parte do extremo austral do oceano Atlântico, entre o Chile e Argentina.

OLGUÍN (2008) propôs reunir as espécies com o caráter filamentos branquiais de tipo quadriserial dentro de um novo sub-gênero da família Paguridae o que foi denominado *Conupagurus* Olguín, 2008. Este subgênero se diferencia de *Pagurus* só na variação deste caráter diagnóstico do gênero, sendo assim, agrupadas estas espécies na categoria de subgênero, por considerar, que um só caráter morfológico não é suficiente para elevar um novo gênero, tomando em conta, ao mesmo tempo a opinião de McLaughlin *comm pers.*

Entretanto, outro gênero foi derivado de *Pagurus*, para realocar as espécies, que apresentavam filamentos branquiais de tipo quadriseriais, ademais da presença de rudimentos de pleurobrânquias nos segundos e terceiros pereiópodos, caracteres discrepantes com a diagnose de *Pagurus sensu stricto*. Sendo assim, estabelecido o gênero *Propagurus* McLaughlin & De Saint Laurent, 1998.

Por outra parte, o subgênero proposto por OLGUÍN (2008), exhibe uma alta variabilidade em outros caracteres como os espinhos nas projeções laterais armado nas espécies *P. comptus* e *P. delsolari* e desarmado em *P. perlatus* e *P. edwardsii*. Acúculos antenais com vários espinhos, nas espécies *P. delsolari*, *P. edwardsii* e *P. comptus*, e simples na espécie *P. perlatus*. Os quelípodos também mostram muita variabilidade, com crestas na superfície dorsal das palmas em *P. delsolari* e *P. comptus* as que são menos pronunciadas e desenvolvidas em *P. perlatus* e ausentes em *P. edwardsii*. O raspador do própodo dos quartos pereiópodos mostra também ser variável com só uma linha de escamas nas espécies *P. comptus*, *P. delsolari* e *P. edwardsii* e múltiplas linhas em *P. perlatus*. Esta variabilidade dos caracteres diagnósticos só é comparável com a variabilidade do gênero *Pagurus sensu lato*.

Segundo OLGUÍN (2008) dentro do grupo com brânquias quadriseriais a espécie *P. delsolari*, se diferencia das outras do subgênero, devido a presença de brânquias quadrisearias profundas. Porém devido a impossibilidade de comparar com material de *P. imarpe*, não pode-se proferir a proposta de um outro novo subgênero.

Por outro lado, o estabelecimento do subgênero *Conupagurus*, levanta dúvidas respeito da validade dos grupos de espécies dentro do gênero *Pagurus* no sentido proposto por FOREST & de SAINT LAURENT (1968), HAIG, (1974), MCLAUGHLIN (1974, 1975), LEMAITRE *et al.* (1982).

Segundo MCLAUGHLIN (1974) é possível que o gênero *Pagurus sensu stricto* tenha que ser redefinido e restrito só às espécies do grupo V “bernhardus”. Sendo as demais espécies atribuídas aos diferentes grupos de espécies como novos gêneros ainda não descritos. Ainda falta muito por fazer sobre a validade das espécies no grupo Paguridae, e portanto na filogenia do grupo e suas relações com os demais anomuros e decápodes em geral.

6.2. Considerações moleculares

As análises moleculares aplicadas para o gene mitocondrial e nuclear (16S e Histona 3), mostraram similaridades nas topologias geradas, apesar de serem genes diferentes, que atuam em distintos níveis de generalidade (SCHUBART *et al.*, 2000a e b; MANTELATTO *et al.*, 2006 e 2007). A implementação destes genes deveu-se, no caso do mtDNA a sua relativa facilidade no isolamento, alinhamento e análise de sequências homólogas, além de ser um gene conservado (HARRISON, 1989), enquanto que o gene nuclear caracteriza-se pelo sua ainda mais conservada estrutura, apresentando sequências idênticas em organismos distintos, além de possuir algumas variações espécie-específica (JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2000).

Assim nestas análises, com as sequências obtidas de ambos os genes (16S e Histona) e junto com dados disponíveis no Genbank foram apresentadas neste estudo, quatro topologias, dois para cada gene, produto das análises paralelas dos dados, por meio dos algoritmos de Neighbor-Joining e Máximo Likelihood.

Em um sentido geral, as principais diferenças entre as distintas topologias, obtidas de cada gene, foram baseadas no número díspar de sequências utilizadas nas análises (22 seq 16S e 17 seq H3), o que impediu provavelmente a formação dos mesmos nós internos, entre as espécies de *Pagurus* analisadas. Destaca-se o posicionamento de *Propagurus* como membro do clado de *Pagurus*, somado as variações nos arranjos de algumas espécies nos clados internos e.g. *P. comptus* e *P. heblingi*.

Assim, as topologias geradas, mostraram tênues diferenças na formação dos ramos internos, com uma clara separação das espécies dos gêneros *Calcinus* e *Dardanus*, empregadas como grupos externos. Além do mais, em todas as topologias, as espécies de *Pagurus* formaram um único clado.

6.2.1. Gene mitocondrial

Para o gene 16S mtDNA, as topologias obtidas tanto pelo método de distancia, como pelo método discreto mostraram ser bastante similares na formação dos agrupamentos, com algumas variações nos ramos internos de *Pagurus*. A árvore de consenso, obtida por meio de ML, foi a que mostrou uma melhor resolução para os nós internos formados, revelando-se mais informativas e consistentes.

As principais diferenças, de ambos os métodos se apresentaram nos subgrupos B e C, com respeito às relações entre *P. criniticornis*, *P. leptonyx* e *P. macLaughlinae* (subgrupo B),

as quais, no caso das análises de NJ foi mais estreita entre *P. criniticornis* e *P. leptonyx*, enquanto por ML foram mais relacionadas as espécies *P. criniticornis* e *P. macLaughlinae*, sendo este último agrupamento, melhor suportado pelo bootstrap. No subgrupo C, as diferenças deram-se na inserção ou não de *P. bernhardus*, sendo por NJ incluída com as espécies do Pacífico Leste (*P. comptus*, *P. edwardsii* e *P. forceps*), ao mesmo que, por ML foi relacionada com as espécies do Atlântico Ocidental (subgrupo D).

Dos grupos gerados, os ramos mais representativos foram o clado que reuniu as espécies *P. brevidactylus* e *P. provenzanoi*, as quais, são morfologicamente muito próximas, além de apresentar uma ampla distribuição geográfica, no oceano Atlântico. Este agrupamento, pode ser explicado pelas semelhanças morfológicas que apresentam estas duas espécies e.g. formato do rostro, tamanho dos pedúnculos antenulares e a armadura dos quelípodos com fortes espinhos, e que já tem sido reportando na literatura (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; MCLAUGHLIN, 1975; NUCCI & MELO, 2007).

Outro clado, com maior suporte na reamostragem, foi o conformado por *P. comptus*, *P. edwardsii* e *P. forceps*. Neste clado, ressalta-se a relação entre *P. comptus* e *P. forceps*, que foi 100% suportada nas duas topologias, o que reafirma a proximidade filogenética, que já tinha sido reportada por MANTELATTO *et al.* (2009), ao mesmo tempo que, confirma as fortes semelhanças existente na morfologia externa entre estes dois táxons, informação que já foi comentada anteriormente.

Um terceiro ramo representativo, foi o clado que reuniu as espécies *P. exilis* e *P. perlatus*, as quais, apresentam ampla distribuição geográfica, mas em costas diferentes (Oceano Atlântico e Pacífico respectivamente). Este agrupamento, pode ser explicado pelas semelhanças morfológicas, no formato do escudo dorsal, pedúnculos oculares e antenulares longos, forma geral dos quelípodos alongados e delgados, cobertos de tubérculos, diferenciando-se *P. perlatus* pela presença de uma fenda longitudinal na superfície dorsal da quela, enquanto que em *P. exilis* é contínua.

As semelhanças entre estas duas espécies, assim como com outras espécies sulamericanas, tem sido reportada desde o trabalho de FOREST & de SAINT LAURENT (1968), quando foi estabelecido o grupo artificial “*exilis*”, onde a espécie das águas atlânticas constitui a espécie representativa do grupo. Destacando-se a presença, neste clado da espécie da costa pacífica (*P. perlatus*) o que sustenta, que ambas as espécies formem um ramo dentro da topologia.

Por outra parte, a estreita relação dois outros táxons deste ramo (i.e. *P. alatus*, *P. prideaux* e *P. excavatus*), com ampla distribuição na Europa, já tinha sido reportada, indicando semelhanças morfológicas entre elas (FOREST, 1955; INGLE, 1993).

6.2.2. Gene nuclear

Nas análises, para o gene nuclear Histona 3, as topologias geradas por NJ e ML, foram relativamente iguais na formação geral dos agrupamentos, com variações menores nos ramos internos de *Pagurus*. De a modo geral, foram menos informativas na formação dos clados, em comparação com os agrupamentos obtidos com o gene 16S. Novamente, a topologia de consenso obtida por ML, foi a que mostrou-se mais informativa na resolução dos nós internos, existindo tênues diferenças com as topologias do gene mitocondrial, provavelmente decorrente da inclusão de duas espécies não usadas nas outras análises i.e., *P. meloi* e *Propagurus gaudichaudii*. Não entanto, estas espécies não formaram ramos significativos, ocupando um lugar mais distante das espécies *Pagurus*.

As principais diferenças de ambos métodos, se apresentaram no posicionamento de *P. heblingi* e *P. meloi*, onde por meio de NJ ficaram como espécies mais relacionadas, enquanto do que por MJ foram distantes, localizadas na base do clado de *Pagurus*.

A utilização de *Propagurus gaudichaudii* deveu-se ao fato de esta espécie ter sido membro do gênero *Pagurus*, sendo posteriormente re-allocada a um novo gênero por MCLAUGHLIN & de SAINT LAURENT (1998) baseado, principalmente, em dois caracteres discrepantes na descrição de *Pagurus sensu stricto*. Portanto o nível de similaridade entre estas espécies é elevado, o que de forma preliminar pode ser observado na análise molecular obtido com este gene, onde *Propagurus gaudichaudii* encontra-se inserida no clado dos *Pagurus*.

Por outro lado, a baixa resolução de alguns nós, refletem a impossibilidade de acessar as distâncias entre alguns espécimes, e.g. *P. comptus*, *P. edwardsii* e *P. forceps*, devido a alta similaridade genética.

6.2.3. O posicionamento de *Propagurus* dentro de *Pagurus*

O gênero *Propagurus* Mclaughlin & de Saint Laurent, 1998, foi estabelecido com base na revisão das espécies do gênero *Pagurus* da África do Sul. Ao analisar o holótipo de *P. deprofundis* (Stebbing, 1924), os autores observaram notáveis diferenças nos exemplares em relação com o padrão definido para as espécies de *Pagurus* Fabricius, 1775. Isto

principalmente pela presença de brânquias de tipo quadriserial e rudimentos de pleurobrânquias no V e VI somito torácico.

Em *Pagurus gaudichaudii*, identificaram características semelhantes na estrutura dos filamentos branquiais, junto com a presença de rudimentos de pleurobrânquias, fato que já tinha sido reportado por FOREST & de SAINT LAURENT (1968) quando designaram esta espécie como único representante do grupo IV de *Pagurus*, i.e. grupo gaudichaudi (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968, p 117).

Desta forma o novo gênero foi estabelecido com base nos seguintes caracteres: treze pares de brânquias, rudimentos de pleurobrânquias nos somitos torácicos V e VI (pereiópodos II e III) e filamentos branquiais quadriseriais, caracteres discrepantes com a diagnose de *Pagurus sensu stricto*. Sendo designada *P. gaudichaudii* (H. Milne Edwards, 1836) como a espécie tipo de *Propagurus*. No mesmo trabalho os autores incluem outras três espécies i.e. *P. profundis* (Stebbing, 1924), *P. haighae* (McLaughlin, 1997) e *P. yokoyai* (Makarov, 1938). Posteriormente MCLAUGHLIN & LEMAITRE (2000) ao descrever o macho de *Pagurus miyakei* (Baba, 1986), realocaram esta espécie a *Propagurus*. KOMAI & KONISHI (2003) adicionaram outras características da espécie junto com a caracterização da zoea I diferenciando-a da larva de *Pagurus* pela presença de dois espinhos no protópodo da segunda antena.

Atualmente o gênero *Propagurus* está constituído por cinco espécies, todas elas anteriormente pertenciam a *Pagurus*. Estes são táxons com um alto grau de semelhança morfológica com as espécies que compõe *Pagurus*, o que também foi evidenciado ao nível genético, uma vez que as análises obtidas com o gene nuclear histona 3 mostraram que *Propagurus gaudichaudii* posiciona-se dentro do clado que contem as espécies de pagurideos aqui analisadas. Cabe destacar, que no caso das análises de NJ, *Propagurus* encontra-se inserida junto com duas espécies que apresentam o caráter brânquias quadriseriais, i.e. *P. edwardsii* e *P. forceps* com valores de distância genética menores que 2% (*Propagurus* x *P. edwardsii* 1,5% e *Propagurus* x *P. forceps* 1,2%). Já na topologia obtida por ML esta associação não é evidente, uma vez que *Propagurus* é posicionado como um ramo basal com baixo suporte e parafilético do clado de *Pagurus*.

Pagurus formou um grupo monofilético bem suportado nas topologias geradas pelas análises do gene mitocondrial (16S), nos quais não foi possível acrescentar a sequência de *Propagurus gaudichaudii*. Contudo, nas análises com o gene nuclear com a adição da sequência dessa espécie, como foi indicado acima, *Pagurus* formou um grupo polifilético,

com um posicionamento incerto do gênero *Propagurus*. Isto indica que alguns dos caracteres utilizados para estabelecer o gênero *Propagurus* não são consistentes, e podem representar variação morfológica dentro de *Pagurus*. Consequentemente, traz a tona uma questão sobre a validade taxonômica deste gênero e, independente dessa questão, defende a mudança genérica de *Pagurus*, deixando o táxon possivelmente restrito a algumas poucas espécies.

Portanto, o gênero *Propagurus* é um táxon que necessita ser revisado, a partir de um número maior e mais representativo de espécies, além de outros marcadores moleculares, no intuito de melhor o entendimento das relações entre as espécies dos gêneros *Pagurus* e *Propagurus*.

6.2.4. Considerações finais

Observou-se uma tendência nas árvores quanto ao agrupamento das espécies com um certo grau de semelhança morfológica, respeitando os grupos artificiais proposto por vários autores (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; MCLAUGHLIN, 1974; LEMAITRE *et al.*, 1982) para as espécies estudadas.

Diversas tentativas de analisar as relações de parentesco dentro do gênero *Pagurus* têm sido realizadas, principalmente aqueles baseados em informações morfológicas (H. MILNE EDWARDS 1836; DANA, 1851; BENEDICT, 1892; FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; MCLAUGHLIN, 1974). Outras tentativas de organizar a grande quantidade de espécies foram feitos mediante o uso da morfologia larval (MACDONALD *et al.*, 1957; PIKE & WILLIAMSON, 1969).

A separação ao nível larval, mostra pelo menos dois grupos dentro de *Pagurus*, i.e. grupo A: com as espécies *P. bernhardus* e *P. pubescens*, e o grupo B: *P. prideauxi*, *P. cuanensis*, e *P. sculptimanus* (MACDONALD *et al.*, 1957), agrupamento válido para espécies que ocorrem na Europa. No entanto, trabalhos similares que permitam verificar a existência de um padrão similar na morfologia das larvas, com as espécies da América do Sul, para gerar agrupamentos de espécies dentro do gênero, não têm sido realizados, excetuando as espécies do grupo “provenzanoï” (LEMAITRE, 1982; LEMAITRE *et al.*, 1982).

A conformação dos grupos informais de espécies do gênero (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968; MCLAUGHLIN, 1974), foi discutido anteriormente. Na atualidade não existiam tentativas de relacionar antecedentes moleculares com a conformação interna destes agrupamentos, que outorguem auxílio e permitam entregar argumentos consistentes para a separação das espécies de *Pagurus* em outras categorias taxonômicas. Para isto, o uso de

ferramentas moleculares com o DNA mitocondrial ou nuclear são propostos como adequados para analisar agrupamentos em níveis taxonômicos inferiores (SCHUBART *et al.*, 2000 a e b). Assim, as árvores evidenciam uma tendência clara, repetida em cada uns dos genes, apesar das topologias mostrarem-se diferentes.

Como já discutido, os grupos informais de pagurideos, estão baseados em características morfológicas dentro da grande diversidade de espécies do gênero. Alguns autores, têm sugerido que estes grupos podem ser parte de uma re-estruturação do taxa, passando a conformar outras categorias taxonômicas como gênero ou subgêneros (FOREST & de SAINT LAURENT, 1968 [p.117]; MCLAUGHLIN, 1974 [p. 46]).

Os resultados mostram, o isolamento das espécies que compõem o grupo “provenzanoí” das espécies restantes do gênero *Pagurus*. Sendo, a espécie tipo, i.e. *P. bernhardus*, separada do clado.

Há antecedentes morfológicos, que indicam a associação existente entre as espécies deste conjunto proposto por FOREST & de SAINT LAURENT (1968) e ampliado posteriormente por MCLAUGHLIN (1974), LEMAITRE *et al.* (1982). A separação mediante estes resultados moleculares com 96% de suporte, do resto das espécies do gênero, permitem sugerir a possibilidade de separar de *Pagurus* o grupo I “provenzanoí”. Tendo isto em consideração, os resultados corroboram a heterogeneidade do táxon. Quando se inclui nas análises a espécie tipo, a distancia de este grupo com as restantes, torna-se mais evidente, pois todo o grupo I “provenzanoí” fica fora do clado II (gene 16S rDNA, ambas análises NJ e ML).

De este modo, o grupo “provenzanoí” constituiria uma nova categoria taxonômica, em cuja conformação, se observa uma separação interna, onde *P. brevidactylus* mostra-se distante das outras espécies, o que é reafirmado quando adicionam-se os dados do gene 16S da espécie *P. provenzanoí*, momento no qual as duas espécies são estreitamente relacionadas, separadas das outras espécies. O grupo “provenzanoí” foi definido como subdividido no complexo “lepidus” contendo as outras espécies do grupo. É provável, que a subdivisão do clado I (16S) e clado II (H3) esteja evidenciando essas diferenças morfológicas observadas e talvez, inclusive de outras ainda não examinadas (e.g. anatomia de estruturas internas).

O outro subgrupo, formado nas árvores corresponde a *P. leptonyx* junto com *P. criniticornis*, as quais, une-se *P. villosus*. As duas primeiras espécies correspondem a animais distribuídos no oceano Atlântico, enquanto que *P. villosus* no Pacífico. MCLAUGHLIN & HAIG (1993) indicaram que esta última espécie, é mais próxima a *P. spighti*, do que a outras

espécies do grupo, isto, porque junto com *P. nesiotetes* e *P. benedicti*, possuem um só espinho terminal nos acúlos oculares, o que as diferencia das outras espécies do oceano Pacífico. Já, as espécies do Atlântico deste clado também possuem só um espinho nesta estrutura. Quando *P. macclaughlinae*, é adicionada nas análises de 16S, esta espécie se une às espécies *P. leptonyx* e *P. crinitornis*, mais do que a *P. villosus*. Esta espécie distribui-se no Atlântico noroeste, e do mesmo modo do que as demais espécies do clado, apresenta tão só um espinho nos acúlos oculares (GARCÍA-GÓMEZ, 1982).

Com os antecedentes morfológicos e moleculares é factível apreciar uma diferenciação das espécies do grupo I “provenzanoio” que justificam a separação do táxon em um novo gênero. É provável que dentro do amplo número de espécies contidas nele exista mais de uma divisão, onde pelo menos *P. villosus* deveria agrupar-se numa subdivisão como um novo subgênero.

Outros dois agrupamentos, relativamente constantes em cada uns das árvores, corresponderam às espécies reunidas no grupo II “exilis” às quais unem-se a *Pagurus pollicaris* Say, 1817, espécie, até agora, não designada a nenhum grupo informal de espécie de *Pagurus*.

Como já foi discutido, o grupo II “exilis” é um dos agrupamentos dentro de *Pagurus*, que é mais claro na sua definição, assim como também nas espécies que compõem. Isto parece ser demonstrado pelas análises moleculares com poucas dúvidas. Quando se analisam, as espécies *P. perlatus*, *P. exilis* e *P. gladius*, com o gene nuclear, o grupo II “exilis” é separado com 95% de suporte. Por ambas as metodologias (NJ e ML), *P. exilis* e *P. gladius* mostraram-se mais próximas entre si, do que com *P. perlatus*, o que também é refletido nas análises morfológicas.

Pagurus pollicaris é uma espécie, que possui características morfológicas, que mostram proximidade ao grupo II “exilis” como o formato do rostro, armadura das projeções laterais, forma e ornamentações das quelas (SAY, 1817; WILLIAMS, 1984). TUDGE (1999) e SCELZO *et al.* (2010) encontraram que a morfologia da ampola acessória do espermatóforo para esta espécie é similar à de *P. exilis* e *P. longicarpus*, mais que a outras espécies do gênero. Como tem sido mencionado na literatura, a estrutura e ultraestrutura espermática do espermatóforo apresenta utilidade em análises filogenéticas nos decápodos (TUDGE 1997, 1999). Assim, a associação aqui encontrada com os dados moleculares e os antecedentes da literatura, com respeito a morfologia general do corpo desta espécie, assim como também, de seu espermatóforo, permitem sugerir a inclusão de *P. pollicaris* no grupo II “exilis” e de

confirmar este grupo como um clado válido que do mesmo modo que o caso anterior do grupo I “provenzanoio” permite sugerir em sua reagrupamento em um novo táxon.

O outro clado, obtido nas análises genético-moleculares, foi o clado “C” para a árvore do gene 16S e “B” para H3. Destaca-se a desigualdade de ambas as análises com a presença ou ausência da espécie tipo. Ao incluir a espécie tipo, os agrupamento variaram, sendo em um caso, mais relacionada com as espécies do grupo “comptus”, onde *P. forceps* e *P. comptus* mostram-se como espécies irmãs, refletido nestas análises, coincidindo, com as análises morfológicas. Nestas análises, ressalta a distância deste clado em relação à espécie tipo (64% NJ e 61% ML).

Com a exclusão da espécie tipo nas análises de H3, e com a inclusão de *Propagurus gaudichaudii*, *P. comptus* se separa notoriamente do clado, ficando unido com as espécies irmãs *P. forceps* e *P. edwardsii*. Estas duas espécies, apesar de grande diferença na sua morfologia, compartilham um caráter entre si, e.g. fusão completa da seção base-isquio dos segundo maxilípedos, a diferença de *P. comptus* que os apresenta fusionada só parcialmente. O uso deste caráter como apomorfia, já foi discutido previamente. Também, se observam diferenças morfológicas na conformação da crista dentata, sendo maior o número de dentes em *P. comptus*, do que nas outras duas espécies do grupo, aqui analisadas. Curiosamente *Propagurus gaudichaudii* se exibe mais próxima a estas duas espécies do grupo, que à espécie representativa do mesmo nesta análise. Ressalta, que *Propagurus gaudichaudii* comparte com estes dois táxons um número similar de dentes na crista dentata (MCLAUGHLIN & de SAINT LAURENT, 1998). Além do tipo de filamento branquial, embora morfológicamente esta espécie difere em muitos caracteres do resto das espécies do grupo. O que sugere a necessidade de mais estudos, que permitam aclarar seu status taxonômico, que de momento mostra-se parafilético.

Um último agrupamento foi o gerado entre as espécies *P. alatus*, *P. prideauxi* e *P. excavatus*, espécies amplamente distribuídas no Mar do Norte e Mar Mediterrâneo (INGLE, 1993). Os três táxons, compartilham, em comum com outras espécies da Europa, a forma triangular a subtriangular, do esternito dos terceiros par de patas, o qual também é armado com espinhos agudos (INGLE, 1985), mostrando similaridades morfológicas que suscitam incertezas acerca de seu independente status taxonômico. De fato, durante um tempo *P. alatus* Fabricius, 1775 e *P. excavatus* (Herbst, 1791), foram consideradas sinônimas (FOREST, 1955). Não entanto, recentes estudos moleculares com genes nucleares e mitocondriais (MATZEN DA SILVA *et al.*, 2011), que justificam a separação em nível de espécie.

Nas espécies da Europa, tem sido proposta, a separação em grupos artificiais de espécies, ao igual do que em outras localidades, assim MILNE EDWARDS & BOUVIER (1892) e posteriormente BOUVIER (1940) propuseram sua separação, baseados na presença ou ausência do segundo par de pleópodos nos machos, deste modo, as espécies *P. forbesi* Bell, 1846; *P. cuanensis* Bell, 1846 e *P. excavatus* conformam o grupo I que possui estas estruturas, enquanto que, o grupo II conformado pelas espécies que carecem delas tal como *P. alatus*, *P. bernhardus*, *P. prideaux* Leach, 1815, *P. anachoretus* Risso, 1827; *P. carneus* (Pocock, 1889) e *P. chevreuxi* (Bouvier, 1896).

INGLE (1985), propôs a conformação de dois grupos, baseados na morfologia, tanto do adulto como das larvas, formando duas subdivisões do gênero *Pagurus* para as espécies do Atlântico Leste e Mar Mediterrâneo. A subdivisão um, contem, junto a outras, às três espécies consideradas nestas análises moleculares. No mesmo trabalho INGLE *op. cit.* distingue três divisões de grupos de espécies dentro desta subdivisão; i.e. o grupo 1 “alatus” que reúne as espécies *P. alatus* e *P. excavatus* junto com outras duas; o grupo 2 “prideaux” e reúne a *P. prideaux* com *P. pycnacanthus* (Forest, 1955).

Para o gene H3, a relação entre as espécies *P. heblingi* e *P. meloi*, mostra-se mais estreita na análise de NJ, mas não por ML. *P. heblingi* ainda quando está junto com *P. meloi* exhibe-se distante das outras espécies de *Pagurus*, tanto nos diferentes clados, como nas distintas árvores apresentadas.

Estas espécies mostram diferenças, em comparação com os outros táxons das análises, que estão claramente estabelecidas dentro dos diferentes grupos artificiais de *Pagurus*. Assim, estas duas espécies, têm sido associadas indiretamente a um ou outro grupo, sem ser definitivamente inclusas em um grupo. Só *P. heblingi* é indicada como próxima ao grupo “exilis”, mas com características próprias, que a apartam das espécies contidas neste grupo (NUCCI & MELO, 2003).

Portanto, o conjunto de resultados apresentados, evidenciam a congruência da conformação de grupos de espécies dentro do gênero *Pagurus*.

Conclusões

7. CONCLUSÕES

Com as análises complementares realizadas, envolvendo os dados morfológicos e moleculares (16S e Histona), os resultados obtidos foram bastantes similares, formando-se os mesmos grupos de espécies, permitindo assim, inferir sobre alguns aspectos sobre a historia evolutiva das espécies do gênero *Pagurus*.

De acordo com os resultados, conclui-se que existe uma ampla variação morfológica entre este grupo seletivo de espécies, assim como também em outras do gênero, o que foi refletido em suas estruturas genéticas, evidenciado, paralelamente nas análises dos genes 16S e Histona 3, independente do método de análises empregado (NJ e ML).

A implementação de marcadores moleculares de origem distinta (mitocondrial e nuclear), por terem diferentes taxas de evolução, não conseguiram revelar diferenças significativas na variabilidade genética das espécies em estudo. No entanto, o gene mitocondrial 16S, permitiu detectar maior variação interespecífica, o que não foi tão visível com o gene H3.

Apesar disto, evidenciou-se a existência de mais de uma unidade taxonômica para as espécies que ocorrem na América do Sul, separando as espécies que compõe o grupo “provenzanoí” como um táxon diferenciado dentro de *Pagurus*.

Paralelamente foi levantada a dúvida sobre a validade taxonômica do gênero *Propagurus*, uma vez que esta espécie foi inserida no clado de *Pagurus* (gene nuclear). Ao mesmo tempo este resultado, corrobora com a mudança do gênero *Pagurus* em subunidades taxonômicas a partir dos grupos artificiais presentes em este táxon, sustentado nas afirmações anteriores com base nos caracteres morfológicos dos adultos.

Entretanto, é necessário contrastar estes resultados com análises moleculares posteriores, junto com a inclusão de novas sequências, tanto para estes genes como para outros. Além de incorporar, na medida do possível, todas as espécies que ocorrem no hemisfério sul da América, incluindo a sua vez, espécies de *Pagurus* que ocorram fora desta região.

Finalmente o conjunto de resultados confirmam a complexidade no entendimento das relações filogenéticas em *Pagurus*, providenciando novas hipóteses de trabalhos futuros.

Referências

8. REFERÊNCIAS

- Abele, L.G. & D.B. Means. 1977. *Sesarma jarvisi* and *Sesarma cookei*: Montane, terrestrial grapsid crabs in Jamaica (Decapoda). **Crustaceana**, 32(1): 91-93.
- Abele, L.G. & W. Kim. 1986. An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. **Technical Series**, 8(1): 1-172.
- Abele, L.G. 1991. Comparison of morphological and molecular phylogeny of the Decapoda. **Memoirs of the Queensland Museum**, 31: 101-108.
- Agassiz, A. 1876. Instinct? in hermit crabs. **Annals and Magazine of Natural History** 17: 100-101.
- Agrawal, A.A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. **Science**, 294: 321-326.
- Ahyong, S.T. & D. O'Meally. 2004. Phylogeny of the Decapoda reptantia: Resolution using three molecular loci and morphology. **The Raffles Bulletin of Zoology**, 52(2): 673-693.
- Ahyong, S.T., Lai, J.Y., Sharkey, D., Colgan, D.J. & Ng, P.K.L. 2007. Phylogenetics of the brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda): The status of Podotremata based on small subunit nuclear ribosomal RNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 45: 576-586.
- Ahyong, S.T., Schnabel, K.E. & Maas, E.W. 2009. Anomuran phylogeny: New insights from molecular data. In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds), **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Chapter IV: 339-414.
- Ahyong, S.T., Andreakis, N. & Taylor, J. 2011. Mitochondrial phylogeny of the deep-sea squat lobsters, Munidopsidae (Galatheaidea). **Zoologischer Anzeiger**, 250: 367-377.
- Alcock, A. 1905. Catalogue of the Indian decapod Crustacea in the collection of the Indian Museum. Part II. Anomura. **Fascicle I, Pagurides**, Calcutta. 197 pp.

- Anker, A., Ahyong, S.T., Noel, P.Y. & Palme, A.R. 2006. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: Parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. **Evolution**, 60(12): 2507-2528.
- Avise, J.C. 2004. Molecular markers, natural history and evolution. **Sunderland, Sinauers Associates**. 684 pp.
- Ball, E.E. & J. Haig. 1974. Hermit crabs from the tropical Eastern Pacific. I. Distribution, color, and natural history of some common shallow-water species. **Bulletin of the Southern California Academy of Sciences**, 73: 95-144.
- Balss, H. 1957. Decapoda. VII. Systematik. In: **Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches**. Akademische Versgesellschaft, Leipzig, Band 5, Abteilung I, Buch 7, Lieferung, 12: 1505-1672.
- Baratini, L.P. & E.H. Ureta 1960. La fauna de las costas uruguayas del Este (Invertebrados). Museo Damaso Antonio Larrañaga. **Publicaciones de Divulgación Científica, Montevideo**. 208 pp.
- Barnes, D.K.A. 2003. Local, regional and global patterns of resource use in ecology: Hermit crabs and gastropod shells as an example. **Marine Ecology Progress Series**, 246: 211-223.
- Bate, C.S. 1988. Report on the Crustacea Macrura collected by “Challenger” during the years 1873-76. **Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S., “Challenger”**, 24: 1-924.
- Benedict, J.E. 1892. Preliminary descriptions of thirty-seven species of hermit crabs of the genus *Eupagurus* in the U.S. National Museum. **Proceedings of the United States National Museum**, 15(887): 1-36.
- Blackstone, N.W. 1985. The effects of shell size and shape on growth and form in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. **Biological Bulletin**, 168: 75-90.
- Blackstone, N.W. 2005. Crustacea (Crustaceans). **Encyclopedia of Life Sciences**, 1-4.

- Boltaña, S. & M. Thiel. 2001. Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **Journal of Marine Biological Association United Kingdom**, 81: 633-638.
- Boltt, R.E. 1961. Antennary feeding of the hermit crab *Diogenes brevirostris* Stimpson. **Nature**, 192: 1099-1100.
- Bond-Buckup, G., Jara, C.G., Pérez-Losada, M., Buckup, L. & Crandall, K.A. 2008. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. **Hydrobiologia**, 595: 267-273.
- Boone, L. 1932. The littoral crustacean fauna of the Galapagos Islands. Part 2. Anomura. **Zoológica**, 14: 1-62.
- Boschi, E.E. 1979. Geographic distribution of argentinian marine decapod crustaceans. **Bulletin of the Biological Society of Washington**, 3: 134-143.
- Boschi, E., Fichbach, C. & Iorio, M. 1992. Catálogo de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. **Frente Marítimo 10**, Sección A: 7-94.
- Boschi, E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. **Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero**, 13: 17-136.
- Boschi, E. & M.A. Gavio. 2005. On the distribution of decapod crustaceans from the Magellan biogeographic province and the Antarctic region. **Scientia Marina**, 69(2): 195-200.
- Bouvier, E.L. 1895. Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Pagurés. **Annales des Sciences Naturelles Comprenant la Zoologie**, 18(7):157-213.
- Bouvier, E.L. 1896. Les Pagurinés des mers d'Europe (Crustacés) (Tableaux dichotomiques des genres et des espèces) (Fin). **La Feuille des Jeunes Naturalistes**, 3e Série 26(308-309): 149-155.
- Bouvier, E.L. 1898. Sur quelques Crustacés anomoures et brachyures recueillis par M. Diguët em Basse-Californie. **Bulletin Du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris**. 4: 371-384.

- Bouvier, E.L. 1940. Faune de France. Décapodes Marcheurs. **Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris**, 37: 1-404.
- Bowman, T.E. & L.G. Abele. 1982. Classification of the recent Crustacea. In: Abele, L.G. (Ed.), **Systematics, the fossil record and biogeography**. Academic Press, New York: 1-27.
- Brandt, J.F. 1851. Krebse. In: Middendorff, A.T. von, Reise in den äusser sten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844, **Zoologie**, 2(1): 77-148.
- Brenner, S.F.J. & M. Meselson. 1961. An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. **Nature**, 190: 576-581.
- Brown, S., Rouse, G.W., Hutchings, P. & Colgan, D.J. 1999. Assessing the usefulness of histone H3, U2 snRNA and 28S rDNA in analyses of polychaete relationships. **Australian Journal of Zoology**, 47: 499-516.
- Bruno, W.J., Socci, N.D. & Halpern, A.L. 2000. Weighted neighbor-joining: A likelihood-based approach to distance based phylogeny reconstruction. **Molecular Biology and Evolution**, 17: 189-197.
- Buhay, J.E., Moni, G., Mann, N. & Crandall, K.A. 2007. Molecular taxonomy in the dark: Evolutionary history, phylogeography, and diversity of cave crayfish in the subgenus *Aviticambarus*, genus *Cambarus*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 42: 435-448.
- Burkenroad, M.D. 1963. The evolution of the Eucarida (Crustacea: Eumalacostraca) in relation to the fossil record. **Tulane Studies in Geology**, 2: 3-16.
- Burkenroad, M.D. 1981. The higher taxonomy and evolution of Decapoda (Crustacea). **Transactions of the San Diego Society of Natural History**, 19(17): 251-268.
- Cai, Y & S. Yuan. 1996. Atyid shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the Chishui region of Guizhou province, Southern China. **The Raffles Bulletin of Zoology**, 44(2): 371-398.

- Camp, D.K., Whiting, N.H. & Martin, R.E. 1977. Nearshore marine ecology at Hutchinson Island, Florida: 1971-1974. V. Artropods-Florida. **Marine Research Publications**, 25: 1-63.
- Chace, F.A., Jr. 1962. The non-brachyuran decapod crustaceans of Clipperton Island. **Proceedings of the United States National Museum**, 113(3466): 605-635.
- Chirichigno, N.F. 1970. Lista de Crustáceos del Perú (Decapoda y Stomatopoda) con datos de su distribución geográfica. **Informe Instituto del Mar del Perú**, 35: 1-115.
- Chown, S.L., Slabber, S., McGeoch, M.A., Janion, C. & Petter, H.L. 2007. Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. **Proceedings of the Royal Society**, 274: 2531-2537.
- Chu, K.H., Tsang, L.M., Ma, K.Y., Chan, T.Y. & Ng, P.K.L. 2009. Decapod phylogeny: What can protein-coding genes tell us?. In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds), **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Chapter I: 89-99.
- Coelho, P.A. 1964. Alguns crustáceos novos para Pernambuco e Estados vizinhos na coleção carcinológica do Instituto Oceanográfico da Universidade do Recife. **Ciência e Cultura**, São Paulo, 16(2): 225-256.
- Coelho, P.A. & M. Ramos-Porto. 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 do Instituto Oceanográfico. Universidade Federal de Pernambuco**, 13:133-236.
- Coelho, P.A. & M. Ramos-Porto. 1986. Sinopse dos crustáceos decápodos brasileiros (famílias Callianassidae, Upogebiidae, Parapaguridae, Paguridae, Diogenidae). **Trabalhos do Instituto Oceanográfico. Universidade Federal de Pernambuco**, 19: 27-53.
- Colgan, D.J., McLauchlan, A., Wilson, G.D.F., Livingston, 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.

- Colgan, D.J., Hutchings, P.A. & Beacham, E. 2008. Multi-Gene analyses of the phylogenetic relationships among the Mollusca, Annelida, and Arthropoda. **Zoological Studies**, 47(3): 338-351.
- Crandall, K.A., Harris, D.J. & Fetzner Jr., J.W. 1996. Crayfish molecular systematic: Using a combination of procedures to estimate phylogeny. **Systematic Biology**, 45: 1-26.
- Cruickshank, R.H. 2002. Molecular markers for the phylogenetics of mites and ticks. **Systematic & Applied Acarology**, 7: 3-14.
- Cunningham, C.W., Blackstone, N.W. & Buss, L.W. 1992. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors. **Nature, London**, 355: 539-542.
- Dana, J.D. 1851. Conspectus crustaceorum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wiljes e Classe Reipublicae Foederatae Duce, lexit et descripsit J.D. Dana. Pars VI. **American Journal of Science and Arts**, 2(11): 268-274.
- Dana, J.D. 1852. Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, **U.S.N. (atlas)** 13: 1-685.
- Daniels, S.R. 2003. Examining the genetic structure among populations of the common cape river crab *Potamonautes perlatus* from river systems in South Africa reveals hydrographic boundaries. **Journal of Crustacean Biology**, 23(4): 936-950.
- De Grave, S., Pentcheff, N.D., Ahyong, S.T., Chan, T.Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Fransen, C.H.J.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H., Tshudy, D. & Wetzer, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology**, 21: 1-109.
- Del Solar, E.M. 1972. Addenda al catálogo de crustáceos del Perú. **Informaciones del Instituto del Mar del Perú**, 38: 1-21.
- Desmarest, A.G. 1825. Considérations générales sur la classe des Crustacés, et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes, ou dans les eaux douces de la France. Paris and Strasbourg: **F.G. Levrault**. 446 pp.

- Dixon, C.J., Ah Yong, S.T. & Schram, F.R. 2003. A new hypothesis of decapod phylogeny. **Crustaceana**, 76(8): 935-975.
- Edgecombe, G.D., Wilson, G.D.F., Colgan, D.J. Gray, M.R. & Cassis, G. 2000. Arthropod cladistics: Combined analysis of histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. **Cladistics**, 16: 155-203.
- Fabricius, J.C. 1775. Systema entomologiae sistens insectorum classes, ordines, genera, species, adjectives synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. **Flensburgi et Lipsiae**. 832 pp.
- Fausto-Filho, J. 1970a. *Pagurus limatulus*, nova espécie de crustáceo do Brasil (Crustácea: Decapoda: Paguridae). **Arquivos de Ciências do Mar**, 10(1): 69-72.
- Fausto-Filho, J. 1970b. Quarta distribuição ao inventário dos crustáceos decápodos marinhos do Nordeste brasileiro. **Arquivos de Ciências do Mar**, 10(1): 55-60.
- Fausto-Filho, J. 1974. Stomatopod and decapod crustaceans of the Archipelago of Fernando Noronha, Northeastern Brazil. **Arquivos de Ciências do Mar**, 14: 1-35.
- Felder, D.L. 1973. An annotated key to crabs and lobsters (Decapoda, Reptantia) from coastal waters of the Northwestern Gulf of Mexico. **Publication number LSU-SG-73-02 of the Center for Wetlands Resources**, Louisiana State University, Baton Rouge. 103 pp.
- Felder, D.L. & A.H. Chaney. 1979. Decapod crustacean fauna of seven and one-half Fathom Reef, Texas: Species composition, abundance, and species diversity. **Contributions in Marine Science**, 22: 1-29.
- Felder, D.L. 2001. Diversity and ecological significance of deep-burrowing macrocrustaceans in coastal tropic waters of the Americas (Decapoda; Thalassinidea). **Interciencia**, 26(10): 440-449.
- Felder, D.L. & R. Robles. 2009. Molecular phylogeny of the family Callinassidae based on preliminary analyses of two mitochondrial genes. In: Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.L (Eds), **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Cap. III: 327-342.

- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. **Journal of Molecular Evolution**, 17: 368-376.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approaching using the bootstrap. **Evolution**, 39: 783-791.
- Folmer, O., Black, M.H., Lutz, W.R. & Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, 3: 294-99.
- Fordyce, J.A. 2006. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. **The Journal of Experimental Biology**, 209: 2377-2383.
- Forest, J. 1955. Crustacés Décapodes, Pagurides. Expédition océanographique belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique sud (1948-1949): Résultats scientifiques. **Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles**, 3(4): 29-1475.
- Forest, J. & M. de Saint Laurent. 1968. Campagne de la "Calypso" au large des côtes Atlantiques de l'Amérique méridionale du Sud (1961-1962). 6. Crustacés Décapodes: Paguridés. **Annales de l'Institut Oceanographique**. Mónaco, 45(2): 47-169.
- Forest, J. 1978. Sur deux Pagurides nouveaux de l'Atlantique tropical africain: *Pagurus laurentae* et *Paguristes cyanops* spp. nov. **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle**, Paris 3a série, Zoologie, 356(520): 525-538.
- Forest, J., Saint Laurent, M. de., McLaughlin, P.A. & Lemaitre, R. 2000. The marine fauna of New Zealand: Paguridea (Decapoda: Anomura) exclusive of the Lithodidae. **NIWA Biodiversity Memoir**, 114: 1-250.
- Francisco, A.K. & P.M. Galetti Junior. 2005. Genetic distance between broodstocks of the marine shrimp *Litopenaeus vannamei* (Decapoda, Penaeidae) by mtDNA analyses. **Genetics and Molecular Biology**, 28(2): 258-261.
- Fratini, S. & M. Vannini. 2002. Genetic differentiation in the mud crab *Scylla serrata* (Decapoda: Portunidae) within the Indian Ocean. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 272: 103-116.

- Galtier, N. & M. Gouy, 1995. Inferring phylogenies from DNA sequences of unequal base compositions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 92:11317-11321.
- Garcia-Gomez, J. 1982. The provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Paguridae) in the Western Atlantic. Part I. *Pagurus maclaughlinae*, a new species. **Bulletin of Marine Science**, 32(3): 647-655.
- Gatesy, J., DeSalle, R. & Wheeler, W. 1993. Alignment-ambiguous nucleotide sites and the exclusion of systematic data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 2: 152-157.
- Gillikin, D.P., & Schubart, C.D. 2004. Ecology and systematics of the genus *Perisesarma* (Crustacea:Brachyura: Sesarmidae) from East Africa. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 141: 435-445.
- Giribet, G., Carranza, S., Baguna, J., Riutort, M. & Ribera, C. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada plus Arthropoda clade. **Molecular Biology and Evolution**, 13: 76-84.
- Gordan, J. 1956. A bibliography of pagurid crabs, exclusive of Alcock, 1905. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 108(3): 253-352.
- Glaessner, M.F. 1969. Decapoda. In: Treatise on invertebrate paleontology, Part R, Arthropoda 4, Moore R.C., & Lawrence, R. (Eds), **The Geological Society of America and the University of Kansas**. Kansas Press, 2: 399-561.
- Glasell, S.A. 1937. The Templeton Crocker Expedition XI. Hermit crabs from the Gulf of California and West coast of Lower California. **Zoologica**, 22: 241-253
- Gurney, R. 1942. Larvae of Decapoda crustace. **London Royal Society**. 306 pp.
- Gusmão, J., Lazowski, C. & Sole-Cava, A.M. 2000. A new species of *Penaeus* (Crustacea: Penaeidae) revealed by allozyme and cytochrome oxidase analyses. **Marine Biology**, 137: 435-446.
- Guzmán, G. 1999, Clave para la identificación de los anomuros. **Ediciones Campus Unap**. Iquique, Chile. 53 pp.

- Guzmán, G. 2004. *Isocheles aequimanus* (Dana, 1852) (Decapoda, Anomura, Paguroidea): Revalidación para la carcinofauna chilena. **Investigaciones Marinas**, Valparaíso, 32(2): 129-132.
- Haig, J. 1955. The Crustacea Anomura of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. **Lunds Universitets Årsskrift N.F. Avd. 2**, 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: 13-32.
- Haig, J. 1974. Two new species of *Pagurus* from deep water off Peru and Chile (Decapoda, Anomura, Paguridae). **Crustaceana**, 27(2): 119-130.
- Haig, J. & A.W. Harvey. 1991. Three new species of the *Pagurus lepidus* complex (Decapoda, Anomura, Paguridae) from the Eastern Pacific. **Contributions in Science**, Natural History Museum of Los Angeles County, 430: 1-11.
- Haig, J. & P.A. McLaughlin. 1991. The identity of *Pagurus lepidus* (Bouvier) (Decapoda, Anomura, Paguridae) and description of a new Eastern Pacific insular species. **Contributions in Science**, Natural History Museum of Los Angeles County, 425: 1-12.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98NT. **Nucleic Acids Symposium Series**, 41: 95-98.
- Harrison, J.S. 2004. Evolution, biogeography, and the utility of mitochondrial 16S and COI genes in phylogenetic analysis of the crab genus *Austinia* (Decapoda: Pinnotheridae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 30: 743-754.
- Harrison, R.G. 1989. Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. **Trends in Ecology and Evolution**, 4:6-11.
- Harvey, A.W. & P.A., McLaughlin. 1991. Two new species of the provenzanoi group of *Pagurus* (Decapoda, Anomura, Paguridae) from the Eastern Pacific with notes on their ecology. **Contributions in Science**, Natural History Museum of Los Angeles County, 425: 13-22.

- Hayashi, K.I. 1999. Crustacea Decapoda: Revision of *Pasiphaea sivado* (Risso, 1816) and related species, with descriptions of one new genus and five new species (Pasiphaeidae). In: Crosnier, A. (Ed), Résultats des Campagnes MUSORSTOM. **Memoires du Museum national d'Histoire naturelle**, 180(20): 267-302.
- Hazlett, B.A. 1966. The behavior of some deep-water hermit crabs (Decapoda: Paguridea) from the straits of Florida. **Bulletin of Marine Science**, 16(1): 76-92.
- Hazlett, B.A. 1981. The behavioural ecology of hermit crabs. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 12:1-2.
- Hebling, N.J. & A.L. Brossi-Garcia. 1981 Desenvolvimento pós-embrionário de *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852) (Crustacea, Paguridae), em laboratório. **Revista Brasileira de Biologia**, 41(4): 765-779.
- Hebling, N.J. & P.J. Rieger. 1986. Os ermitões (Crustacea, Decapoda: Paguridae e Diogenidae) do litoral do Rio Grande do Sul, Brasil. **Atlântica**, 8: 63-77.
- Heck, K.JR. 1977. Comparative species richness, composition and abundance of invertebrates in Caribbean seagrass (*Thalassia testudinum*) meadows (Panamá). **Marine Biology**, 41: 335-348.
- Hedrick, P.W. 2006. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: The age of genomics. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, 37: 67-93.
- Henderson, J.R. 1888. Report on the Anomura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. **Scientific Results of the Exploratory Voyage of HMS Challenger (Zoology)**, 27: 1-221.
- Hendrickx, M.E. & A.W. Harvey. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern tropical Pacific. **Belgian Journal of Zoology**, 129(2): 363-389.
- Hess, W. 1865. Beiträge zur Kenntnis der Decapoden-Krebse Ost-Australiens. **Archiv für Naturgeschichte**, 31: 127-173.
- Hickerson, M.J. & C.W. Cunningham. 2000. Dramatic mitochondrial gene rearrangements in the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Crustacea, Anomura). **Molecular Biology and Evolution**, 17(4): 639-644.

- Holthuis, L.B. 1950. Decapoda (K IX) A. Natantia, Macrura Reptantia, Anomura en Stomatopoda (K X). **Fauna van Nederland**, 15: 1-166.
- Hong, Y.S. 1988. Development of epipods and gills in some pagurids and brachyurans. **Journal of Natural History**, 22: 1005-1040.
- Huelsenbeck, J.P. & B. Rannala. 1997. Maximum likelihood estimation of phylogeny using stratigraphic data. **Paleobiology**, 23(2): 174-180.
- Huelsenbeck, J.P. & F. Ronquist. 2001. MrBayesian inferences of phylogeny. **Bioinformatics**, 17: 754-755.
- Iannaccone, J. & L. Alvarino. 2005. Morfometria, proporcion sexual y selectividad a conchillas de gasteropodos de tres especies simpátricas de cangrejos ermitaños *Pagurus* (Decapoda. Anomura, Paguridae) en la bahía de Ancon, Lima, Perú. **Gayana**, 69(1): 139-143.
- Ingle, R.W. 1985. Northeastern Atlantic and Mediterranean hermit crabs (Crustacea: Anomura: Paguroidea: Paguridae). I. The genus *Pagurus* Fabricius, 1775. **Journal of Natural History**, 19: 745-769.
- Ingle, R.W. 1993. Hermit crabs of the Northeastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. An illustrated key. **Chapman & Hall**, London, New York. 495 pp.
- Junqueira, L.C. & J. Carneiro, 2000. Biología celular e molecular. 7ª ed. **Guanabara Koogan**, 147-150.
- Kimura, M. 1989. The neutral theory of molecular evolution and the world view of neutralists. **Genome**, 31: 24-31.
- Kinahan, J.R. 1857. Remarks on Crustacea collected in Peru, the high seas, and South Australia, with descriptions of undescribed species. **Journal of the Royal Dublin Society**, 1856/1857: 328-352.
- Klaus, S., Brandis, D., Ng, P.K.L., Yeo, D.C.J. & Schubart, C.D. 2009. Phylogeny and biogeography of Asian freshwater crabs of the family Gecarcinucidae (Brachyura: Potamoidea). In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds), **Crustacean**

- Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics.** Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Chapter V: 509-531.
- Komai, T. & K. Konishi. 2003. Further note on *Propagurus miyakei* (Baba, 1986) (Decapoda: Anomura: Paguridae), with description of its firsts zoea. **Bulletin of Marine Science**, 72(3):853-869.
- Kropp, R.K. 1987. Descriptions of some endolithic habitats for snapping shrimp Alpheidae in Micronesia. **Bulletin of Marine Science**, 41: 204-213.
- Lancaster, I. 1988. *Pagurus bernhardus* (L.) – An introduction to the natural history of hermit crabs. **Field Studies**, 7:189-238.
- Lancelotti, D.A. & J.A. Vasquez. 2000. Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: Contribución para la conservación marina. **Revista Chilena de Historia Natural**, 73(1): 99-129.
- Lagerberg, T. 1905. Anomura und Brachyura der Schwedischen Südpolar-Expedition. **Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903, Zoologie, Lieferung**, 5(7): 1-39.
- Latreille, P.A. 1803. **Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes.** Paris, 6(5):1-391.
- Latreille, P.A. 1810. **Considerations generales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides, et des Insectes; avec un tableau methodique de leur genres, disposés en familles.** Paris. 444 pp.
- Lemaitre, R., McLaughlin, P.A. & García-Gómez, J. 1982. The provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Paguridae) in the Western Atlantic. Part IV. A review of the group, with notes on variations and abnormalities. **Bulletin of Marine Science**, 32: 670-701.
- Lemaitre, R. 1989. Revision of the genus *Parapagurus* (Anomura: Paguroidea: Parapaguridae), including redescriptions of the Western Atlantic species. **Zoologische Verhandelingen**, 253: 1-106.

- Lemaitre, R. & R. Alvarez-León. 1992. Crustáceos decápodos del Pacífico colombiano: Lista de especies y consideraciones zoogeográficas. **Anales del Instituto de Investigaciones Marinas, Punta Betín**, 21: 33-76.
- Lemaitre R. & N. Cruz Castaño. 2004. A new species of *Pagurus* Fabricius, 1775 from the Pacific coast of Colombia, with a checklist of Eastern Pacific species of the genus. **Nauplius**, 12: 71-82.
- Lemaitre, R. & H. Watabe. 2005. *Pagurus ikedai* (Crustacea: Anomura: Paguridae), a new hermit crab species of the bernhardus group from Japanese waters. **Zootaxa**, 819: 1-12.
- Lemaitre, R., McLaughlin, P.A. & Sorhannus, U. 2009. Phylogenetic relationships within the Pylochelidae (Decapoda: Anomura: Paguroidea): A cladistic analysis based on morphological characters. **Zootaxa**, 2022: 1-14.
- Lenz, H. 1902. Die Crustaceen der Sammlung Plate (Decapoda und Stomatopoda). **Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere** 5 (2): 731-772.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. (10 Edition) **Holmiae, Laurentii Salvii III**, 1: 824 pp.
- 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.
- Lovrich, G.A.P. & S. Thatje. 2006. Reproductive and larval biology of the sub-Antarctic hermit crab *Pagurus comptus* reared in the laboratory **Journal Marine Biology Association of the United Kindom**, 86: 743-749.
- MacDonald, J.D., Pike, R.B. & Williamson, D.I. 1957. Larvae of the British species of *Diogenes*, *Pagurus*, *Anapagurus* and *Lithodes* (Crustacea, Decapoda). **Proceedings of the Biological Society of London**, 128: 209-257.

- Macpherson, E. & A. Machordom. 2001. Phylogenetic relationships of species of *Raymunida* (Decapoda: Galatheidae) based on morphology and mitochondrial cytochrome oxidase sequences, with the recognition of four new species. **Journal of Crustacean Biology**, 21(3): 696-714.
- Makarov, V.V. 1938. Décapodes Anomures. **Crustacés**, 10: 331 pp.
- Malay, M.C.D. & G. Paulay. 2009. Peripatric speciation drives diversification and distributional pattern of reef hermit crabs (Decapoda: Diogenidae: *Calcinus*). **Evolution**, 64(3): 634-662.
- Manjulatha, C. & D.E. Babu. 1991. Functional organization of mouth parts, and filter feeding, in *Clibanarius longitarsus* (Crustacea: Anomura). **Marine Biology**, 109: 121-127.
- Mantelatto, F.L. & R. Garcia. 1999. Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, 19(2): 268-275.
- Mantelatto, F.L. & R. Garcia. 2000. Shell utilization pattern of the hermit crabs *Calcinus tibicen* (Diogenidae) from Southern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, 20(3): 460-467.
- Mantelatto, F.L. & J.M. Martinelli. 2001. Relative growth and sexual dimorphism of the South Atlantic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) from Ubatuba, Brazil. **Journal of Natural History**, 35(13): 429-437.
- Mantelatto, F.L. & R. Garcia. 2002. Hermit crab fauna from the infralittoral zone of Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). In: Briones, E.E. & Alvarez, F. (Eds), **Modern Approaches to the Study of Crustacea Research**. Kluwer Academic/Plenum Publishers, 137-134.
- Mantelatto, F.L. & J.M. Martinelli. 2004. The importance of shell occupation and shell availability in the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) (Paguridae) population from the Southern Atlantic. **Bulletin of marine Science**, 75(1): 27-35.
- Mantelatto, F.L., Christofolletti, R.A. & W.C. Varlenti. 2005. Population structure and growth of the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) (Anomura, Paguridae) from the Northern coast of São Paulo, Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 85(1): 127-128.

- Mantelatto, F.L., Robles, R., Biagi, R. & Felder, D.L. 2006. Taxonomic and distributional status based on molecular data for the hermit crab genera *Loxopagurus* Forest, 1964, and *Isocheles* Stimpson, 1858 (Decapoda, Anomura, Diogenidae). **Zoosystema**, 28 (2): 495-506.
- Mantelatto, F.L., Biagi, R., Meireles, A.L. & M.A. Scelzo. 2007a. Shell preference of the hermit crab *Pagurus exilis* (Anomura: Paguridae) from Brazil and Argentina: A comparative study. **Revista de Biologia Tropical**, 55(1): 153-162.
- Mantelatto, F.L., Espósito, D.L.A., Terossi, M., Biagi, R. & A.L. Meireles. 2007b. Population features of the Western Atlantic hermit crab *Pagurus exilis* (Anomura: Paguridae) in Brazil. **Atlântica**, 29(2): 107-114.
- 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 London**, 150: 211-220.
- Mantelatto, F.L., Pardo, L.M., Pileggi, L.G. & Felder, D.L. 2009a. Taxonomic re-examination of the hermit crab species *Pagurus forceps* and *Pagurus comptus* (Decapoda: Paguridae) by molecular analysis. **Zootaxa**, 2133: 20-32.
- Mantelatto, F.L., Robles, R., Schubart, C.D. & Felder, D.L. 2009b. Molecular phylogeny of the genus *Cronius* Stimpson, 1860, with reassignment of *C. tumidulus* and several american species of *Portunus* to the genus *Achelous* De Hann, 1833 (Brachyura: Portunidae). In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds), **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Chapter V: 537-551.
- Markham, J.C. 1977. Description of a new Western Atlantic species of *Argeia* Dana with a proposed new subfamily for this and related genera (Crustacea, Isopoda, Bopyridae). **Zoologische Mededelingen**, 52(9): 107-123.
- Markham, J.C. 1978. Bopyrid isopods parasitizing hermit crab in the Northwestern Atlantic Ocean. **Bulletin Marine Sciences**, 28:102-117.
- Markham, J.C. 1979. Epicaridean isopods of Bermuda. **Bulletin Marine Sciences**, 29: 522-529.

- Markham, J.C. & J.J. McDermott. 1980. A tabulation of the Crustacea Decapoda of Bermuda. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 93: 1266-1276.
- Martin, J.W. & L.G. Abele. 1986. Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae), with comments on anomuran phylogeny. **Journal of Crustacean Biology**, 6: 576-616.
- Martin, J.W. & G.E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, **Science Series**, 39: 1-124
- Martin, J.W. & T.A. Haney. 2005. Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: A review through 2005. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 145: 445-522.
- Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.F. 2009. Decapod crustacean phylogenetics. **Crustacean Issues**. Taylor & Francis Group press. Florida, USA. 632 pp.
- Martínez, I.M. 2002. Técnicas básicas de anatomía microscópica y de morfometría para estudiar los insectos. **Aracnet, Boletín Electrónico de Entomología**, 30: 187-195.
- Marzluff, W.F., Gongidi, P., Woods, K.R., Jin, J., & Maltais, L.J. 2002. The human and mouse replication-dependent histone genes. **Genomics**, 80(5): 487-98.
- Matzen da Silva, J., dos Santos, A., Cunha, M.R., Costa, F.O., Creer, S. & Carvalho, G.R. 2011. Multigene molecular systematics confirm species status of morphologically convergent *Pagurus* hermit crabs. **PloS One**, 6(12): e28233.
- Maxmen, A.B., King, B.F., Cutler, E.B. & Giribet, G. 2003. Evolutionary relationships within the protostome phylum Sipuncula: A molecular analysis of ribosomal genes and histone H3 sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 27: 489-503.
- McLaughlin, P.A. 1974. The hermit crabs (Crustacea Decapoda, Paguridea) of Northwestern North America. **Zoologische Verhandelingen**, Leiden, 130: 1-396.
- McLaughlin, P.A. 1975. On the identity of *Pagurus brevidactylus* (Stimpson) (Decapoda: Paguridea), with the description of a new species of *Pagurus* from the Western Atlantic. **Bulletin of Marine Science**, 25: 359-376.

- McLaughlin, P.A. 1980. Comparative morphology of recent Crustacea. San Francisco, CA: W.H. Freeman. 177 pp.
- McLaughlin, P.A. 1982. The provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Paguridae) in the Western Atlantic. Part III. *Pagurus protuberocarpus*, a new species from the Southern Caribbean. **Bulletin of Marine Science**, 32(3): 664-669.
- McLaughlin, P.A. 1983a. Hermit crabs: Are they really polyphyletic?. **Journal of Crustacean Biology**, 3(4): 608-621.
- McLaughlin, P.A. 1983b. A review of the phylogenetic position of the Lomidae (Crustacea: Decapoda: Anomala). **Journal of Crustacean Biology**, 3: 431-437.
- McLaughlin, P.A. & L.B. Holthuis. 1985. Anomura versus Anomala. **Crustaceana**, 49: 204-209.
- McLaughlin, P.A. & R.H. Gore. 1988. Studies on the provenzano and other pagurid groups: I. The larval stages of *Pagurus macLaughlinae* García Gómez, 1982 (Decapoda: Anomura: Paguridae), reared under laboratory conditions. **Journal of Crustacean Biology**, 8: 262-282.
- McLaughlin, P.A., Gore, R.H. & Harvey, A.W. 1991a. Studies on the provenzano and other pagurid groups: IV. The larval stages of *Pagurus vetaultae* Harvey and McLaughlin, 1991 (Decapoda: Anomura: Paguridae), reared in the laboratory. **Journal of Crustacean Biology**, 11: 277-291.
- McLaughlin, P.A., Gore, R.H. & Harvey, A.W. 1991b. Studies on the provenzano and other pagurid groups: V. The larval stages of *Pagurus arenisazatilis* Harvey and McLaughlin, 1991 (Decapoda: Anomura: Paguridae), reared in the laboratory. **Journal of Crustacean Biology**, 11: 416-431.
- McLaughlin, P.A. & J. Haig. 1993. Two new species of the Pacific component of the provenzano group of *Pagurus* (Decapoda; Anomura; Paguridae) and a key to the regional species. **Bulletin of Marine Science**, 52(2): 642-668.
- McLaughlin, P.A. & J. Forest. 1997. Crustacea Decapoda: *Diacanthurus* gen. nov. a new genus of hermit crabs (Paguridae) with both recent and fossil representation, and the description of two new species. In: Crosnier, A. (Ed.), Résultats des campagnes

- MUSORSTOM, 18. **Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Mémoires**, 176: 235-259.
- McLaughlin, P.A. & R. Lemaitre. 1997. Carcinization – facts or fiction?. Part I. Evidence from adult morphology. **Contributions to Zoology**, 67: 79-123.
- McLaughlin, P.A. & M. de Saint Laurent. 1998. A new genus for four species of hermit crabs formerly assigned to the genus *Pagurus* Fabricius (Decapoda: Anomura: Paguridae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 111(1): 158-187.
- McLaughlin, P.A. & R. Lemaitre. 2001. A new family for a new genus and new species of hermit crab of the superfamily Paguroidea (Decapoda: Anomura) and its phylogenetic implications. **Journal of Crustacean Biology**, 21(4): 1062-1076.
- McLaughlin, P.A. 2003. Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura), with description of genera of Paguridae. **Memoirs of Museum Victoria**, 60(1): 111-144.
- McLaughlin, P.A., Lemaitre, R. & Tudge, C.C. 2004. Carcinization in the Anomura – Fact or Fiction?. Part II. Evidence from larval, megalopal and early juvenile morphology. **Contributions to Zoology**, 73: 165-205.
- McLaughlin, P.A. & R. Lemaitre. 2007. A new and distinctive species of the hermit crab genus *Catapaguropsis* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Paguridae) from the South China Sea. **Zootaxa**, 1560: 31-41.
- McLaughlin, P.A., Lemaitre, R. & Sorhannus, U. 2007. Hermit crab phylogeny: A reappraisal and its “fall-out”. **Journal of Crustacean Biology**, 27(1): 97-115.
- McLaughlin, P.A., 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 Supplement**, 23: 5-107.
- Melo, G.A. 1999. Manual de Identificação dos Crustacea Decapoda do Litoral Brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. **Editorial Plêiade**, São Paulo, Brasil. 551 pp.

- Mesce, K.A. 1982. Calcium-Bearing objects elicit shell selection behavior in a hermit crab. **Science**, New Series, 215(4535): 993-995.
- Miers, E.J. 1881. Account of the zoological collections made during the survey of H.M.S. <Alert> in the straits of Magellan and the coast of Patagonia. Crustacea. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 61-79.
- Miller, D.C., Bock, M.J. & Turner, E.J. 1992. Deposit and suspension feeding in oscillatory flows and sediment fluxes. **Journal of Marine Research**, 50: 489-520.
- Milne-Edwards, A. 1891. Crustacés. Mission Scientifique du Cap Horn, 1882–1883. Zoologie. Paris: **Gauthier-Villars et fils**, 6: 54 pp.
- Milne-Edwards, A. & E.L. Bouvier. 1892. Observations préliminaires sur les paguriens recueillis par les expéditions du Travailleur et du Talisman. **Annales des Sciences Naturelles**, 7(13): 185-226.
- Milne Edwards, H. 1836. Observations zoologiques sur lès Pagures et description d'un nouveau genre de la tribu des Pagures. **Annales des Sciences Naturelles, Paris, Zoologie**, 2(6): 257-288.
- Milne Edwards, H. 1848. Note sur quelques nouvelles espèces du genre Pagure. **Annales des Sciences Naturelles, Paris, Zoologie**, 2(10): 59-64.
- Moreira, C. 1901. Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. Crustáceos do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 11:1-151.
- Moritz, C., Dowling, T.E. & Brown, W.M. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: Relevance for population biology and systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 18: 269-292.
- 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.
- Morrison, C.L., Harvey, A.W., Lavery, S., Tieu, K., Huang, Y. & Cunningham, C.W. 2001. Mitochondrial gene rearrangements confirm the parallel evolution of the crab-like form. **Proceedings of the Royal Society of London Biological Science**, 269(1489): 345-350.

- Munasinghe, D.H.N., Burridge, C.P. & Austin, C.M. 2004. Molecular phylogeny and zoogeography of the freshwater crayfish genus *Cherax* Erichson (Decapoda: Parastacidae) in Australia. **Biological Journal of the Linnean Society**, 81: 553-563.
- Nakin, M.D.V. & M.J. Somers. 2007. Shell availability and use by the hermit crab *Clibanarius virescens* along the Eastern Cape coast, South Africa. **Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae**, 53(2): 149-155.
- Nelson, D.L. & M.M. Cox. 2006. Lehninger: Princípios de bioquímica. 4a ed. **São Paulo: Sarvier**. 1202 pp.
- Nicolet, H. 1849. Historia física y política de Chile, Zoologia. In: Gay, C. (Ed.), **Paris & Santiago**, 3:1-547.
- Norris, D.E., Klompen, J.S.H. & Black, V.W.C. 1999. Comparison of the mitochondrial 12S and 16S ribosomal DNA genes in resolving phylogenetic relationships among hard ticks (Acari: Ixodidae). **Annals of the Entomological Society of America**, 92: 117-129.
- Nucci, P.R. & G.A.S. Melo. 2003. A new species of *Pagurus* (Decapoda, Anomura, Paguridae) from Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 83: 351-353.
- Nucci, P.R. & G.A.S. Melo, 2007. Hermit crab from Brazil, family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus *Pagurus*. **Zootaxa**, 1406: 47-59.
- Olguín, N.C. 2008. **Evaluación cladística del monofiletismo en las especies de cangrejos ermitaños pertenecientes al Género *Pagurus* (Fabricius, 1775) del Cono sudamericano**. Universidad Arturo Prat, Iquique-Chile. 98 pp. (Tesis de grado).
- Ortmann, A.E. 1892. Die Decapoden-Krebse des Strass-burger Museum, mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. Döderlein bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zurZeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen. IV. Die Abthilungen Galatheidea und Paguridae. **Zoologische Jahrbuecher**, 6: 241-326.
- Ota, S. & W.H. Li. 2001. NJML+: An extension of the NJML method to handle protein sequence, data and computer software implementation. **Molecular Biology and Evolution**, 18: 1983-1992.

- Page, H.M. & S.W. Willason. 1983. Feeding activity patterns and carrion removal by terrestrial hermit crabs at Enewetak Atoll, Marshall Islands. **Pacific Science**, 37: 151-155.
- Page, R.D.M & E.C. Holmes. 1998. Molecular Evolution: A phylogenetic approach. **Oxford: Blackwell Science**. 346 pp.
- Page, T.J., Cook, B.D., Rintelen T.K. & Hughes, J.M. 2008a. Evolutionary relationships of atyid shrimps imply both ancient caribbean radiations and common marine dispersals. **Journal of the North America Benthological Society**, 27(1): 68-83.
- Page, T.J., Humphreys, W.F. & Hughes, J.M. 2008b. Shrimps down under: Evolutionary relationships of subterranean crustaceans from Western Australia (Decapoda: Atyidae: *Stygiocaris*). **PloS One**, 3: e1618.
- Palero, F. & K.A. Crandall. 2009. Phylogenetic inference using molecular data. In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds), **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Cap. I: 67-88.
- Palumbi, S.R. & J. Benzie. 1991. Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar penaeid shrimp. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, 1: 27-34.
- Parker, R.H. 1964. Zoogeography and ecology of macro-invertebrates, particularly of Gulf of California and the continental slope off Mexico. **American Association of Petroleum Geologists**, 3: 331-376.
- Pequegnat, L.H. & J.P. Ray. 1974. Crustacea and other arthropods. In: **Biota of the West Flower Garden Bank**. Gulf Publishing, 232-288.
- Pike, R.B. & D.I. Williamson. 1969. Larvae of decapod Crustacea of the families Diogenidae and Paguridae from the Bay of Naples. **Pubblicazione Della Stazione Zoologica de Napoli**, 31(1): 493-552.
- Pileggi, L.A.G. 2009. **Sistemática filogenética dos camarões do gênero *Macrobrachium* Bate, 1868 do Brasil: Análises morfológicas e moleculares**. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto (SP). 236 pp. (Tese de doutorado).

- Pileggi, L.G. & F.L. Mantelatto. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. **Invertebrate Systematics**, 24: 194-208.
- Pinango, H. 1988. **Contribución al conocimiento de los paguridos (Crustacea: Decapoda: anomura) litorales de Venezuela 1988**. Universidad Central de Venezuela. 202 pp. (Trabajo especial de grado).
- Porter, C.E. 1903. Carcinologia chilena. Breve nota acerca de los crustáceos colectados en Coquimbo por el Dr. F.T. Delfin y descripción de una nueva especie. **Revista Chilena de Historia Natural**, 147-153.
- Porter, C.E. 1925. Carcinologia chilena. Sobre algunos malacostraceos de la Bahía de Taltal. **Revista Chilena de Historia Natural**, 29:315-321.
- Porter, C.E. 1935. Catalogo de los Pagúridos de Chile. **Revista Chilena de Historia Natural**, 39: 134-137.
- Porter, C.E. 1936. Carcinologia Chilena. Sobre algunos decapodos raros o poco conocidos. **Revista Chilena de Historia Natural**, 40: 252-259.
- Porter, M.L., Pérez-Losada, M. & Crandall, K.A. 2005. Model-based multi-locus estimation of decapod phylogeny and divergence times. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 37: 355-369.
- Porter, M.L., Cronin, T.W., McClellan, D.A. & Crandall, K.A. 2007. Molecular characterization of crustacean visual pigments and the evolution of pancrustacean opsins. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 24: 253-68.
- Posada, D. & K.A. Crandall. 1998. MODELTEST: Testing the model of DNA substitution. **Bioinformatics**, 14(9): 817-818.
- Posada, D. & T. Buckley. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: Advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. **Systematic Biology**, 53: 793-808.
- Price, T.D. 2006. Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. **The Journal of Experimental Biology**, 209: 2368-2376.

- Provenzano, A.J. 1959. The shallow-water hermit crabs of Florida. **Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean**, 9(4): 349-420.
- Provenzano, A.J. 1960. The shallow-water hermit crabs of florida. **Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean**, 10: 117-124.
- Ragionieri, L., Fratini, S., Vannini, M. & Schubart, C.D. 2009. Phylogenetic and morphometric differentiation reveal geographic radiation and pseudo-cryptic speciation in a mangrove crab from the Indo-West Pacific. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 52: 825-834.
- Rathbun, M.J. 1910. The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent coast **Proceedings of the United States National Museum**, 38: 531-620.
- Retamal, M.A. & L.A. Yanez. 1973. Analisis cuali y cuantitativo de los decápodos de los fondos sublitorales blandos de la Bahía de Concepción, Chile. **Gayana** 23: 1-48.
- Retamal, M.A. 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile, **Gayana (Zoologia)**, 44: 1-110.
- Retamal, M.A. 1993. Crustáceos decápodos abisales de la zona Iquique-Arica. **Estudios Oceanológicos**, 12: 1-8.
- Rieger, P.J. 1998. Malacostraca–Eucarida. Paguroidea. In: Young, P.S. (Ed.), **Catalogue of Crustacea of Brazil**, Rio de Janeiro: Museu Nacional. Série Livros 6: 413-429.
- Richter, S. & Scholtz, G. 1994. Morphological evidence for a hermit crab ancestry of lithodids (Crustacea, Decapoda, Anomala, Paguroidea). **Zoologische Anzeiger**, 233:187-210.
- Robles, R., Schubart, C.D., Conde, J.E., Carmona-Suarez, C., Alvarez, E., Villalobos, J.L. & Felder, D.L. 2007. Molecular phylogeny of the American *Callinectes* Stimpson, 1860 (Brachyura: Portunidae), based on two mitochondrial genes. **Marine Biology**, 150: 1265-1274.
- Rodrigues, L.J., Dunham, D.W. & Coates, K.A. 2000. Shelter preferences in the endemic bermudian hermit crab *Calcinus verrilli* (Rathbun, 1901). **Crustaceana**, 73: 737-750.

- Rodrigues, L.J., Dunham, D.W. & Coates, K.A. 2002. The effect of shelter type on uropod symmetry in *Calcinus verrilli* (Anomura: Diogenidae). **Journal of Crustacean Biology**, 22(2): 298-303.
- Rodríguez, G. 1980. Los crustáceos decápodos de Venezuela. **Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas**, Caracas. 494 pp.
- Rodríguez, I.T., Hernández, G. & Felder, D.L. 2006. Phylogenetic relationships among Western Atlantic Polcellanidae (Decapoda: Anomura), based on parcial sequences of the mitochondrial 16S rRNA gene, with comments on morphology. **Crustacean Research, Special Number 6**:151-166.
- Rodríguez, R., Oliver, J.L, Marín, A. & Medina, J.R. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitution. **Journal of Theoretical Biology**, 142: 485-501.
- Roehrdanz, R.L., Degrugillier, M.E. & Black, W.C. 2002. Novel rearrangements of arthropod mitochondrial DNA detected with long-PCR: Applications to arthropod phylogeny and evolution. **Molecular Biology and Evolution**, 19(6): 841-849.
- Rogers, J.S. 1997. On the consistency of maximum likelihood estimation of phylogenetic trees from nucleotide sequences. **Systematic Biology**, 46: 354-357.
- Saitou, N. & M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetics trees. **Molecular Biology and Evolution**, 4: 406-425.
- Sambrook, J., Fritsch, E.F. & Maniatis, T. 1989. In vitro amplification of DNA by the Polymerase Chain Reaction. Pp. 14.1-14.35. In: Molecular cloning: A laboratory manual. 2ª edição. **Cold Spring Harbor Laboratory Press**, New York. 2: 999 pp.
- Samouelle, G. 1819. The entomologist's useful compendium, or an introduction to the knowledge of British insects. **Thomas Boys, London**. 496 pp.
- Sánchez, H. & N.H. Campos. 1978. Los cangrejos ermitaños (Crustacea: Anomura: Paguridae) de la costa Norte colombiana. **Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betin**, 10: 438-453.

- Sandberg, L. & P.A. McLaughlin. 1993. Reexamination of *Pagurus minutus* Hess, 1865, and *Pagurus filholi* (de Man, 1887) (Crustacea: Anomura: Paguridae). **Zoologische Mededeungen**, 67: 197-206.
- Sars, G.O. 1890. Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. II. Lithodes-Eupagurus-Spiropagurus-Galathodes-Galathea-Munida-Porcellana-(Nephrops). **Archiv för Matematik og Naturvidenskab**, 13: 133-201.
- Say, T. 1817–1818. An account of the Crustacea of the United States. **Journal of the Academy of Natural Sciences**, Philadelphia 1: 57-63, 65-80 (plate 4), 97-101, 155-160, 161-169, 235-253, 313-319, 374-380, 381-401, 423-441.
- Scelzo, M.A. & E.E. Boschi. 1973. Aportes al conocimiento de la distribución geográfica de los crustáceos decápodos Anomura del Atlántico Sudoccidental, frente a las costas argentinas. **Actas V Congreso Latinoamericano Zoología**, 1: 204-216.
- Scelzo, M.A., Fantucci, M.Z. & Mantelatto, F.L. 2010. Spermatophore and gonopore morphology of the Southwestern Atlantic hermit crab *Pagurus exilis* (Benedict, 1892) (Anomura, Paguridae). **Zoological Studies**, 49(3): 421-433.
- Schembri, P.J. 1982. Feeding behaviour of fifteen species of hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) from the Otago region, Southeastern New Zealand. **Journal of Natural History**, 16: 859-878.
- Schembri, P.J. & C.L. McLay. 1983. An annotated key to the hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) of the Otago region (southeastern New Zealand). **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, 17: 27-35.
- Schmitt, W.L. 1924. Crustacea (Macrura and Anomura). Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, 13(4): 381-388.
- Schneider, H. 2007. **Métodos de análise filogenética: Um guia prático**. Editora Holos, 3ª Edição, Ribeirão Preto. 200 pp.
- Scholtz, G. & S. Richter. 1995. Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 113: 289-28.

- Schram, F.R. 1986. **Crustacea**. Oxford University Press, London. 606 pp.
- Schram, F.R. 2001. Phylogeny of decapods: Moving toward a consensus. **Hydrobiologia**, 449: 1-20.
- Schram, F.R. & C.J. Dixon. 2004. Decapod phylogeny: Addition of fossil evidence to a robust morphological cladistic data set. **Bulletin of the Mizunami Fossil Museum**, 31: 1-19.
- Schubart, C.D., Neigel, J.E. & Felder, D.L. 2000a. Molecular phylogeny of mud crabs (Brachyura: Panopeidae) from the Northwestern Atlantic and the hole of morphological stasis and convergence. **Marine Biology**, 137(1): 11-18.
- Schubart, C.D., Neigel, J.E. & Felder, D.L. 2000b. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. In: von Vaupel Klein, J.C. & Schram, F.R. (Eds.), **Crustacean Issues, The Biodiversity Crisis and Crustacea**, 12: 817-830.
- Schubart, C.D., Cuesta, J.A., Diesel, R. & Felder, D.L. 2000c. Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of nonmarine lineages within the American grapsoid crabs (Crustacea: Brachyura). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 15(2): 179-190.
- Schubart, C.D., Cuesta, J.A. & Felder, D.L. 2002. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: Larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. **Journal Crustaceans Biology**, 22: 28-44.
- Schubart, C.D. & M.G.J. Huber. 2006. Genetic comparisons of german populations of the stone crayfish, *Austropotamobius torrentium* (Crustacea: Astacidae). **Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture**, 380-381: 1019-1028.
- Schubart, C.D., 2009. Mitochondrial DNA and decapod phylogenies: The importance of pseudogenes and primer optimization. In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds), **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Taylor & Francis/CRC Press, Boca Raton, Florida: Chapter I: 47-65.
- Schweitzer C.E., González-Barba, G., Feldmann, R.M. & Waugh, D.A. 2005. Decapoda (Thalassinidea and Paguroidea) from the Eocene Bateque and Tepetate formations, Baja California Sur, México: Systematics, cuticle microstructure, and paleoecology. **Annals of Carnegie Museum**, 74(4): 275-293.

- Scully, E.P. 1978. Utilization of surface foam as a food source by the hermit crab *Pagurus longicarpus* Say, 1817. **Marine Behaviour and Physiology**, 5: 159-162.
- Scully, E.P. 1979. The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* Say. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 37: 139-152.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. **Annals of the Entomological Society of America**, 87: 651-701.
- Smith, S.I. 1869. Notice of the Crustacea collected by Prof. C.F. Hartt on the coast of Brazil in 1867. **Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences**, 2: 1-41.
- Smith, S.I. 1882. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, on the East coast of the United States, during the summer of 1880, by the U.S. Coast Survey Steamer "Blake", Commander J.R. Barlett, U.S.N., Commanding. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 10(1): 1-108.
- Snyder-Conn, E. 1980. Artropoda Crustacea Paguroidea and Coenobitoidea (hermit crabs). In: Brusca, R.C. **Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California**. Tucson University of Arizona. Press, 19: 275-285.
- Soto, R. & M. George-Nascimento. 1991. Uso de conchas de gastrópodos por el cangrejo ermitaño *Pagurus comptus* White, 1847 (Crustacea: Paguridae) en el intermareal rocoso de Chile centro-sur. **Revista de Biología Marina, Valparaíso**, 26(2): 281-294.
- Soto, R., Quiroga, E., Vargas, M. & Navarrete, N. 1999. Size structure and sex composition of *Eurypodius latreillii* Guérin, 1828 (Brachyura) and *Pagurus comptus* White, 1847 (Anomura) in Southern Chile. **Scientia Marina**, 63(1): 339-345.
- Spears, T., Abele, L.G. & Kim, W. 1992. The monophyly of brachyuran crabs: A phylogenetic study based on 18S rRNA. **Systematic Biology**, 41: 446-461.
- Spears, T., Abele, L.G. & Applegate, M.A. 1994. Phylogenetic study of cirripedes and selected relatives (Thecostraca) based on 18S rDNA sequence analysis. **Journal of Crustacean Biology**, 14: 641-656.

- Spivak, E.D. 1997. Los crustáceos decápodos del Atlántico Sudoccidental (25°-55°S): distribución y ciclos de vida. **Investigaciones Marinas**, 25: 69-91.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. **Bioinformatics**, 22: 2688-2690.
- Stamatakis, A., Hoover, P. & Rougemont, J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web-Servers. **Systematic Biology**, 57(5): 758-771.
- Stebbing, T.R. 1900. On some crustaceans from Falkland Islands collected by Mr. Rupert Valletin. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 517-568.
- Stebbing, T.R. 1914. Stalk-eyed crustacean Malacostraca of the Scottish National Antarctic Expedition. **Transactions of the Royal Society**, 50(2): 253-307.
- Steel, M.A., Hendy, M.D. & Penny, D. 1988. Loss of information in genetic distances. **Nature**, 336: 118.
- Steinbeck, J. & E.F. Ricketts. 1941. Sea of Cortez, a leisurely journal of travel and research, with a scientific appendix comprising materials for a source book on the marine animals of the Panamic faunal province. **Viking Press, New York**, 1-598.
- Stillman, J.H. & C.A. Reeb. 2001. Molecular phylogeny of Eastern Pacific porcelain crabs, genera *Petrolisthes* and *Pachycheles*, based on the mtDNA 16S rDNA sequence: Phylogeographic and systematic implications. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 19(2): 236-245.
- Stimpson, W. 1858. Prodromus descriptions animalium evertibratorum, quase in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septemtrionalem, a Republica Federata missa, Cawaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars VII. Crustacea Anomura. **Proceedings of the Academy of Natural History**. New York, 7: 176-246.
- Stimpson, W. 1859. Notes on North American Crustacea. **Annals of the Lyceum of Natural History in New York**, 1(7): 49-93.
- Swofford, D.L. 2003 PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* And Other Methods). Version 4.0b.10. **Sunderland, Sinauer Associates**.

- Tamura, K. & M, Nei. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in human and chimpanzees. **Molecular Biology and Evolution**, 10: 512-526.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. & Kumar, S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. **Molecular Biology and Evolution**, 24: 1596-1599.
- Tavares, M. 2003. A new theoretical approach for the study of monophyly of the Brachyura (Crustacea: Decapoda) and its impact on the Anomura. **Memoirs of Museum Victoria**, 60(1): 145-149.
- Terossi, M., Torati, L.S., Miranda, I. Scelzo, A. & Mantelatto, F.L. 2010. Comparative reproductive biology of two Southwestern Atlantic populations of the hermit crab *Pagurus exilis* (Crustacea: Anomura: Paguridae). **Marine Ecology**, 31: 584-591.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. 1994. Clustal W, improving, position the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific, gap penalties and weight matrix choice. **Nucleic Acid Research**, 22(22): 4673-4680.
- Toon, A., Finley, M., Staples, J. & Crandall, K.A. 2009. Decapod phylogenetics and molecular evolution. In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds), **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Cap. I: 15-29.
- Tsang, L.M., Ma, K.Y., Ahyong, S.T., Chan, T.Y. & Chu, K.H. 2008. Phylogeny of Decapoda using two nuclear protein-coding genes: Origin and evolution of the Reptantia. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 48: 359-368.
- Tsang, L.M., Chan, T.Y., Ahyong, S.T. & Chu, K.H. 2011. Hermit to king, or hermit to all: Multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. **Systematic Biology**, 60(5): 616-629.
- Tudge, C.C. 1997. Phylogeny of the Anomura (Decapoda, Crustacea): Spermatozoan and spermatophore morphological evidence. **Contributions to Zoology**, 67: 125-141.

- Tudge, C.C. 1999. Spermatophore morphology in the hermit crab families Paguridae and Parapaguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda). **Invertebrate Reproductive and Development**, 35: 203-214.
- Tudge, C.C. & C.W. Cunningham. 2002. Molecular phylogeny of the mud lobsters and mud shrimps (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) using nuclear 18S rDNA and mitochondrial 16S rDNA. **Invertebrate Systematics**, 16: 839-847.
- Turra, A. & A.P.P. Leite. 2003. The molding hypothesis: Linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. **Marine Ecology Progress Series**, 265: 155-163.
- Vargas, J. & M. González. 1996. Evaluación del uso de azul de metileno para la identificación de las glándulas paratiroides. **Boletín Médico de Postgrado Decanato de Medicina**, Venezuela, 12(2): 1-6.
- Vance, R.R. 1972. Competition and mechanism of coexistence in three sympatric of intertidal hermit crabs. **Ecology**, 53(6): 1062-1074.
- Vergamini, F.G., Pileggi, L.G. & Mantelatto, F.L. 2011. Genetic variability of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). **Contributions to Zoology**, 80(1): 67-83.
- Von Prahl, H. 1986. Crustáceos decápodos asociados a diferentes habitats en la Ensenada Utría, Chocó Colombia. **Actualidades Biológicas**, 15: 95-99
- Waddell, P.J. & M.A. Steel. 1997. General Time Reversible distances with unequal rates across sites: Mixing and inverse Gaussian distributions with invariant sites. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 8(3): 398-414.
- Wass, M.L. 1963. New species of hermit crabs (Decapoda: Paguridae) from the Western Atlantic. **Crustaceana**, 6: 133-157.
- White, A. 1847. Descriptions of new or little-known Crustacea in the Collection at the British Museum. **Proceedings of the Zoological Society of London** 1847: 118-136.

- Whitman, K.L., McDermott, J.J. & Oehrlein, M.S. 2001. Laboratory studies on suspension feeding in the hermit crab *Pagurus Longicarpus* (Decapoda: Anomura: Paguridae). **Journal of Crustacean Biology**, 21(3): 582-592.
- Wicksten, M.K. 1988. Antennary cast-net feeding in California hermit crabs (Decapoda, Paguridea). **Crustaceana**, 54: 321-322.
- Wicksten, M.K. 1995. Decapod crustaceans and pycnogonids of Rocas Alijos. In: Schneider R.W. (Ed.). **Rocas Alijos. Kluwer Academic Publishers**, Dordrecht-Printed in the Netherlands: 285-293.
- Williams, A.B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. **Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service**, 65(1): 1-298.
- Williams, A.B. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Marine to Florida. Washington, D.C.: **Smithsonian Institution Press**. 550 pp.
- Zharkikh, A. 1994. Estimation of evolutionary distances between nucleotide sequences. **Journal and Molecular Evolution**, 39(3):315-29.

Apêndice

9. APÊNDICE

9.1. Glossário

Abdome		Também denominado pleon é a parte do corpo entre o tórax e o telso, composta por seis apêndices mais o telso.
Acículo Antenal		Estrutura estilizada, de posição distolateral, situada na base dos segundos segmentos dos pedúnculos oculares.
Acículo Ocular		Estrutura em forma de escama, situada na base dos pedúnculos oculares. Pode ser simples ou armada com um ou mais espinhos.
Antenas		Segundo par de apêndices cefálicos, constituído por cinco segmentos.
Antênulas		Primeiro par de antenas, correspondem ao apêndice mais interno em relação ao eixo.

Carpo		Quinto segmento das pereiópodos e dos quelípodos.
Cerdas		Processo em forma de pêlo, sua conformação pode ser simples, espinhosas ou em tufos de cerdas.
Córneas		Cutícula que recobre os olhos compostos, é a parte mais escura e distal dos pedúnculos oculares.
Crista Dentata		Série de dentículos organizados em fileiras, situadas no isquio dos terceiros maxilípedos. Esta estrutura, pode apresentar ou não um ou mais dentes acessórios.
Dátilo		Sétimo segmento das pereiópodos e dos quelípodos.
Dedo fixo		Porção inferior do própodo dos quelípodos, que junto com o dedo móvel da forma à quela.

Dedo Móvel		Dátilo dos quelípodos, que não faz parte do própodo.
Dentes e Dentículos		Processo grosso, variável em forma, caracterizados por terem a base maior do que a altura, com os extremos agudos. Dentículos são mais pequenos.
Dente Acessório		Dente presente no ísquio dos terceiros maxilípedos, perto da crista dentata
Escudo Cefálico		Parte anterior do cefalotórax, representa a região gástrica, está delimitada posterior e lateralmente pelo sulco cervical e separada da região cardíaca por uma estreita linha transversal.
Espinhas e Espínulos		Processo pontiagudo, são estruturas que sobressaem da superfície, caracterizadas por terem a base menor do que a altura.
Esternito		Porção ventral da conformação do cefalotórax, formado por placas que mostram as segmentações do corpo.

Esternito dos III segmentos torácicos		Placa ventral dos terceiros segmentos torácicos, entre os terceiros maxilípedos.
Esternito dos III par de pereiópodos		Placa ventral do sexto segmento torácico, entre os terceiros pereiópodos. Nas fêmeas apresenta as aberturas genitais
Esternito do V par de pereiópodos		Placa ventral do oitavo segmento torácico, entre os quintos pereiópodos. Nos machos apresenta as aberturas genitais.
Exopodito		Uma das ramas de um apêndice birreme, que está em contato com o lado externo do corpo do animal.
Face Cortante		Borda interna dos dedos dos quelípodos.
Flagelo		Porção distal das antênulas e antenas, que surge a partir do quinto segmento, formado por numerosos artículos.

Gonoporos		Aberturas genitais na coxa dos segmentos torácicos, sexto para as fêmeas e oitavo para os machos.
Isquio		Terceiro segmento das pereópodos.
Margem Distal		Borda mais periférica da base dos artículos de um apêndice.
Margem Proximal		Borda mais próxima da base dos artículos de um apêndice.
Margens Laterais do Telso		Borde transversal do telso, podem ser lisos ou armados com dentes ou dentículos.
Margens Terminais do Telso		Margens posteriores do telso, composto por dois lobos que podem variar em forma, podendo ser assimétricos ou simétricos, ornamentado com espinhos, dentes ou tubérculos.

Maxilípedos		Três pares de apêndices torácicos, modificados para auxiliar na alimentação, localizados na cavidade bucal.
Maxilípedo I		Apêndices do primeiro segmento torácico, bastante modificado em sua estrutura para funções alimentares.
Maxilípedo II		Apêndices do segundo segmento torácico, adaptados para funções alimentares.
Maxilípedo III		Apêndice do segundo segmento torácico, formado pelos mesmos artículos dos pereiópodos. No ísquio é desenvolvida a crista dentada.
Mero		Quarto segmento das pereiópodos e do quelípedo.

Olhos		Órgãos sensitivos da região anterior.
Palma		Porção dorsal dos quelípodos corresponde uma parte dos própodos excluído o dedo fixo.
Pedúnculos Antenais		Protuberância móvel onde estão inseridas as antenas. Correspondem aos segundos apêndices cefálicos.
Pedúnculos Oculares		Protuberância móvel onde estão inseridos os olhos. Não são verdadeiros apêndices.
Pereiópodos		Apêndices torácicos, também conhecidos como pereiópodos possuem coxa e base, mais cinco segmentos endopodais. O primeiro par é modificado, enquanto que o quarto e quinto encontram-se reduzidos.

Pleópodos		Apêndices abdominais, relacionados com aspectos reprodutivos, especialmente nas fêmeas para segurar os ovos. Produto das adaptações à vida dentro de conchas e torção do abdome, geralmente são ímpares.
Projeções Laterais		Projeções dos limites da orbita, tem forma triangular, algumas vezes armadas com um espinho terminal o sub terminal.
Própodo		Sexto segmento das pereiópodos e dos quelípodos.
Quelípodos		Primeiro par de pereiópodos modificados como quelas.
Quarto Pereiópodo		Apêndice do sétimo segmento torácico, o qual é reduzido e modificado para prender a concha internamente.

Quinto Pereiópodo (P5)		Apêndice do oitavo segmento torácico, modificado como uma quela ou subquelado, com uma série de escamas corneas no dátilo e própodo.
Raspador do Própodo		Estrutura composta por escamas e dentes corneos dispostos em linhas, presente no IV e V pereiópodos, usadas para agarrar a concha.
Rostro		Projeção central da carapaça, que é projetada anteriormente entre as bases dos pedúnculos oculares, pode variar em forma, sendo triangular, obtuso ou obsoleto.
Segmentos Antenais (vista ventral)		Cada um dos componentes dos pedúnculos antenais.
Telso		Segmento terminal do abdome, não considerado um verdadeiro somito, que pode ser inteiro ou dividido em 2-4 lobos, armado ou simples.
Tubérculos		Estruturas arredondadas, que sobressaem da superfície, de diversos tamanhos, projetadas em menos 1/2 vez o comprimento da base.

Urópodos		Apêndices assimétricos do último segmento abdominal.
-----------------	---	--