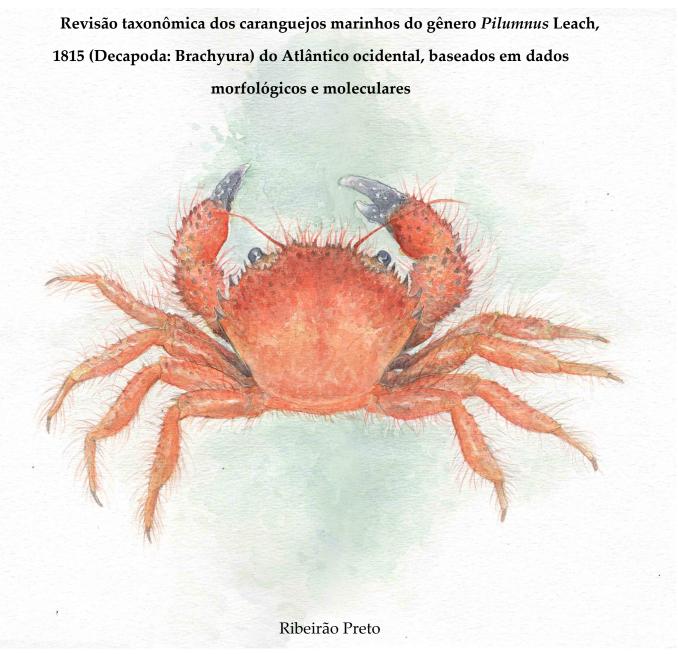
# Universidade de São Paulo Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto Departamento de Biologia

# Tatiana Magalhães



Tatiana Magalhães

Revisão taxonômica dos caranguejos marinhos do gênero Pilumnus Leach,

1815 (Decapoda: Brachyura) do Atlântico ocidental, baseados em dados

morfológicos e moleculares

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,

Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como

parte das exigências para a obtenção do título de

Doutor em Ciências

Área de Concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Luis Medina

Mantelatto

Ribeirão Preto

2017

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.

Catalogação na publicação

Serviço de Biblioteca e Documentação

Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo

Magalhães, Tatiana.

Revisão taxonômica dos caranguejos marinhos do gênero *Pilumnus* Leach, 1815 (Decapoda: Brachyura) do Atlântico ocidental, baseados em dados morfológicos e moleculares / Tatiana Magalhães; orientador, Fernando Luis Medina Mantelatto. – 2017

XIX + 174f.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de concentração: Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2017

Versão original

- 1.Brachyura. 2. Taxonomia. 3. COI 16S mtRNA. 4. Distância Genética.
- 5. Análise Filogenética.

MAGALHÃES, Tatiana. Revisão Taxonômica dos caranguejos marinhos do gênero *Pilumnus* Leach, 1815 (Decapoda: Brachyura) do Atlântico ocidental, baseados em dados morfológicos e moleculares. 2017. 193f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2017.

Aprovado em:
Prof. Dr (a):
Instituição:
Julgamento:
Prof. Dr (a):
Instituição:
Julgamento:
Prof. Dr (a):
Instituição:
Julgamento:
Profa. Dr (a):
Instituição:
Julgamento:
Prof. Dr (a):
Instituição:
Julgamento:

Aos meus pais Carlos e Dalva e a minha irmã Tassiana com muito amor e gratidão pela compreensão, carinho e incansável apoio ao longo de todo o período de elaboração deste trabalho.



# AGRADECIMENTOS

- Ao meu orientador Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto, pela confiança, muita paciência, apoio, orientação, empenho em meu crescimento pessoal e científico e auxílio imprescindível em várias etapas do doutorado.
- À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da minha bolsa de doutorado.
- Aos projetos que proporcionaram todo o apoio financeiro e logístico, direta ou indiretamente, para o desenvolvimento desta pesquisa junto ao LBSC, concedidos e/ou coordenados do Prof. Dr. Fernando Mantelatto: Fundação de Amparo 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) Procs. No 315/2009 (Projeto Cooperação Internacional) e 2005/2014 23038.004308/201414 (Ciências do Mar II); ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) Procs. 472746/2004-9, 471794/2006-6, 473050/2007-2, 471011/2011-8 (Edital Universal, Auxilio Individual a Pesquisa), 491490/2004-6, 490122/2006-0, 490353/2007-0 (Projetos Cooperação Internacional); 301359/2007-5, 302748/2010-5 (Produtividade em Pesquisa).
- Ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (FFCLRP/USP), por todo apoio logístico.
- À Pró-Reitoria de Pós-Graduação pela concessão do auxílio financeiro (Processo nº 2016.5.1172.59.7) com o pagamento do seguro viagem e parte do custeio da passagem para Estados Unidos para a visita as diferentes coleções carcinológicas no país.
- Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada (FFCLRP/USP), pela concessão do auxílio financeiro com parte do custeio da visita à coleção de crustáceos no National Museum of Natural History (USNM), Smithsonian

Institute em Washington, DC e passagem para visita à coleção da UFPE, Recife, Pernambuco.

À todos aqueles que contribuíram com empréstimo, coleta e/ou doação e fotos de exemplares de Pilumnus, esforços sem o qual esse trabalho não poderia ter sido realizado: Prof. Dr. Fernando Mantelatto (USP); Djalma Rosa; Álvaro Costa (USP); Prof. Dr. Rogério Costa (UNESP-Bauru); Prof. Dr. Fernando Zara (UNESP-Jaboticabal); Prof. Dr. Antônio Castilho (UNESP-Botucatu); Profa. Dra. Mariana Terossi (USP); Profa. Dra. Cristiana Serejo (MNRJ); Prof. Dr. Jesser Fidelis (UFPE); Prof. Dr. Marcos Tavares (MZUSP); Joana Darc (USP); Dr. Fernando Álvarez (CNCR); Dr. Michel E. Hendrickx (EMU); Dr. Paul Clark (NHMUK); Miranda Lowe (NHMUK); Laure Corbari (MNHN); Paula Martin-Lefevre (MNHN); Noémy Mollaret (MNHN); Candice Untiedt (SAM); Lily Berniker (AMNH); Adam Baldinger (MCZ); Dr. Rafael Lemaitre (USNM); Karen Reed (USNM); Dr. Darryl Felder (ULLZ); Kathy Omura (NHMLA); Regina Wetzer (NHMLA); Dean Pentcheff (NHMLA); Dra. Paula de Araújo (UFRGS); Dr. Rafael Robles (USP); Dr. Emiliano Ocampo (UNMdP); MSc. Edvanda Souza-Carvalho (USP); Dra. Odete Lopez Lopes (MHNCI); Catalina Arteaga (MHNMC); Bibian Martinez-Campos (MHNMC).

Ao Laboratório Multiusuário Centralizado para Sequenciamento de DNA em Larga Escala e Análise de Expressão Gênica da Universidade Estadual Paulista – Campus Jaboticabal, em especial a técnica Agda Facincani pela precipitação e sequenciamento dos fragmentos moleculares.

Ao técnico Rodrigo Ferreira da Silva do Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura do Departamento de Química da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, pela preparação de material e imagens.

Ao João Batista de Oliveira Júnior e Liliane Galindo Dantas por me receberem em sua casa, em especial ao Júnior por toda auxílio e facilidade durante minha estadia em Recife (PE).

- A Damily e Daily Diniz por me receber em sua casa durante minha estadia em Paris, França, em especial a Damily (DDI) pela amizade e carinho.
- Ao Prof. Dr. Christopher Tudge e sua família por me receberem tão carinhosamente e proporcionarem uma excelente experiência durante minha estadia em Washington, DC/Maryland (MD).
- Ao Rafael Polidoro e a Sabrina Absalon por me receberem em sua casa, pelas conversas e conselhos durante minha estadia em Boston/Brookline (MA).
- A Catherine Craig por me receber em sua casa, pelo carinho e atenção durante minha estadia em Lafayette (LA).
- Ao Adam and Jenessa Wall por me receberem em sua casa, por confiarem e por me deixarem tão a vontade durante minha estadia em Los Angeles/Burbank (CA).
- Ao Dr. Darryl L. Felder (ULL) pelo carinho, atenção, orientação, discussões e sugestões durante minha estadia em Lafayette (LA). Ainda pela sugestão da ideia inicial dessa tese. A Jennifer Felder por todo o carinho e atenção.
- Ao Dr. Rafael Robles pelos ensinamentos, discussões e sugestões sobre análises e técnicas moleculares, "puxões de orelhas", incentivos, paciência e amizade.
- Ao Dr. Alexandre Oliveira de Almeida pelo auxílio nas dúvidas sobre taxonomia e pelas sugestões como assessor da minha bolsa de doutorado.
- Ao Msc. Mario Bronzati Filho pelas discussões e revisões iniciais do projeto, bem como a parceria e ajuda durante as visitas nas coleções de Londres e da África do Sul.
- À todos os integrantes e ex-integrantes do LBSC: Ana Tamburus, Ana Luiza Vera, Bárbara Prado, Beatriz Valesio, Caio de Oliveira, Carla Kühl, Daniel Cavallari, Edvanda Souza-Carvalho, Elis Regina, Fabrício Carvalho, Ivana Miranda, Jéferson Pedrosa, Juliana Paixão, Keity Nishikawa, Kimberly Mazagão, Mariana Negri; Mariana Terossi, Mateus Lopes, Maurício Neves, Mayara Miyazaki, Natalia Rossi, Pedro Peres, Raini Tarantino, Rafael Robles, Raquel Buranelli, Silvia Mandai e Suzana Rodrigues os quais fizeram parte do meu dia a dia no laboratório, foram companheiros de trabalho e de comilança também, compartilharam momentos de

diversão, mas me ajudaram e me apoiaram nos momentos difíceis durante o desenvolvimento deste trabalho. Ainda agradeço a outros ex-integrantes que fizeram parte do laboratório durante meus quase nove anos como integrante: Andrea Meirelles, Caio Pavanelli, Douglas Peiró, Emerson Mossolin, Fabíola Faria, Isabela Leone, Leonardo Pileggi, Lígia Amadio, Lucas Torati, Lucas Zupolini, Marina Fantucci, Natalia Grilli, Nathália Moreira, Fernanda Vergamini, Fernanda Vasconcelos, Jully Iguchi e Nicole Olgín os quais fizeram parte do meu crescimento científico e principalmente pessoal.

Aos amigos Panga, Ana, May, Caio e Carales pela ajuda e total apoio nos "45' do segundo tempo", com revisões e correções desse trabalho.

A minha irmã amiga Tassi pela linda ilustração da capa deste trabalho.

Aos meus amigos Giu, Mo, Tsimi, Vandinha, Rafa, Keity, Tomate, Salsas, Rafaelly, Carlinha, Mateus, Trops, Ana, Grafite, Brotinha, Julieto, Juma, Dio, Mestre, Anne, Fábio, Taináh, Mermão, Colemboy, Tila, Pedro, Ped, Rafa, Caio, Palito e Pink, por de alguma maneira me apoiar, me ouvir e me dar força durante o começo, meio e/ou fim da execução desse trabalho.

Aos meus pais Carlos e Dalva e minha irmã Tassi, pelo amor, financiamento e apoio incondicional dado ao longo de mais essa jornada. Amo vocês!

Em especial a minha mãe Dalva pelas buscas bibliográficas e revisões, pelos sucos verdes matinais, pela alegria diária e em especial pelo apoio psicológico. Eu amo muito você!



RESUMO

MAGALHÃES, Tatiana. Revisão Taxonomia dos caranguejos marinhos do gênero *Pilumnus* Leach, 1815 (Decapoda: Brachyura) do Atlântico ocidental, baseados em dados morfológicos e moleculares. 2017. 193f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2017.

O gênero Pilumnus apresenta um total de 143 espécies válidas sendo representado por caranguejos distribuídos em oceanos tropicais e temperados. Estudos anteriores acerca da sistemática do gênero evidenciam um alto grau de incertezas quanto à sua classificação, provavelmente decorrente do pouco conhecimento sobre as espécies, somada a abundância de seus representantes. A classificação inicial do gênero foi baseada em caracteres morfológicos, compartilhados por diversos gêneros de Brachyura, inclusive posicionados em famílias distintas. A utilização de ferramentas moleculares tem se mostrado bastante eficaz, principalmente quando em conjunto com estudos morfológicos, no auxílio de trabalhos taxonômicos e contribuindo na construção de hipóteses filogenéticas mais robustas para os crustáceos decápodos. Além de uma análise comparativa empírica das espécies de Pilumnus do Atlântico ocidental, foram realizadas análises moleculares baseadas nos genes mitocondriais 16S rRNA e o Citocromo Oxidase I (COI) (mesma sequência do barcoding) que resultaram em 17 espécies distintas, incluíndo duas espécies novas. Foi observado uma possível estruturação genética entre populações de P. reticulatus provenientes de diferentes regiões zoogeográficas (Caribe e Brasil), e a ausência de estruturação nas espécies P. caribaeus, P. dasypodus, P. floridanus e P. vinaceus que apresentam uma ampla distribuição. Os dados morfológicos e moleculares permitiu a avaliar o status taxonômico de 21 espécies de ocorrência no Atlântico ocidental em que foi corroborada a proposição de P. brasiliensis como sinônimo júnior de P. caribaeus. Ademais, os nomes P. dasypodus e P. vinaceus devem ser considerados válidos, sendo necessário a ressurreição do último, considerado anteriormente sinônimo júnior de P. dasypodus. Com base na nossa revisão, 20 espécies são consideradas válidas e a distribuição reportada de P. diomedeae, P. longleyi e P. spinosissimus é restrita.

Palavras-chave: Brachyura; Taxonomia; COI – 16S mtRNA; Distância Genética; Análise Filogenética.



MAGALHÃES, Tatiana. Taxonomic Review of the marine crabs of the genus *Pilumnus* Leach, 1815 (Decapoda: Brachyura) from the western Atlantic, based in morphological and molecular data. 2017. 193f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2017.

The genus Pilumnus has 143 valid species being represented by crabs distributed in tropical and temperate oceans. Previous studies about the systematics of the genus evidenced a high degree of uncertainty regarding its classification, probably due to the lack of knowledge about the species, in addition to the abundance of its representatives. The initial classification of the genus was based on morphological characters, shared by several genera of Brachyura, even in different families. The use of molecular tools has been shown to be very effective, especially when combined with morphological studies, in the aid of taxonomic works and contributing to the construction of more robust phylogenetic hypotheses for decapod crustaceans. In addition to an empirical comparative analysis of Pilumnus species from the western Atlantic, molecular analyzes based on mitochondrial 16S rRNA and Cytochrome Oxidase I (COI) genes were performed, resulting in 17 distinct species, including two new species. It was observed a possible genetic structuring between P. reticulatus populations from different zoogeographic regions (Caribbean and Brazil), and the absence of genetic structuring in the species P. caribaeus, P. dasypodus, P. floridanus and P. vinaceus that present a wide distribution. The morphological and molecular data allowed evaluating the taxonomic status of 21 species with occurrence in the western Atlantic in which the proposition of P. brasiliensis as a junior synonym of P. caribaeus was corroborated. In addition, the names P. dasypodus and P. vinaceus should be considered valid, being necessary the resurrection of the last, previously considered junior synonym of P. dasypodus. Based on our review, 20 species are considered valid and the reported distribution of P. diomedeae, P. longleyi and P. spinosissimus is restricted.

Keywords: Brachyura; Taxonomy; COI - 16S rRNA; Genetic Distance; Phylogenetic Analysis.

#### LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Indicação das características com maior variabilidade interespecífica entre as espécies de
Pilumnus do Atlântico ocidental. A e B – região anterolateral da superfície dorsal da carapaça; C e D –
Tipo de pilosidade da superfície dorsal da carapaça; E e F – Proposção de espinhos e/ou grânulos na
superfície externa da palma do quelípodo maior; G e H – Presença ou ausência de espinhos e grânulos
nas pernas ambulatórias. Chave cor de rosa indica margem anterolateral da carapaça; Chave amarela
indica margem superorbital; Seta verde indica região superhepática; Seta roxa indica margem externa
da palma do quelípodo maior. A - Pilumnus holosericus, USNM 19705; B e H - Pilumnus spinosissimus,
USNM 69063; C – Pilumnus floridanus – ULLZ 12563; D e F – Pilumnus longleyi, USNM 62569; E e G –
Pilumnus pannosus, USNM 1381423
Figura 2. Espécies de Pilumnus com pubescência cobrindo carapaça e pernas ambulatórias. Vista
dorsal. A - Pilumnus holosericus (LC 7,78mm) USNM 14705; B - Pilumnus gemmatus (foto de Joseph
Popin) (LC 11,5mm); C - Pilumnus lacteus (LC 8,4mm) MCZ 2461; D - Pilumnus pannosus (LC 12,0mm)
USNM 13814; E - Pilumnus nudimanus (LC 7,9mm) USNM 23770; F - Pilumnus reticulatus (forma
fragosa) (LC 11,5mm) CCDB 5391; G - Pilumnus reticulatus (forma tesselata) (LC 10,6mm) CCDB
537924

**Figura 8.** Filograma gerado por Neighbor-joining para espécies de *Pilumnus* e selecionado grupo externo, baseado no gene mitocondrial 16S. Valores de bootstrap ≤ 70% não são apresentados. ARG: Argentina; BEL: Belize; BRA: Brasil; CE: Ceará; COR: Coréia; CVE: Cabo Verde; EUA: Estados Unidos

da América; FL: Flórida; FRA: França; GUA: Guadalupe; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; MEX: México; PAN: Panamá; SP: São Paulo; TX: Texas. Espécimes com aspas ("") foram identificados <i>a priori</i> como indicado na tabela 1
Figura 9. Árvore de Máxima Verossimilhança para espécimes de <i>Pilumnus</i> e selecionado grupo externo, baseado nos genes mitocondriais COI e 16S concatenados. Valores representam bootstrap expressos em porcentagem. Valores ≤ 50 não são apresentados. ARG: Argentina; BA: Bahia; BEL: Belize; BRA: Brasil; BUL: Bulgária; CE: Ceará; COR: Coréia; CRO: Croácia; CVE: Cabo Verde; ES: Espírito Santo; ESP: Espanha; EUA: Estados Unidos da América; FL: Flórida; FRA: França; GFR: Guiana Francesa; GOM: Golfo do México; GUA: Guadalupe; GUI: Guiné Equatorial; HAV: Havaí; IRA: Irã; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; JAP: Japão; LA: Louisiana; MNO: Mar do Norte; MEX: México; PAC: Pacífico; PAL: Palau; PAN: Panamá; PE: Pernambuco; PFR: Polinésia Francesa; POR: Portugal; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; SC: Santa Catarina; TUN: Tunísia; TX: Texas
<b>Figura 10.</b> Holótipo de <i>Pilumnus caribaeus</i> , 1♂ (LC 26,0mm), MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828). A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias, setas indicam ausência de espinhos no própodo
<b>Figura 11.</b> Variação dos espinhos anterolaterais de <i>P. caribaeus</i> , vista dorsal. A-Holótipo de <i>P. caribaeus</i> MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828). B-Espécime de <i>P. caribaeus</i> (CCDB 4595). C-Espécime de <i>P. caribaeus</i> (CCDB 5180). D-Espécime de <i>P. caribaeus</i> (ULLZ 13393). E-Espécime de <i>P. caribaeus</i> (CCDB 5384). F-Espécime de <i>P. caribaeus</i> (MNHN-IU-2013-9442). G-Espécime de <i>P. caribaeus</i> (MNHN-IU-2013-18494). H-Holótipo de <i>P. brasiliensis</i> BMNH-1884.31
<b>Figura 12.</b> Holótipo de <i>Pilumnus brasiliensis</i> , 1♂ (LC 10,4mm), BMNH-1884.31. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 13.</b> Espécime de <i>Pilumnus dasypodus</i> , 1♂ (LC 6,3mm), MZUSP 33215. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 14.</b> Espécime de <i>Pilumnus dasypodus</i> , 1♀ ov., (LC 7,84mm), ULLZ 4346. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 15.</b> Holótipo de <i>Pilumnus diomedeae</i> , 1♀ (LC 14,47mm), USNM 9526. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 16.</b> Representação da espécie "Pilumnus diomedeae", retirado do trabalho de Holthuis (1959)75
Figura 17. Espécime de "Pilumnus diomedeae", retirado do trabalho de Takeda & Okutani (1983)75

<b>Figura 18.</b> Espécime de <i>Pilumnus floridanus</i> , 1♀ (LC 9,16mm), ULLZ 12563. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 19.</b> Espécime de <i>Pilumnus floridanus</i> , 1♀ (LC 9,68mm), CCDB 5919. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias80
<b>Figura 20.</b> Espécime de <i>Pilumnus gemmatus</i> , 1♀ov. (LC 11,5mm), foto de Joseph Popin. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. Detailed information: <i>Pilumnus gemmatus</i> - Guadelupe, Karubenthos 2012, det. J. Poupin October 2013, 1 Fov 8.9x11.5 mm, st GB12 (14 m), JL774. Copyright Poupin
<b>Figura 21.</b> Holótipo de <i>Pilumnus gracilipes</i> , 1♀ov. (LC 18,8mm), MCZ 2974. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais, da órbita superior e fronte. D-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 22.</b> Espécime de <i>Pilumnus gracilipes</i> , 1♂ (LC 8,36mm), NHMLA 1694-9. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1)
<b>Figura 23.</b> Espécime de <i>Pilumnus gracilipes</i> ?, 1♂ (LC 17,5mm), USNM 298316. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1)89
<b>Figura 24.</b> Holótipo de <i>Pilumnus holosericus</i> , 1♂ (LC 7,78mm), USNM 14705. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 25.</b> Holótipo de <i>Pilumnus holosericus</i> , 1♂ (LC 7,78mm), USNM 14705 (A, C, E). <i>Pilumnus gemmatus</i> , 1♀ov. (LC 12,95mm), USNM 56900 (B, D, F). A, B-vista dorsal da carapaça. C, D-vista dorsal, detalhe da margem anterolateral e região hepática. E, F-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias. Seta preta indica presença de espinhos ou dentes espinhosos na região hepática; seta branca indica presença de espinhos no própodo
<b>Figura 26.</b> Espécime de <i>Pilumnus lacteus</i> , 1♂, (LC 8,4mm), MCZ 2461. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 27.</b> Holótipo de <i>Pilumnus longleyi</i> , 1♀ (LC 14,4mm), USNM 62569. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias, setas indicam ausência de espinhos no própodo

<b>Figura 28.</b> Espécime de <i>Pilumnus longleyi</i> , 1♂ (LC 14,9mm), ULLZ 11154. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e região hepática. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias. F-vista ventral, detalhe extremidade do gonópodo (pleópodo 1)104
<b>Figura 29.</b> Holótipo de <i>Pilumnus longleyi</i> , 1♀ (LC 14,4mm), USNM 62569 (A, C, E). Holótipo de <i>Pilumnus caribaeus</i> , 1♂ (LC 26.0mm), MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828) (B, D, F). A, B-vista dorsal da carapaça. C, D-vista dorsal, detalhe da margem anterolateral e região hepática. E, F-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias. Seta preta indica presença de espinhos ou dentes espinhosos na região hepática; seta branca indica presença de espinhos no própodo
<b>Figura 30.</b> Holótipo de <i>Pilumnus marshi</i> , 1\$\(\sigma\), (LC 5,65mm), USNM 23771. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe perna ambulatória. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1) direito
<b>Figura 31.</b> Lectótipo de <i>Pilumnus miersii</i> , 1♀ (LC 7,9mm), MNH-IU-2000-2820 (= MNHN-B2820). Avista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 32.</b> Holótipo de <i>Pilumnus nudimanus</i> , 1♀ ov. (LC 7,9mm), USNM 23770. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 33.</b> Holótipo de <i>Pilumnus pannosus</i> , 1♂, (LC 12,0mm), USNM 13814. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1)
<b>Figura 34.</b> Espécime de <i>Pilumnus pannosus</i> , 1♂, MNHN-IU-2000-4329 (= MNHN-B4329). A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 35.</b> Holótipo de <i>Pilumnus quoii</i> , 1♂ (LC 23,4 mm), MNHN-IU-2000-4318 (= MNHN-B4318). Avista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 36.</b> Espécime de <i>Pilumnus reticulatus</i> (forma fragosa), 1♂ (LC 11.5mm), CCDB 5391. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias
<b>Figura 37.</b> Espécime de <i>Pilumnus reticulatus</i> (forma tesselata), 1 (LC 10,6mm), CCDB 5379. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias

0	
Figura 47. Pilumnus reticulatus forma tesselata. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulato	ória; C-
Quelípodo maior	161
Figura 46. Pilumnus reticulatus forma fragosa. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulato	
Figura 45. <i>Pilumnus holosericus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo ma	
Figura 44. Pilumnus floridanus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo mai	
Figura 43. <i>Pilumnus gemmatus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo mai	
<b>Figura 42</b> . Estruturas usadas na chave de identificação. A – margem anterolateral com dent margem anterolateral com espinhos; C – Superfície dorsal com pubescência; D – Superfície dors cerdas rígidas; E – Quelípodo maior com menos de 2/3 da superfície externa da palma espinho Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa da palma espinhosa; G - Pernas ambu com grânulos; H – Pernas ambulatórias com espinhos; I – Perna ambulatória com espinhos ach verticalmente; J – Pernas ambulatórias com fileira de espinhos achatados lateralmente, inserido par. Chave cor de rosa indica margem anterolateral da carapaça; Chave amarela indica margemorbital; Seta verde indica região superhepática; Seta roxa indica margem externa da paquelípodo maior	sal com osa; F - latórias natados os par a margem llma do
<b>Figura 41.</b> Espécime de <i>Pilumnus vinaceus</i> , 1♀, (LC 9.9mm), CCDB 4598. A-vista dorsal de inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateria órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe ambulatórias	ais e da pernas
<b>Figura 40.</b> Espécime de <i>Pilumnus vinaceus</i> , 1♂, (LC 9.9mm), MNHN-IU-2000-4322 (= MNHN-A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detal espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista detalhe pernas ambulatórias	lhe dos dorsal,
<b>Figura 39.</b> Holótipo de <i>Pilumnus spinosissimus</i> , 1♂ (LC 9,9mm), USNM 69063. A-vista dorsal de inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolatera órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambul F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1)	ais e da atórias.
superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.	a órbita 134

Figura 48. Pilumnus nudimanus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
162
Figura 49. <i>Pilumnus pannosus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 50. <i>Pilumnus lacteus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 51. <i>Pilumnus longleyi</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 52. <i>Pilumnus quoii</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 53. <i>Pilumnus caribaeus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 54. <i>Pilumnus marshi</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 55. <i>Pilumnus miersii</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 56. <i>Pilumnus gracilipes</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 57. Pilumnus sayi. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
167
Figura 58. <i>Pilumnus diomedeae</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 59. <i>Pilumnus spinosissimus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 60. <i>Pilumnus vinaceus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior
Figura 61. <i>Pilumnus dasypodus</i> . A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior

# LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Lista de caracteres morfológicos utilizados durante a revisão taxonômica dos exemplares         do gênero Pilumnus
<b>Tabela 2.</b> Primers utilizados para amplificação das sequências
<b>Tabela 3.</b> Espécimes de caranguejos usados nas análises moleculares com respectivo local de coleta, número de catálogo de coleção e número de acesso do banco de dados genético (Genbank) para os genes COI e 16S. (CCDB – Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, FFCLRP, USP; CNCR – Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, UNAM; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; UF– University of Florida; ULLZ – University of Louisiana at Lafayette's Zoology Collection; USNM - United States National Museum - Smithsonian, Washington DC/USA); ZRC – Zoological Reference Collection, The Raffles Museum of Biodiversity, National University of Singapore. BRA – Brasil; COL – Colômbia; CRI – Costa Rica; EUA – Estados Unidos; HON – Honduras; MAR – Marrocos; MEX – México; PAN – Panamá; VNZ – Venezuela. Nome das espécies entre aspas ("") indica identificação equivocada descrita nas etiquetas das instituições
<b>Tabela 4.</b> Matriz de divergência genética para o gene Citocromo Oxidase I (COI) entre as espécies de <i>Pilumnus</i> . ARG: Argentina; BA: Bahia; BEL: Belize; BUL: Bulgária; CE: Ceará; COR: Coréia; CRO: Croácia; CS: Carolina do Sul; ES: Espírito Santo; ESP: Espanha; FL: Flórida; FRA: França; GFR: Guiana Francesa; GOM: Golfo do México; GUA: Guadalupe; GUI: Guiné Equatorial; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; JAP: Japão; LA: Louisiana; MEX: México; PAC: Pacífico; PAL: Palau; PAN: Panamá; PE: Pernambuco; PFR: Polinésia Francesa; POR: Portugal; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; SC: Santa Catarina; TUN: Tunísia; TX: Texas
<b>Tabela 5.</b> Matriz de divergência genética para o gene 16S rRNA entre as espécies de <i>Pilumnus</i> . ARG: Argentina; BEL: Belize; CE: Ceará; COR: Coréia; FL: Flórida; FRA: França; GUA: Guadalupe; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; MEX: México; PAC: Pacífico; PAN: Panamá; SP: São Paulo; TX: Texas33

# **SUMÁRIO**

1.	INTRODUÇÃO		
	1.1.	Contextualização do gênero Pilumnus	1
	1.2.	Gênero Pilumnus: características gerais e classificação	3
2.	OBJETIV	/OS	7
3.	. MATERIAL & MÉTODOS		
	3.1.	Obtenção dos dados morfológicos	8
	3.2.	Obtenção dos dados moleculares	10
	3.3.	Análises morfológicas	12
	3.4.	Análises moleculares	13
4. RESULTADOS			21
	4.1.	Análises morfológicas	21
	4.2.	Análises moleculares	27
5.	DISCUS	SÃO	39
6.	. CONCLUSÃO5		55
7.	. SISTEMÁTICA56		
8.	REFERÊNCIAS143		143
9.	. CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO150		156
10	ANEXO		170



INTRODUÇÃO

## 1.1. Contextualização do gênero Pilumnus

Dentre os decápodos, a infraordem Brachyura (Latreille, 1803) é a que possui a maior diversidade morfológica reconhecida para os representantes viventes. Esses animais habitam ambientes terrestres, desde 2.000 metros acima do nível do mar até zonas abissais abaixo de 6.000 metros de profundidade (Ng *et al.*, 2008). A grande diversidade morfológica dos Brachyura é um dos fatores que contribuem para o cenário controverso acerca das diversas propostas de classificação do grupo (Ahyong *et al.*, 2007).

O formato da carapaça e quadro bucal foram caracteres amplamente utilizados no passado para embasar propostas de classificação dos Brachyura (H. Milne-Edwards, 1834; Balss, 1957) e, baseado nestes, o grupo foi subdividido em Dromiacea (sponge crabs e relativos), Oxyrhyncha (spider crabs), Oxystomata (box crabs, pebble crabs e relativos), Cancridea (cancer crabs) e Brachyrhynca (short fronted crabs). Guinot (1979) apontou que tais estudos se baseavam majoritariamente em caracteres morfológicos pouco informativos, e que estruturas com semelhanças superficiais estavam sendo erroneamente tratadas como homólogas.

Com o intuito de elucidar o controverso cenário da classificação dos braquiúros, Guinot (1977, 1978, 1979) propôs uma grande mudança na taxonomia do grupo, com uma hipótese de classificação baseada, dentre outros caracteres, na posição dos orifícios genitais (gonóporos) dos machos e das fêmeas, separando os táxons em três grupos: os Podotremata com abertura coxal nos machos e fêmeas, Heterotremata com abertura coxal nos machos e esternal nas fêmeas e Thoracotremata com abertura esternal em machos e fêmeas (Melo, 1996). Contudo, muitos taxonomistas norteamericanos não se basearam em tal classificação, e utilizaram sistemas distintos. É o caso, por exemplo, de Williams (1984), que utilizou a classificação de Glaessner (1969), sugerindo que as propostas de Guinot e de outros autores ainda deveriam ser avaliadas. Esta falta de consenso é refletida nas diferenças substanciais da classificação dos Brachyura em diferentes trabalhos (Hendrickx, 1998; Guinot *et al.*, 2013).

Inserido no problemático grupo dos Brachyura, Pilumnidae Samouelle, 1819 também possui controvérsa sistemática, sendo as diferenças encontradas nas classificações entre as subfamílias e gêneros provavelmente decorrem do uso de apenas caracteres morfológicos de indivíduos adultos, que são muito semelhantes (Takeda & Miyake, 1968). Baseando-se em caracteres morfológicos externos como formato da carapaça e quelípodos, Samouelle (1819) erigiu Pilumnidae para a alocação do gênero Pilumnus Leach, 1815. No entanto, ao longo dos anos Pilumnus foi alocado em diferentes famílias como Eriphidae MacLeay, 1838, Cancridae Latreille, 1802 e Xanthidae MacLeay, 1838 sensu lato, aventando a possibilidade de Pilumnidae não ser um táxon válido (Stimpson, 1871, Kingsley, 1878, Miers, 1886). Devido a constante mudança na alocação de Pilumnus em distintas famílias, em 1956 por uma decisão da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica Pilumnidae não deveria ser utilizado e estabeleceu-se preferência a Xanthidae, exceto para pesquisadores que tratassem Pilumnus Leach, 1915 e Xantho Leach, 1914, como pertencentes a famílias distintas, com *Pilumnus* como membro exclusivo da primeira (Manning & Holthuis, 1981). Contudo, trabalhos subsequentes passaram a adotar Pilumnus como membro da família Xanthidae e superfamília Xanthoidea (Glaessner, 1969). Após as inovadoras propostas de classificação de Guinot (1979), o gênero passou a ser novamente alocado na família Pilumnidae, porém ainda inserida na superfamília Xanthoidea, seção Heterotremata (Melo, 1996).

A inclusão de Pilumnidae na superfamília Xanthoidea que até recentemente era aceito, passou a ser questionado (Števčić, 2005). O reconhecimento de uma linhagem distinta tem sido aventado e o gênero tem sido inserido na superfamília Pilumnoidea com base em dados morfológicos e moleculares (Ng *et al.*, 2008; Lai *et al.*, 2011; Schubart & Aichinger, 2014). Ademais, as subfamílias reconhecidas em Pilumnoidea são muito distintas morfologicamente e poderiam ser reconhecidas como famílias (Ng *et al.*, 2008).

## 1.2. Gênero Pilumnus: características gerais e classificação

Os caranguejos conhecidos como *bristle* ou *hairy crabs* (caranguejos com cerdas ou peludos) habitam fundos de areia, cascalho, conchas, corais e lama, podendo ser encontrados também dentro de esponjas, desde entre marés até cerca de 340 metros de profundidade (Melo, 1996). De acordo com a checklist mais recente sobre os Brachyura (Ng *et al.*, 2008), este táxon apresenta um total de 143 espécies válidas, amplamente distribuídas em águas marinhas, ocorrendo em todos os oceanos tropicais e temperados (Takeda & Miyake, 1968). O pouco conhecimento sobre as espécies que compõem o gênero somada à abundância e semelhança entre elas, contribuem para um estado de problemas na sistemática do grupo (Takeda & Miyake, 1968). Estudos anteriores sobre a sistemática do gênero mostraram que este grupo sofreu mudanças taxonômicas e que ainda persistem incertezas quanto à sua classificação (Schubart & Aichinger, 2014).

O gênero *Pilumnus* foi descrito por Leach em 1815 com base em espécime identificado como *P. hirtellus* (Lennaeus, 1761). De acordo com o autor, representantes do gênero apresentavam carapaça tranversal, margem anterior semi-inclinada, escondendo a margem truncada; olhos não mais grossos que os pedúnculos, que são curtos; antena externa setosa, sub-alongada, inserida no ângulo interno dos olhos obliquamente; palpo no vértice interno do mero do terceiro maxilípedo; abdomen em ambos os sexos com sete somitos. Quelípodos bastante desiguais, com dois dedos dentados; pares de pernas ambulatórias com garras de extremidades afiadas e nuas. Ainda de acordo com o Leach (1815), todas as espécies observadas por ele eram cobertas por cerdas arrepiadas, mais proeminentes nas pernas. Além disso, o autor comenta que os espécies de *P. hirtellus* no qual se baseou por monotipia para descrição do gênero apresenta as vezes carpo e quela bastante lisos, diferentes da característica essencial proposta por Linnaeus para a espécie, que era a granulação das quelas.

Por anos, diferentes espécies de caranguejos que compartilhassem as características palpo interno do terceiro maxilípede, antena oblíqua dentro da órbita,

olhos da mesma largura do pedúnculo e algum tipo de pilosidade, seja na carapaça inteira ou apenas nas pernas ambulatórias, bem como granulação ou não nas quelas, eram inseridos no gênero Pilumnus. No entanto, uma diversidade enorme de caranguejos marinhos compartilham essas características, ao mesmo tempo em que outras, como formato do gonópodo, formato do rostro, da carapaça, da órbita, presença de ornamentação ou não, etc, que hoje os diferenciam do taxon Pilumnus. Assim, espécies que atualmente estão alocadas em diferentes gêneros de diferentes famílias, como Actumnus Dana, 1851, Eupilumnus Kossmann, 1877, Parapilumnus Kossmann, 1877, Heteropilumnus De Man, 1895, Neopilumnoplax Serène, 1969, Aniptumnus Ng, 2002, Glabropilumnus Balss, 1932, Latopilumnus Türkay & Schuhmacher, 1985, Lobopilumnus A. Milne-Edwards, 1880, Lophopilumnus Miers, 1886, Nanopilumnus Takeda, 1974, etc, da família Pilumnidae; Rhithropanopeus Rathbun, 1898 da família Panopeidae Bronn, 1862; Forestia Guinot, 1976, Heteractaea Lockington, 1877, Pilodius Dana, 1851, Cymoida Alcock, 1898, Garthiope Guinot, 1990, Microcassiope Guinot, 1967, Micropanope Stimpson, 1871, etc, da família Xanthidae, foram todos considerados previamente um *Pilumnus* (Ng et al., 2008).

De acordo com A. Milne-Edwards (1880) a identificação das espécies de *Pilumnus* é bastante difícil devido a grande semelhança de caracteres e a variação (incluindo intraespecífica) do número de espinhos nas pernas e na superfície da carapaça. No entanto, as cerdas do corpo apresentam um aspecto particular, e a carapaça é normalmente convexa e as regiões são distintas. Ainda, segundo o autor, essas espécies apresentam fronte com dois lóbulos mais ou menos arredondados, órbita as vezes inteira e as vezes com fissuras, sendo exatamente essa característica utilizada por Kossmann (1877) para separar *Pilumnus* (com uma fenda orbital) e erigir *Parapilumnus* (sem fenda orbital) e *Eupilumnus* (com duas fendas orbitais). Inicialmente, quando foi descrito por Leach (1815), o gênero compreendia três espécies de caranguejos, duas provenientes da Europa, *P. hirtellus* e *P. villosissimus* (Rafinesque, 1814), e uma encontrada na Ásia *P. vespertilio* (Fabricius, 1793) (Schubart

& Aichinger, 2014). Posteriormente, mais de 164 espécies foram descritas e inseridas nesse gênero *Pilumnus*, mas destas 143 são consideradas válidas (Ng *et al.*, 2008).

De acordo com a literatura, é registrada a ocorrência de 17 espécies de *Pilumnus* na costa do Atlântico ocidental (Rathbun, 1930; Lemaitre, 1981; Williams, 1984; Melo, 1996; Ng et al., 2008; Felder et al., 2009): Pilumnus caribaeus (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867); P. dasypodus Kingsley, 1879; P. diomedeae Rathbun, 1894; P. floridanus Stimpson, 1871; P. gemmatus Stimpson, 1860; P. gracilipes A. Milne-Edwards, 1880; P. holosericus Rathbun, 1898; P. lacteus Stimpson, 1871; P. longleyi Rathbun, 1930; P. marshi Rathbun, 1901; P. miersii A. Milne-Edwards, 1880; P. nudimanus Rathbun, 1901; P. pannosus Rathbun, 1896; P. quoii H. Milne-Edwards, 1834; P. reticulatus Stimpson, 1860; P. sayi Rathbun, 1897; e P. spinosissimus Rathbun, 1898. Essas espécies são separadas de acordo a morfologia da fronte e a disposição dos espinhos/grânulos e cerdas nos quelípodos e na carapaça (Rathbun, 1930; Williams, 1984; Melo, 1996). No entanto, a grande similaridade morfológica das espécies não permite muitas vezes uma correta identificação dos exemplares. As chaves de identificação disponíveis apresentam caracteres subjetivos que dificultam a separação destas (e.g., margem dos lóbulos frontais mais ou menos convexa) e ausência de imagens que facilitem a identificação. Além disso, é verificada a presença de caracteres variáveis na diagnose de cada espécie (e.g., número de espinhos ao redor da órbita) (Rathbun, 1930; Melo, 1996).

Alguns trabalhos abordando os problemas de status de espécies deste gênero têm sido realizados no intuito de contribuir para a sistemática e relações filogenéticas do grupo, seja por meio de dados morfológicos apenas (Takeda & Miyake, 1968; Spivak & Rodríguez, 2002) ou aliados a dados moleculares (Oliveira-Biener *et al.*, 2010; Schubart & Aichinger, 2014). No entanto, é evidente a ausência de trabalhos sistemáticos devotados para o gênero *Pilumnus* com espécies de ocorrência no Atlântico ocidental ou continente Americano como um todo.

Dentre as 17 espécies de *Pilumnus* com ocorrência no Atlântico ocidental, seis apresentam uma distribuição desde o sudeste dos Estados Unidos, do Golfo do

México até o Brasil (Melo, 1996). No entanto, o alto grau de endemismo relatado para espécimes provenientes da província Texana (Golfo do México) (Powers, 1977; Mouton & Felder, 1995; Staton & Felder, 1995) poderia indicar um equívoco em relação ao padrão contínuo de distribuição ou presença de grupos crípticos para algumas espécies. Tais características qualificam os representantes do gênero como potencial modelo de estudo para se avaliar o padrão distribucional das espécies em diferentes áreas zoogeográficas nas Américas.

Os exemplos acima citados ilustram o atual panorama, confuso e instável, sobre a identificação e a taxonomia das espécies de *Pilumnus* provenientes do Atlântico ocidental, atualmente baseadas apenas em dados morfológicos. Devido à grande similaridade morfológica das espécies, como no caso de espécies crípticas, um estudo taxonômico baseado apenas em caracteres morfológicos, muitas vezes não permite uma correta separação das espécies (Hebert *et al.*, 2004). Outro problema oriundo da classificação baseada somente nos dados morfológicos, que se configuram como marcadores complexos com grandes intervalos de variação, é a possibilidade de se super- ou subestimar a diversidade atual (Lefébure *et al.*, 2006). Desta forma, o uso de ferramentas moleculares aliado à morfologia tem se mostrado bastante eficaz na resolução de problemas taxonômicos em decápodes, consequentemente contribuindo para a construção de hipóteses de relações filogenéticas para seus diferentes subgrupos (e.g., Schubart *et al.*, 2000a; Munasinghe *et al.*, 2003; Robles *et al.*, 2007; Tsang *et al.*, 2014; Magalhães *et al.*, 2016; Terossi *et al.*, 2017)

Tendo em vista a existência de um confuso cenário no que se refere à classificação de *Pilumnus*, um estudo sistemático envolvendo as dezessete espécies do Atlântico ocidental, incluindo uma ampla análise de caracteres morfológicos e moleculares e utilizando-se de metodologias variadas, torna-se fundamental para auxiliar na classificação e também nas relações filogenéticas entre as espécies que compõem o gênero e consequentemente a família Pilumnidae.



**OBJETIVOS** 

Baseado no relato anterior, demonstrando um acúmulo de incertezas sobre a sistemática dos caranguejos pertencentes a este grupo, a presente tese tem como objetivo principal realizar uma análise taxonômica das espécies do gênero *Pilumnus* distribuídas na costa do Atlântico ocidental utilizando dados morfológicos e moleculares. Para isso, foram realizados os seguintes objetivos específicos:

- avaliar as hipóteses postuladas na literatura para a proposição de sinonímias entre algumas espécies do gênero a partir de análises morfológicas (caracteres corpóreos clássicos e dos gonópodos, busca por outros caracteres informativos) comparadas entre os espécimes com distribuição Atlântico ocidental;
- avaliar as hipóteses postuladas na literatura para a proposição de sinonímias entre algumas espécies do gênero, utilizando análise de cluster, baseada nas distâncias genéticas entre as sequências nucleotídicas dos genes mitocondriais 16SmtRNA e Citocromo Oxidase I (COI);
- avaliar as hipóteses postuladas para a ocorrência contínua das espécies de *Pilumnus* no Atlântico ocidental, por meio da verificação de estruturação genética entre as populações, utilizando o gene mitocondrial Citocromo Oxidase I (COI).

Tão quanto possível, o contexto do projeto foi complementado com uma análise de espécimes de outras regiões zoogeográficas no intuito de melhor contextualizar as espécies alvo desta proposta.



# MATERIAL & MÉTODOS

# 3.1. Obtenção dos dados morfológicos

O material analisado foi obtido por meio de coletas, empréstimo, doações e visitas às coleções carcinológicas de diversas instituições científicas. As coletas foram realizadas por meio de barcos de pesca equipado com redes do tipo "otter trawl" ou por coleta manual durante atividades de mergulho (Scuba) ou em áreas intermareais. Os animais obtidos foram devidamente identificados, etiquetados, armazenados em álcool etílico 80% e depositados na Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia (CCDB) do Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo (FFCLRP/USP).

Empréstimos, doações ou visitas in loco para análise e obtenção de material foram realizadas nas coleções carcinológicas das seguintes instituições: AMNH -American Museum of Natural History, Nova Iorque, Nova Iorque, Estados Unidos; CNCR/UNAM - Colección Nacional de Crustaceos da Universidad Nacional Autónoma de México, Cidade do México, México; EMU - Colección da Estacion de Mazatlan da Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlan, Sinaloa, México; HBG - Crustacean Collection of the Florida International University, Flórida, Estados Unidos; MCZ - Museum of Comparative Biology-Harvard, Boston, Massachusetts, Estados Unidos; MNHN - Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França; MHNCI - Museu de História Natural Capão da Imbuía, Capão da Imbuía, Curitiba, Brasil; MHNMC - Museo de Historia Natural Marina de Colombia-Makuriwa del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras de Colombia - Invemar, Santa Marta, Colômbia; MNRJ - Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; MZUSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo Brasil; MZUESC - Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil; NHM – Natural History Museum, Londres, Inglaterra; NHMLA - Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, Estados Unidos; SAM - Iziko South African Museum, Cidade do Cabo, África do Sul; UFRGS -

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **UNAM** – Universidad Autónoma de México, Cidade do México, México; **UNMdP** – Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina; **USNM** – United States National Museum, Whashington D.C, Estados Unidos; **UFPE** – Universidade Federal do Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil; **UF** – University of Florida, Gainesville, Flórida, Estados Unidos; **ULLZ** – University of Louisiana-Lafayette Zoological collection, Lafayette, Louisiana, Estados Unidos.

A identificação preliminar dos exemplares foi baseada em caracteres morfológicos previamente propostos na literatura (H. Milne-Edwards, 1834; Stimpson, 1860, 1871; Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867; Kingsley, 1879; A. Milne-Edwards, 1880; Rathbun, 1894, 1896, 1897, 1898, 1901, 1930; Williams, 1965, 1984; Melo, 1996), os quais juntamente com outros caracteres levantados durante as análises foram reunidos e listados na tabela I, servindo de guia para as análises morfológicas.

Foram analisados, quando possível, exemplares adultos de machos, fêmeas ovígeras e não ovígeras e também juvenis, utilizando os caracteres presentes na lista da tabela I. Posteriormente foi realizada uma análise comparativa (empírica) dos caracteres, identificando aqueles de maior variação interespecífica.

**Tabela 1** - Lista de caracteres morfológicos utilizados durante a revisão taxonômica dos exemplares do gênero *Pilumnus*.

Caracteres Morfológicos	
Carapaça: Comprimento e largura; presença e disposição de cerdas, grânulos e espinhos;	
Terceiro Maxilípede: presença e disposição de cerdas e grânulos;	
Quelípodo: forma e tamanho; proporção dos artículos; presença, número e disposição de espinho e cerdas;	
Fronte: formato e presença de dentes, grânulos e espinhos;	
Patas ambulatórias: proporção dos artículos, presença de cerdas e espinhos;	
Espinhos ou grânulos na carapaça e quelípodos: número e formato;	
Gonópodo: forma e comprimento; presença e distribuição de cerdas;	

As análises morfológicas realizadas no LBSC-FFCLRP/USP foram feitas sob estereomicroscópio M205 C LEICA®. As imagens de alguns caracteres foram obtidas com câmera digital LEICA® DFC300 FX acoplada ao estereomicroscópio M205 C LEICA® com o software Leica Application Suite LAS V3.3. Os exemplares foram mensurados com paquímetro digital STARRETT® 727 (± 0,01 mm) e a largura da carapaça (LC), largura frontorbital (LFO) e o comprimento da margem anterior foram comparadas entre os espécimes (CMA).

# 3.2. Obtenção dos dados moleculares

### Escolha de marcadores

Para as análises moleculares foram utilizados como marcadores um fragmento parcial de 16S rRNA (16S), um gene com regiões conservativas e taxa de evolução lenta, amplamente utilizado em reconstruções filogenéticas e verificação de status taxonômicos (Schubart et al., 2000a; Mantelatto et al., 2009), um fragmento parcial do gene Citocromo Oxidase subunidade I (COI utilizando mesma sequência do DNA barcode), que possui taxas de evolução rápida, permitindo acesso a estrutura populacional (Moritz et al., 1987; Negri et al., 2012). Ambos os genes mitocondriais têm sido amplamente utilizados em estudos de muitos invertebrados (Lefébure et al., 2006; Feng et al., 2011; Thoma et al., 2013). Mais especificadamente para os crustáceos decápodos, ambos os genes têm sido usados em projetos como Barcoding (Costa et al., 2007; Terossi & Mantelatto, 2012; Silva et al., 2012) e o Tree of Life (Buhay & Crandall, 2008; Bracken-Grissom et al., 2014) focando na delimitação de espécies e esclarecendo as relações evolutivas das espécies entre diversos grupos de crustáceos decápodos.

### Extração de DNA

A partir dos exemplares obtidos, o DNA genômico foi extraído do tecido muscular dos quelípodos, seguindo em linhas gerais os protocolos de Schubart *et al.* (2000b) com modificações de acordo com Mantelatto *et al.* (2006) e Robles *et al.* (2007)

e alguns ajustes para o grupo alvo, posteriormente armazenado em freezer a -20°C. As concentrações das amostras de DNA extraído foram mensuradas por meio de espectrofotômetro NanoDrop2000/2000c (Thermo Scientific®).

# Amplificação de DNA

A amplificação foi realizada por meio da técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction) no termocicladores Veriti thermal cycler system (Applied Biosystem®), utilizando iniciadores (primers) universais testados previamente para as espécies de *Pilumnus* em questão (Tab. 2).

**Tabela 2.** Primers utilizados para amplificação das sequências.

Primer	Sequência
1472 (H2)*	5'-AGATAGAAACCAACCTGG-3'
16L2 (L2)**	5'-TGCCTGTTTATCAAAAACAT-3'
СОН6***	5'-TADACTTCDGGRTGDCCAAARAAYCA-3'
COL6b***	5'-ACAAAATCATAAAGATATYGG-3'

<sup>\*</sup>Crandall & Fitzpatrick, 1996; \*\*Schubart et al., 2002; \*\*\*Schubart & Huber, 2006

Os ciclos termais utilizados foram: desnaturação inicial por 5min a 94-95°C; anelamento por 35-40 ciclos: 45seg a 94-95°C, 45seg a 42-48°C, 1min a 72°C; extensão final de 5min a 72°C. Os resultados obtidos foram observados em eletroforese com gel de agarose 1,5% e fotografados com câmaras digitais C-7070 Olympus® e SX520 Canon® em transluminadores UV M20 UVP® e UV 302 Kasvi®.

### Purificação e amplificação do produto da PCR

A purificação dos produtos de PCR foi feita por meio do kit SureClean Plus® (Bioline USA Inc.), seguindo protocolo do mesmo. A reação de sequenciamento foi realizada para um volume total de 20µL seguindo protocolo de Schubart *et al.* (2000b) e Pileggi & Mantelatto (2010) e o produto foi armazenado em freezer a -20°C.

#### Sequenciamento do DNA

Os sequenciamentos foram realizados em sequenciadores automatizados ABI Prism 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems®) no Laboratório Multiusuário Centralizado para Sequenciamento de DNA em Larga Escala e Análise de Expressão Gênica do Departamento de Tecnologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP).

### 3.3. Análises morfológicas

As análises morfológicas foram realizadas preferencialmente no Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), na Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP) da Universidade de São Paulo (USP).

A partir da disponibilidade e abundância de algumas espécies de Pilumnus obtidos por empréstimos, visitas em instituições ou depositados na coleção de crustáceos desse departamento, foram realizadas as análises morfológicas comparativas em alguns espécimes, a priori identificados como representantes das 17 espécies de distribuição no Atlântico ocidental (P. caribaeus, P. diomedeae, P. dasypodus, P. floridanus, P. gemmatus, P. gracilipes, P. holosericus, P. lacteus, P. longleyi, P. marshi, P. miersii, P. nudimanus, P. pannosus, P. quoii, P. reticulatus, P. sayi e P. spinosissimus). Além disso, com o intuito de ampliar o enfoque do trabalho e melhorar a contextualização das espécies-alvo propostas, indivíduos de Pilumnus de outras regiões zoogeográficas foram incorporados às análises. Espécimes do Pacífico oriental (P. depressus Stimpson, 1871, P. fernandezi Garth, 1973, P. gonzalensis Rathbun, 1894, P. limosus Smith, 1869, P. pygmaeus Boone, 1927, P. stimpsonii Miers, 1886, P. spinohirsutus (Lockington, 1877), P. tectus, Rathbun, 1933 e P. townsendi Rathbun, 1923), do Pacífico ocidental (P. acutifrons Rathbun, 1906, P. nuttingi Rathbun, 1906), do Oceano Índico (P. longicornis Hilgendorf, 1878 e P. minutus De Haan, 1835) e do Mediterrâneo (P. hirtellus (Linnaeus, 1761)) também foram incorporados as análises.

Foi elaborada uma tabela com dados compilados das espécies analisadas, baseado em caracteres da literatura (H. Milne-Edwards, 1834; Stimpson, 1860; 1871; Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867; Kingsley, 1879; Rathbun, 1896, 1897, 1898, 1901, 1930; Williams, 1984; Melo, 1996) juntamente com os dados obtidos durante esse estudo, selecionando os caracteres morfológicos de maior variabilidade no gênero (Tab. 1). A distribuição fornecida para as espécies foi gerada a partir de dados da literatura juntamente com os espécimes analisados no presente estudo.

#### 3.4. Análises moleculares

Edição das sequências

Ambas as fitas (senso e antisenso) das sequências obtidas de fragmentos dos genes mitocondriais 16S e COI foram sequenciadas para maior confiabilidade. A edição e a geração de uma fita consenso foram realizadas utilizando-se o software BioEdit 7.2.6 (Hall, 2005). Todas as sequências consensos obtidas foram previamente submetidas ao alinhamento com a ferramenta BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) no intuito de compará-las com a base de banco de dados do Genbank, disponíveis no NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov). As sequências foram alinhadas no programa ClustalW (Thompson *et al.*, 1994), com interface no BioEdit, para a eliminação de possíveis erros que pudessem interferir no resultado das análises. As sequências provenientes de genes tradutores de proteínas foram traduzidas no intuito de verificar a existência de pseudogenes, os quais poderiam prejudicar as análises, a partir da verificação da presença de stop códons no quadro de leitura.

Foram analisadas sequências de 24 espécies previamente identificadas como *Pilumnus*. Destas foram geradas: Atlântico ocidental: *Pilumnus caribaeus*, *P. dasypodus*, *P. diomedeae*, *P. floridanus*, *P. gemmatus*, *P. holosericus*, *P. lacteus*, *P. longleyi*, *P. marshi*, *P. nudimanus*, *P. pannosus*, *P. sayi*; Atlântico oriental: *Pilumnus hirtellus*; *P. stebbingi*; Pacífico oriental: *Pilumnus fernandezi* Garth, 1973; Pacífico ocidental: *Pilumnus minutus* De Haan, 1835; *P. orbitospinis* Rathbun, 1911; *P. ohshimai* Takeda & Miyake, 1970; *P. thaithensis* de Man, 1890; Mar Mediterrâneo: *Pilumnus villosissimus* 

(Rafinesque, 1814) e Golfo Pérsico: *Pilumnus longicornis* Hilgendorf, 1878. Além disso, foram incluídas nas análises sequências do gênero e do grupo externo obtidas no GenBank: *P. aestuarii* Nardo, 1869, *P. hirtellus, P. longicornis, P. spinifer* H. Milne-Edwards, 1834, *P. vespertilio* (Fabricius, 1793), *P. villosissimus, Chaceon ramosae* Manning, Tavares & Albuquerque, 1989, *Dracryopilumnus rathbunae* Balss, 1932, *Dairoides kusei* (Sakai, 1938), *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781), *Eupilumnus africanus* (A. Milne-Edwards, 1867) e *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859. Vouchers genéticos encontram-se depositados nas respectivas coleções de origem, conforme indicado na tabela 3. Durante as análises moleculares os nomes dos espécimes foram mantidos como na etiqueta das coleções no intuito de ilustrar a dificuldade de identificação desses animais. No entanto, após cautelosa identificação, nomes considerados identificações incorretas foram colocados entre aspas (" ") como se encontra na tabela 3.

**Tabela 3.** Espécimes de caranguejos usados nas análises moleculares com respectivo local de coleta, número de catálogo de coleção e número de acesso do banco de dados genético (Genbank) para os genes COI e 16S. (CCDB – Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, FFCLRP, USP; CNCR – Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, UNAM; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; UF– University of Florida; ULLZ – University of Louisiana at Lafayette's Zoology Collection; USNM - United States National Museum - Smithsonian, Washington DC/USA); ZRC – Zoological Reference Collection, The Raffles Museum of Biodiversity, National University of Singapore. BRA – Brasil; COL – Colômbia; CRI – Costa Rica; EUA – Estados Unidos; HON – Honduras; MAR – Marrocos; MEX – México; PAN – Panamá; VNZ – Venezuela. Nome das espécies entre aspas ("") indica identificação equivocada descrita nas etiquetas das instituições.

Emfair	Localidade	Nº de catálogo	Nº de acesso GenBank		
Espécie			COI	16S	
Pilumnus aestuarii Nardo, 1869	Bulgária	-	HG328358	-	
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Belize	ULLZ 11140	-	MF504045	
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Guadalupe	MNHN-IU-2013-14497	MF504082	MF504043	
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Panamá	ULLZ 13393	MF504087	MF504044	
"Pilumnus caribaeus" Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Panamá	CCDB 3550	MF504097	MF504047	
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Guiana Francesa	MNHN-IU-2014-9442	MF504088	-	
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Guiana Francesa	MNHN-IU-2014-18494	MF504084	-	
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Pernambuco, Brasil	UFPE 15331	MF504094	-	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879	Texas, EUA	ULLZ 4432	MF504155	MF504076	
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Flórida, EUA	ULLZ 17141	MF504095	-	
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Flórida, EUA	AMNH 17848	MF504101	-	
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Ilhas Virgens Britânicas	ULLZ 16263	MF504098	MF504046	
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Belize	USNM 1277893	MF504096	-	
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Guadalupe	MNHN-IU-2014-7412	MF504100	MF504048	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879 Ceará, Brasil		CCDB 5383	MF504152	-	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879	Ceará, Brasil	CCDB 5383	MF504154	-	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879	Ceará, Brasil	CCDB 5383	MF504156	-	
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Bahia, Brasil	MZUSP 29171	MF504099	-	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879	Espírito Santo, Brasil	MZUSP 32326	MF504153	-	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879	Rio de Janeiro, Brasil	MNRJ 18367	MF504151	-	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879	São Paulo, Brasil	CCDB 5382	MF504148	MF504075	
"Pilumnus dasypodus" Kingsley, 1879	São Paulo, Brasil	CCDB 4593	MF504150	-	
"Pilumnus diomedeae" Rathbun, 1894	Pernambuco, Brasil	UFPE 15329	MF504085	-	
"Pilumnus diomedeae" Rathbun, 1894	São Paulo, Brasil	CCDB 4595	MF504081	MF504074	

Espécie	Localidade	Nº de catálogo	Nº de acesso	Nº de acesso GenBank	
		- True cutarogo	COI	16S	
Pilumnus diomedeae" Rathbun, 1894	São Paulo, Brasil	CCDB 5180	MF504093	-	
Pilumnus diomedeae" Rathbun, 1894	São Paulo, Brasil	CCDB 3717	MF504080	-	
Pilumnus diomedeae" Rathbun, 1894	São Paulo, Brasil	CCDB 3615	MF504090	-	
Pilumnus diomedeae" Rathbun, 1894	São Paulo, Brasil	CCDB 3717	MF504083	-	
ilumnus fernandezi Garth, 1973	Panamá	ULLZ 12000	MF504103	MF504049	
ilumnus floridanus Stimpson, 1871	Belize	ULLZ 12563	MF504105	MF504051	
ilumnus floridanus Stimpson, 1871	Golfo do México	ULLZ 14354	MF504106	-	
Pilumnus floridanus" Stimpson, 1871	Golfo do México	ULLZ 7343	-	EU863403	
tilumnus floridanus Stimpson, 1871	México	ULLZ 7317	-	HM637980	
tilumnus floridanus Stimpson, 1871	Guiana Francesa	MNHN-IU-2013-2502	MF504108	-	
ilumnus floridanus Stimpson, 1871	São Paulo, Brasil	CCDB 5919	MF504104	MF504050	
Pilumnus gemmatus" Stimpson, 1860	Belize	ULLZ 9921	MF504114	-	
vilumnus gemmatus Stimpson, 1860	Guadalupe	MNHN-IU-2013-14558	MF504110	MF504052	
vilumnus gemmatus Stimpson, 1860	Panamá	ULLZ 13462	MF504109	MF504053	
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	Mar do Norte	MT03177	KT209207	-	
tilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	França	USNM 1277896	MF504111	MF504054	
tilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	França	-	-	AM946023	
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	Portugal	-	HG328360	-	
tilumnus holosericus Rathbun, 1898	Panamá	CCDB 3552	MF504112	-	
tilumnus holosericus Rathbun, 1898	Panamá	ULLZ 13578	MF504113	MF504055	
Filumnus lacteus Stimpson, 1871	Belize	ULLZ 15465	MF504115	MF504056	
Pilumnus lacteus" Stimpson, 1871	Flórida, EUA	ULLZ 8637	MF504124	MF504062	
Pilumnus lacteus" Stimpson, 1871	Flórida, EUA	ULLZ 8373	MF504125	MF504063	
ilumnus longicornis Hilgendorf, 1878	Persia	USNM 1277904	MF504116	-	
ilumnus longicornis Hilgendorf, 1878	-	-	-	KJ132612	

Espécie	Localidade	NIO 4 (/1	Nº de acesso	Nº de acesso GenBank	
Especie		Nº de catálogo	COI	16S	
"Pilumnus longleyi" Rathbun, 1930	Belize	ULLZ 11154	MF504117	MF504057	
"Pilumnus longleyi" Rathbun, 1930	São Paulo, Brasil	CCDB 3615	MF504089	MF504041	
"Pilumnus longleyi" Rathbun, 1930	São Paulo, Brasil	CCDB 3615	MF504079	-	
Pilumnus marshi Rathbun, 1901	Belize	ULLZ 17643	MF504118	MF504059	
Pilumnus marshi Rathbun, 1901	Guadalupe	MNHN-IU-2014-7461	MF504119	MF504058	
Pilumnus minutus De Haan, 1835	Coréia	USNM 1277854	MF504120	MF504060	
"Pilumnus nudimanus" Rathbun, 1901	Flórida, EUA	ULLZ 14342	MF504086	MF504042	
Pilumnus nudimanus Rathbun, 1901	Panamá	ULLZ 13466	MF504121	MF504061	
Pilumnus orbitospinis Rathbun, 1911	Japão	USNM 120711	MF504122	-	
Pilumnus pannosus Rathbun, 1896	Texas, EUA	ULLZ 11213	MF504123	-	
"Pilumnus pannosus" Rathbun, 1896	Guadalupe	MNHN-IU-2013-16321	MF504144	MF504071	
Pilumnus pannosus Rathbun, 1896	Panamá	USNM 1277859	MF504126	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Belize	ULLZ 12562	MF504140	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Panamá	ULLZ 13589	MF504141	MF504070	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Pernambuco, Brasil	UFPE 13508	MF504127	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Rio de Janeiro, Brasil	MNRJ 21462	MF504134	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 3617	MF504142	MF504065	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 3617	MF504129	MF504066	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 3617	MF504139	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 5391	MF504135	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 5391	MF504137	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 4323	MF504128	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 4323	MF504136	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Santa Catarina, Brasil	MZUSP 23490	MF504133	-	
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Argentina	CCDB 5379	MF504130	MF504067	

Espécie	Localidade	Nº de catálogo	Nº de acesso GenBank	
Especie	Localitate	14 de catalogo	COI	16S
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Argentina	CCDB 5379	MF504132	MF504068
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Argentina	CCDB 5379	MF504131	MF504069
Pilumnus sayi Rathbun, 1897	Flórida, EUA	ULLZ 14405	-	MF504072
Pilumnus sayi Rathbun, 1897	Flórida, EUA	ULLZ 6938	-	GU144435
"Pilumnus sayi" Rathbun, 1897	Ilhas Virgens Britânicas	ULLZ 4346	MF504102	-
Pilumnus sp.	Belize	ULLZ 10033	MF504143	-
Pilumnus spinifer H. Milne Edwards, 1834	Croácia	-	HG328359	-
"Pilumnus spinosissimus" Rathbun, 1898	São Paulo, Brasil	CCDB 4598	-	MF504078
"Pilumnus spinossissimus" Rathbun, 1898	Rio de Janeiro, Brasil	MNRJ 17249	MF504092	-
"Pilumnus spinossissimus" Rathbun, 1898	Rio de Janeiro, Brasil	MNRJ 17257	MF504107	-
Pilumnus stebbingi Capart, 1951	Ilha de Ano-Bom, Guiné Equatorial	USNM 1277872	MF504146	-
Pilumnus thaitensis de Man, 1890	Moorea, Polinésia Francesa	USNM 266710	MF504147	-
Pilumnus vespertilio (Fabricius, 1793)	-	-	-	KJ132627
Pilumnus villosissimus (Rafinesque, 1814)	Espanha		HG328357	-
Pilumnus villosissimus (Rafinesque, 1814)	Tunisia	USNM 1277963	MF504145	-
Grupo externo				
Chaceon ramosae Manning, Tavares & Albuquerque, 1989	Brasil	-	KC676779	KC676756
Dacryopilumnus rathbunae Balss, 1932	Japão	ZRC 1999.1291	HM638027	HM637971
Dairoides kusei (Sakai, 1938)	Hawaii, EUA	ULLZ 9183	HM638030	HM637979
Eriphia gonagra (Fabricius, 1781)	Flórida, EUA	ULLZ 5463	HM638035	HM637964
Eupilumnus africanus (A. Milne-Edwards, 1867)	Cabo Verde	ULLZ 11966	KC771025	KC771007
Menippe nodifrons Stimpson, 1859	México	ULLZ 4351	HM638050	HM637975

Em anexo segue a tabela 3 com as identificações corrigidas.

### Análise de distância genética

As análises de distância genética para as espécies de *Pilumnus* foram realizadas considerando a identificação prévia presente nas etiquetas fornecidas, com posterior avaliação da validade desta identificação (*i.e.*, se os espécimes foram identificados corretamente ou não). Isso permitiu avaliar a dificuldade de identificação dos espécimes desse gênero.

Distância genética tem sido usada por muitos autores no auxílio aos problemas sistemáticos em crustáceos (Weber *et al.*, 2000; Munasinghe *et al.*, 2003, Ocampo *et al.*, 2013). A presença de gaps entre os níveis intra e interespecíficos no DNA barcoding pode ser utilizada como um limite entre as espécies, colaborando, juntamente com os caracteres morfológicos, na identificação de espécies (Hebert *et al.*, 2004; Kerr *et al.*, 2009).

Para ajudar na elucidação do status taxonômico das espécies de *Pilumnus*, foram realizados cálculos de distância genética utilizando o programa MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011) e as matrizes de distância foram calculadas por meio de distancia não corrigida (distância *p*), baseado nas sequências de COI e 16S. A distância *p* é comumente utilizada uma vez que evita super parametrização e não há necessidade de usar medidas de distâncias complexas ao estudar sequências estreitamente relacionadas (Nei & Kumar, 2000; Collins *et al.*, 2012). No intuito de acessar as distâncias genéticas intra e interespecífica, foram construídos histogramas de frequências com pares de sequências de COI e 16S. Além disso, foram criados dendrogramas para ilustrar a relação de distâncias entre as espécies analisadas, por meio do método de *Neighbor joining* no programa MEGA 5 e a consistência interna dos ramos foi avaliada pelo método de "bootstrap" (Felsenstein, 1985) com 1000 réplicas, e apenas valores de confiança acima de 70% foram apresentados.

#### Análise filogenética

A análise filogenética para as espécies de *Pilumnus* foi realizada incorporando as correções na identificação dos espécimes.

No intuito de testar as relações internas das espécies do Atlântico do gênero *Pilumnus*, foi realizada análise concatenada com base em 1247pb (660 para COI e 587 para 16S). O melhor modelo evolutivo para as sequências dos genes concatenados foi determinado pelo software JModeltest 2.1.4. (Posada, 2008) e selecionado pelo método de Critério de Informação Akaike (AIC). O melhor modelo evolutivo para o nosso conjunto de dados foi o GTR+I+G, (General Time Reversible) com sítios invariáveis (I) e taxas de substituições desiguais sob a distribuição gama (G). As frequências nucleotídicas foram: A = 0,3502; C = 0,1573; G = 0,1210; T = 0,3716; taxas de substituição dos nucleotídeos foram: A-C = 0,6358; A-G = 13,7491; A-T = 1,4495; C-G = 0,4564; C-T = 13, 2775; G-T = 1.0000; proporção de sítios invariáveis: I = 0,5080; distribuição gama = 0, 6300.

A análise filogenética foi realizada utilizando o critério de Máxima Verossimilhança (MV) para os genes mitocondriais 16S e COI concatenados. O método de MV estima a verossimilhança de um conjunto de dados por meio da busca pela árvore que maximiza a probabilidade de observação dos dados, ou seja, calcula a árvore de maior probabilidade de ocorrência, podendo levar em consideração parâmetros como taxa de substituição e frequência de bases, a partir de um modelo evolutivo escolhido (Russo *et al.*, 2001; Hall, 2011). Para a análise de MV, o modelo evolutivo selecionado foi utilizado na base do RAxML 8.2.10 (Stamatakis, 2014), através do portal CIPRES (Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research, www.phylo.org) (Miller *et al.*, 2010). A consistência interna dos ramos foi avaliada pelo método de "bootstrap" e apenas valores de confiança acima de 70% foram apresentados.

Juntamente com a árvore filogenética foram incluídas figuras com parte da carapaça dos caranguejos, as quais apresentam diferenças e representam as linhagens indicadas pela mesma coloração.

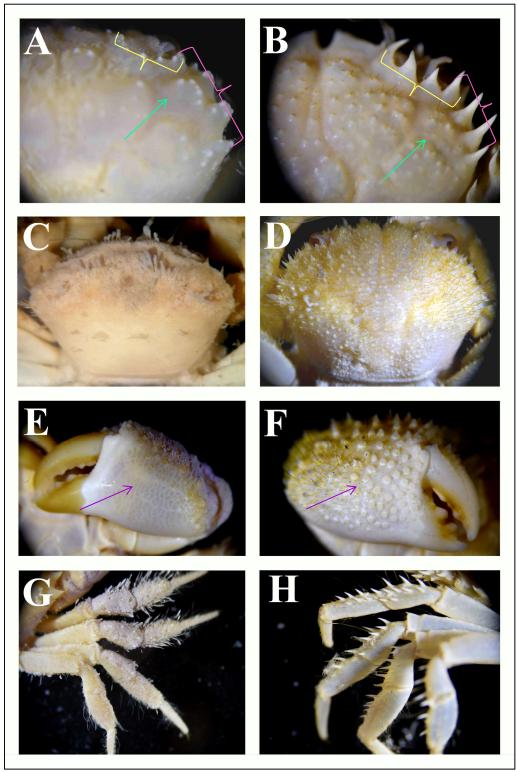


RESULTADOS

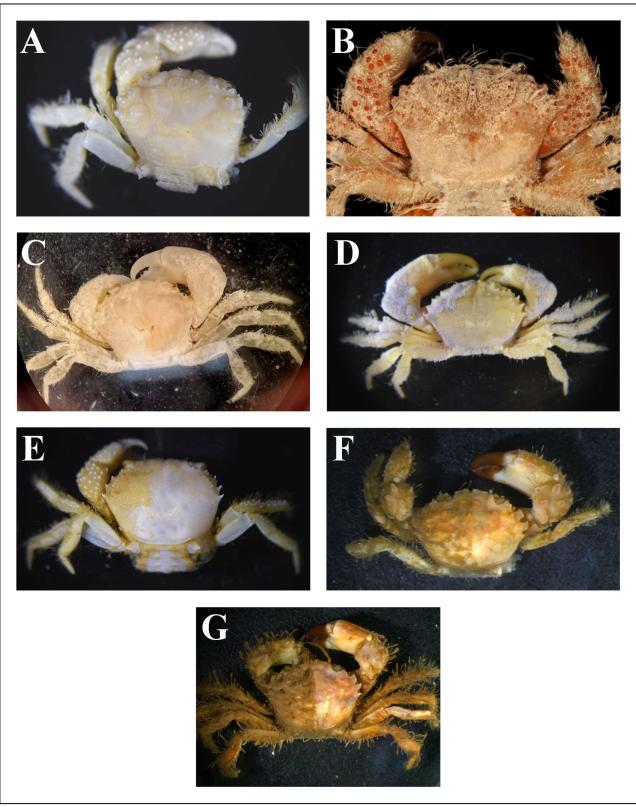
### 4.1. Análises morfológicas

Com base nas análises morfológicas de todos os espécimes de *Pilumnus* analisados, foi verificado que as estruturas morfológicas mais informativas para identificação de adultos do gênero do Atlântico ocidental são carapaça [número, tipo de agregação, formato de espinhos, grânulos e tubérculos; tipo de cerda com pubescência cobrindo toda ou parte da carapaça ou cerdas rígidas e espaçadas; número e formato de espinhos anterolaterais (3, 4, 5 ou 6); formato do rostro (convexo, oblíquo ou reto)], quelípodo (margem externa do quelípodo maior (lisa e nua ou coberta por espinhos, grânulos ou tubérculos e/ou cerdas) e pernas ambulatórias (presença ou ausência de espinhos, grânulos ou tubérculos) (Fig. 1).

Com base na pubescência e espinhos da carapaça e pernas, os espécimes do Atlântico ocidental podem ser separados em ao menos dois grandes grupos. As espécies que compartilham pubescência cobrindo toda ou parte da carapaça e presença de pubescência, tubérculos e/ou grânulos nas pernas ambulatórias (P. holosericus, P. gemmatus, P. lacteus, P. nudimanus, P. pannosus e P. reticulatus) (Fig 2). Neste grupo, P. holosericus, P. gemmatus e P. nudimanus, e P. lacteus e P. pannosus, a primeira vista, são muito semelhantes, além disso, verificamos dois morfotipos para a espécie P. reticulatus. As espécies que constituiem o outro grupo compartilham presença de cerdas rígidas, espaçadas e/ou pubescência na região anterior escondendo ou não a superfície dorsal, presença ou ausência total de espinhos nas pernas ambulatórias (P. caribaeus, P. dasypodus, P. diomedeae, P. floridanus, P. gracilipes, P. longleyi, P. marshi, P. miersii, P. quoii, P. sayi, P. spinosissimus e P. vinaceus) (Fig. 3). Entre as espécies deste grupo, P. caribaeus e P. longleyi, P. dasypodus e P. vinaceus e P. diomedeae e P. gracilipes também a primeira vista são muito semelhantes entre si. Ademais, neste último grupo algumas espécies apresentam algumas características diferentes da maioria dos espécimes de Pilumnus analisados. Pilumnus marshi apresenta a carapaça mais subquadrada com apenas três espinho na margem anterolateral, a menor razão entre LC e LFO ≅ 1 e a maior razão entre LC e CMA ≅ 5, possuindo uma largura fronte orbital maior e a margem anterolateral mais estreita do que o das outras espécies analisadas. Dentre todos os outros espécimes analisados que não *P. marshi*, a carapaça apresentou formato subhexagonal ou subcircular, menor razão de LC e LFO > 1,25 e maior razão de LC e CMA < 3,56. O único espécime de *P. diomedeae* analisado possui carapaça mais subcircular, razão entre LC e LFO = 1,32 e razão entre LC e CMA = 3,06. As espécies *P. miersii* e *P. quoii* também se enquadraram no intervalo de variação das razões entre LC e LFO e entre LC e CMA observadas para os outros espécimes analisados que não *P. marshi*, no entanto ambas as espécies possuem as pernas ambulatórias completamente desarmadas, o que não ocorre em nenhuma outra espécie de *Pilumnus*, que possuem espinhos, dentes, tubérculos ou grânulos ao menos no carpo das pernas ambulatórias.



**Figura 1.** Indicação das características com maior variabilidade interespecífica entre as espécies de *Pilumnus* do Atlântico ocidental. A e B – região anterolateral da superfície dorsal da carapaça; C e D – Tipo de pilosidade da superfície dorsal da carapaça; E e F – Proposção de espinhos e/ou grânulos na superfície externa da palma do quelípodo maior; G e H – Presença ou ausência de espinhos e grânulos nas pernas ambulatórias. Chave cor de rosa indica margem anterolateral da carapaça; Chave amarela indica margem superorbital; Seta verde indica região superhepática; Seta roxa indica margem externa da palma do quelípodo maior. A – *Pilumnus holosericus*, USNM 19705; B e H – *Pilumnus spinosissimus*, USNM 69063; C – *Pilumnus floridanus* – ULLZ 12563; D e F – *Pilumnus longleyi*, USNM 62569; E e G – *Pilumnus pannosus*, USNM 13814.



**Figura 2**. Espécies de *Pilumnus* com pubescência cobrindo carapaça e pernas ambulatórias. Vista dorsal. A - *Pilumnus holosericus* (LC 7,78mm) USNM 14705; B - *Pilumnus gemmatus* (foto de Joseph Popin) (LC 11,5mm); C - *Pilumnus lacteus* (LC 8,4mm) MCZ 2461; D - *Pilumnus pannosus* (LC 12,0mm) USNM 13814; E - *Pilumnus nudimanus* (LC 7,9mm) USNM 23770; F - *Pilumnus reticulatus* (forma fragosa) (LC 11,5mm) CCDB 5391; G - *Pilumnus reticulatus* (forma tesselata) (LC 10,6mm) CCDB 5379.

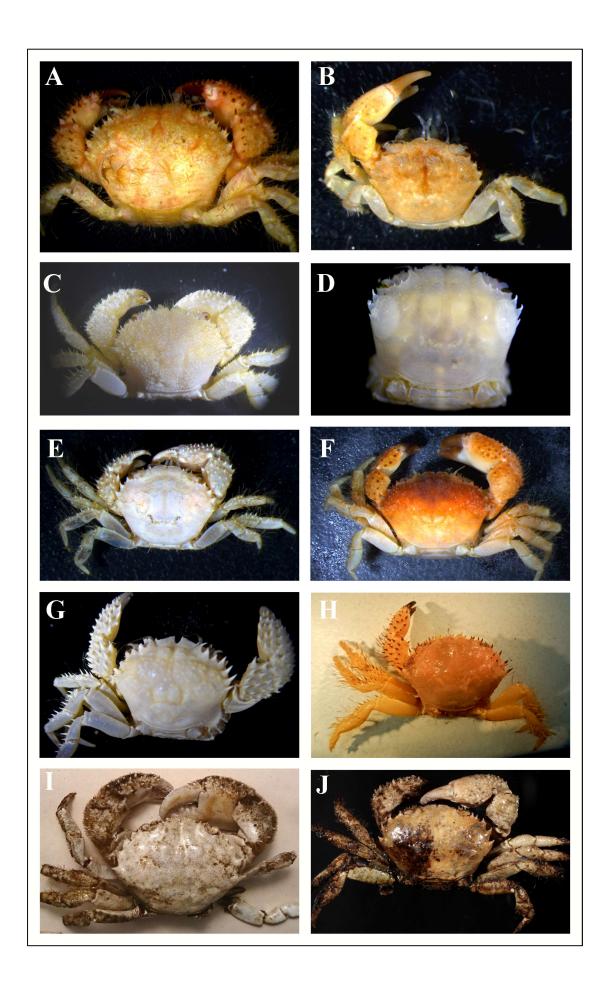
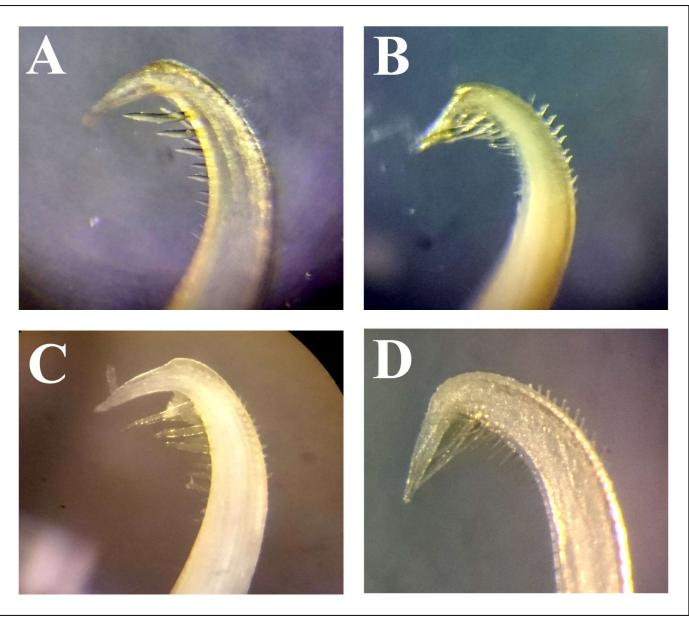


Figura 3. Espécies de *Pilumnus* com cerdas rígidas na carapaça, ou pubescência cobrindo apenas parte da superfície dorsal; presença ou ausência total de espinhos. A - *Pilumnus caribaeus* (LC 14,2mm) CCDB 5180; B - *Pilumnus floridanus* (LC 9,68mm) CCDB 5919; C - *Pilumnus longleyi* (LC 14,4mm) USNM 62569; D - *Pilumnus marshi* (LC 5,65mm) USNM 23771; E - *Pilumnus dasypodus*; (7,5mm) EMU 1103; F - *Pilumnus vinaceus* (LC 8,7mm) CCDB 4593; G - *Pilumnus spinosissimus* (LC 9,9mm) USNM 69063; H - *Pilumnus sayi* (LC 21,5mm) ANHM 991; I - *Pilumnus quoii* (LC 23,4mm) MNHN-IU-2000-4318; J - *Pilumnus miersii* (LC 7,9mm) MNH-IU-2000-2820.

A morfologia do gonópodo (pleópodo 1) não é espécie-específica para as espécies analisadas. Foi observado uma variação intraespecífica do tamanho das cerdas, extremidade distal e curvatura da extremidade, mas essa morfologia geral se mostrou informativa para identificação do gênero *Pilumnus*. Os espécimes analisados apresentaram o gonópodo longo com a extremidade curvada em formato de gancho com presença de cerdas nas margens dorsal e ventral (Fig. 4). Os gonópodos dos espécimes de *P. marshi* e *P. quoii* possuem algumas variações como extremidade apesar de curvada, é torcida. Em *P. marshi* não foi observado linha de cerdas na margem dorsal do gonópodo, apenas na margem ventral.



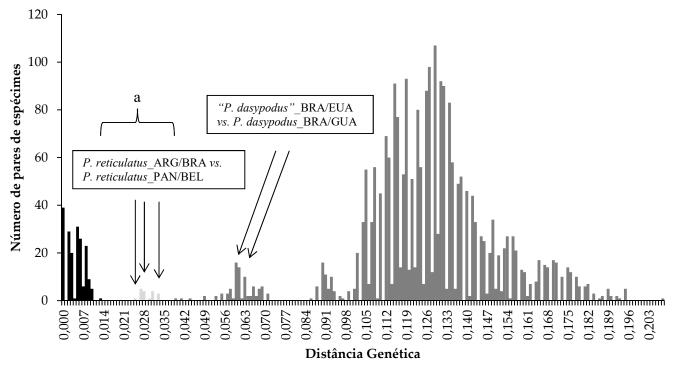
**Figura 4.** Prancha com gonópodo (pleópodo 1) de espécimes de *Pilumnus* vista mesial. A – *Pilumnus* spinosissimus USNM 69063; B – *Pilumnus* pannosus USNM 23771; C – *Pilumnus* sayi ULLZ 8318; D – *Pilumnus* longleyi ULLZ 11154.

#### 4.2. Análises moleculares

Análises de distância genética

Os valores de distância genética por pares baseado no gene COI mostrou clara separação entre as espécies morfologicamente bem definidas, como indicado pelo gap (a) na Figura 5. Os valores intraespecíficos variaram de 0 a 1,1% (*P. floridanus\_BEL vs. P. floridanus\_FL\_EUA; P. reticulatus\_SP\_BRA vs. P.* 

reticulatus\_BA\_BRA) (Tab. 4, Fig. 5). Os valores interespecíficos variaram de 4 a 21% (P. villossisimus\_TUN vs. P. aestuarii\_BUL; P. nudimanus\_PAN vs. P. ohshimai\_PAL) (Tab. 4, Fig. 5). Ao comparar P. reticulatus provenientes do Caribe (Belize e Panamá) e do Atlântico Sul (Brasil e Argentina) os valores de divergência observados foram intermediáriario aos valores intra e interespecífico para o gênero, variando de 2,5 a 3,3% (Tab. 4, Fig. 5). Além disso, foi verificado que os valores de divergência observados para alguns espécimes identificados previamente como espécimes distintos foram inseridos no intervalo de variação intraespecífica de Pilumnus, por exemplo, P. diomedeae\_SP\_BRA vs. P. nudimanus\_FL\_EUA com 0%; P. caribaeus\_GFR vs. P. diomedeae\_SP\_BRA com 0,2%; P. spinifer\_CRO vs. P. villosissimus\_TUN com 0,3%; indicando provável erro de identificação desse e outros espécimes como observado na tabela 4. Ainda, espécimes identificados como P. dasypodus\_TX\_EUA vs. P. dasypodus\_FL\_EUA apresentaram uma divergência de 5,7% e P. dasypodus\_SP\_BRA vs. P. dasypodus\_BA\_BRA mostraram uma divergência de 6% (Tab. 4). Estes valores então inseridos dentro da variação interespecífica das espécies de Pilumnus, indicando provável erro de identificação de alguns desses espécimes.



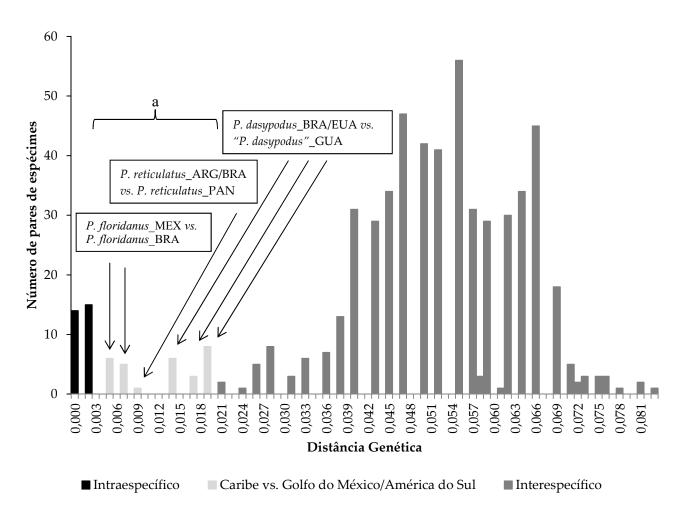
- Intraespecífico
- América do Sul vs. Golfo do México/Caribe/América do Sul; Golfo do México vs. Caribe
- Interespecífico

**Figura 5.** Histograma de distância-*p* entre os pares de espécimes de *Pilumnus* para o gene Citocromo Oxidase I (COI). Seta preta indica valores intermediários aos valores intra e interespecíficos para os espécimes de *Pilumnus* morfologicamente bem definidos analisados. ARG: Argentina; BRA: Brasil; EUA: Estados Unidos; GUA: Guadalupe; PAN: Panamá.

**Tabela 4.** Matriz de divergência genética para o gene Citocromo Oxidase I (COI) entre as espécies de *Pilumnus*. ARG: Argentina; BA: Bahia; BEL: Belize; BUL: Bulgária; CE: Ceará; COR: Coréia; CRO: Croácia; CS: Carolina do Sul; ES: Espírito Santo; ESP: Espanha; FL: Flórida; FRA: França; GFR: Guiana Francesa; GOM: Golfo do México; GUA: Guadalupe; GUI: Guiné Equatorial; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; JAP: Japão; LA: Louisiana; MEX: México; PAC: Pacífico; PAL: Palau; PAN: Panamá; PE: Pernambuco; PFR: Polinésia Francesa; POR: Portugal; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; SC: Santa Catarina; TUN: Tunísia; TX: Texas.

Lopedinies	1 2 3 4 3 0 1 0 5 10 11 12 10 14 10 10 10 10 10 10 10 12 21 22 20 24 20 21 20 20 31 32 30 31 32 30 40 41 42 40 44 40 40 41 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40
1_P. aestuarii_BUL	0.000
2_P. caribaeus_GUA	0.117 0.000
3 P. caribaeus GFR	0.117 0.009 0.000
4_P. caribaeus_GFR	0.114 0.003 0.006 0.000
5_P. caribaeus_PAN	0.107 0.104 0.105 0.104 0.000
6_P. caribaeus_PAN	0.113 0.005 0.008 0.002 0.102 0.000
7 P. caribaeus PE BRA	0.119 0.011 0.005 0.008 0.107 0.009 0.000
8_P. dasypodus_TX_BRA	0.116 0.117 0.116 0.117 0.059 0.116 0.121 0.000
9_P. dasypodus_FL_EUA	0.108 0.105 0.107 0.105 0.005 0.104 0.108 0.057 0.000
10_P. dasypodus_FL_BRA	0.108 0.108 0.110 0.108 0.005 0.107 0.111 0.057 0.003 0.000
11_P. dasypodus_BEL	0.107 0.104 0.105 0.104 0.000 0.102 0.107 0.059 0.005 0.005 0.005
12_P. dasypodus_GUA	0.105 $0.102$ $0.104$ $0.102$ $0.002$ $0.100$ $0.105$ $0.060$ $0.006$ $0.006$ $0.006$ $0.000$ $0.000$
13_P. dasypodus_IVB	0.105 0.105 0.107 0.105 0.005 0.104 0.108 0.060 0.006 0.006 0.006 0.006 0.000
	0.119 0.117 0.116 0.117 0.062 0.116 0.121 0.003 0.060 0.060 0.062 0.063 0.063 0.000
15_P. diomedeae_PE_BRA	0.114 0.003 0.006 0.000 0.104 0.002 0.008 0.117 0.105 0.108 0.104 0.102 0.105 0.117 0.000
16_P. dasypodus_BA_BRA	0.108 $0.105$ $0.107$ $0.105$ $0.002$ $0.104$ $0.108$ $0.057$ $0.006$ $0.006$ $0.002$ $0.003$ $0.006$ $0.000$ $0.000$
17 P. dasypodus ES BRA	0.119 0.117 0.116 0.117 0.062 0.116 0.121 0.003 0.060 0.060 0.060 0.062 0.063 0.063 0.000 0.117 0.060 0.000
18_P. dasypodus_RJ_BRA	0.119 0.117 0.116 0.117 0.062 0.116 0.121 0.003 0.060 0.062 0.063 0.063 0.000 0.117 0.060 0.000 0.000
	0.110 0.108 0.110 0.108 0.051 0.106 0.113 0.000 0.051 0.061 0.061 0.061 0.063 0.005 0.000 0.108 0.059 0.000 0.000
19_P. dasypodus_SP_BRA	
	0.116 0.008 0.002 0.005 0.104 0.006 0.003 0.117 0.105 0.108 0.104 0.102 0.105 0.117 0.005 0.105 0.117 0.005 0.107 0.005
21_P. diomedae_SP_BRA	0.113 0.008 0.002 0.005 0.104 0.006 0.003 0.116 0.105 0.108 0.104 0.102 0.105 0.116 0.005 0.106 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.105 0.116 0.116 0.105 0.116 0
22 P. femandezi PAN PAC	0.107 0.105 0.108 0.105 0.110 0.104 0.110 0.108 0.108 0.109 0.110 0.110 0.110 0.111 0.108 0.108 0.105 0.111 0.108 0.108 0.105 0.111 0.108 0.108 0.107 0.107 0.000
23 P. floridanus GOM	0.136 0.114 0.113 0.113 0.119 0.111 0.117 0.122 0.124 0.124 0.119 0.117 0.124 0.125 0.113 0.117 0.125 0.125 0.117 0.114 0.115 0.117 0.000
24 P. floridanus FL EUA	0.136 0.114 0.113 0.113 0.119 0.111 0.117 0.122 0.124 0.124 0.124 0.119 0.117 0.124 0.125 0.113 0.117 0.125 0.125 0.117 0.114 0.115 0.117 0.000 0.000
25_P. floridanus_BEL	0.136 0.114 0.113 0.113 0.119 0.111 0.117 0.122 0.124 0.124 0.119 0.117 0.124 0.125 0.113 0.117 0.125 0.113 0.117 0.125 0.113 0.117 0.125 0.113 0.117 0.125 0.113 0.117 0.125 0.115 0.117 0.000 0.000
26_P. gemmatus_BEL	0.141 0.139 0.141 0.138 0.131 0.136 0.142 0.134 0.134 0.134 0.134 0.136 0.131 0.135 0.136 0.136 0.130 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.130 0.124 0.124 0.120
27_P. gemmatus_GUA	0.142 0.125 0.128 0.122 0.144 0.121 0.130 0.148 0.147 0.148 0.147 0.148 0.142 0.148 0.142 0.148 0.142 0.148 0.142 0.148 0.142 0.145 0.148 0.142 0.145 0.148 0.146 0.127 0.130 0.136 0.136 0.136 0.136 0.000
28_P. gemmatus_PAN	0.142 0.125 0.128 0.122 0.144 0.121 0.130 0.148 0.147 0.148 0.144 0.142 0.148 0.144 0.142 0.148 0.148 0.142 0.148 0.148 0.142 0.145 0.148 0.148 0.148 0.147 0.148 0.148 0.149 0.149 0.148 0.149 0.149 0.148 0.149 0.148 0.149 0.148 0.149 0.148 0.149 0.148 0.149 0.148 0.149 0.148 0.149 0.148 0.149 0.148 0.148 0.149 0.148 0
29_P. hirtellus_POR	0.088 0.116 0.116 0.113 0.122 0.114 0.117 0.121 0.127 0.121 0.127 0.121 0.127 0.121 0.127 0.121 0.127 0.121 0.113 0.124 0.121 0.113 0.124 0.127 0.121 0.113 0.114 0.113 0.114 0.113 0.114 0.113 0.114 0.113 0.134 0.000
	0.006 0.114 0.114 0.114 0.115 0.115 0.125
30_P. hirtellus_FRA	
31_P. holossericus_PAN	0.141 0.142 0.144 0.141 0.131 0.139 0.145 0.131 0.139 0.145 0.131 0.134 0.136 0.131 0.133 0.136 0.133 0.136 0.133 0.136 0.133 0.136 0.133 0.136 0.130 0.128 0.142 0.140 0.130 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136
32_P. holossericus_PAN	0.141 0.142 0.144 0.141 0.131 0.139 0.145 0.131 0.139 0.145 0.131 0.134 0.136 0.131 0.133 0.136 0.133 0.136 0.133 0.136 0.133 0.142 0.140 0.130 0.133 0.142 0.140 0.130 0.133 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.136 0.139 0.140
33_P. lacteus_FL_EUA	0.113 0.121 0.121 0.118 0.130 0.116 0.123 0.131 0.130 0.133 0.130 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.133 0.131 0.120 0.119 0.107 0.121 0.121 0.121 0.113 0.108 0.110 0.118 0.130 0
34_P. lacteus_FL_EUA	0.119 0.122 0.122 0.119 0.131 0.117 0.124 0.133 0.136 0.131 0.130 0.136 0.131 0.130 0.136 0.131 0.130 0.136 0.134 0.119 0.133 0.134 0
35_P. lacteus_BEL	0.139 0.130 0.130 0.127 0.130 0.125 0.130 0.125 0.130 0.126 0.131 0.131 0.131 0.131 0.128 0.134 0.131 0.127 0.131 0
36_P. longicornis_PER	0.151 0.141 0.138 0.141 0.138 0.141 0.138 0.141 0.138 0.141 0.132 0.142 0.142 0.142 0.142 0.145 0.141 0.139 0.145 0
37_P. longley_BEL	0.139 0.128 0.130 0.125 0.142 0.124 0.131 0.144 0.142 0.145 0.142 0.145 0.147 0.145 0.147 0.125 0.144 0.147 0.147 0.147 0.147 0.147 0.147 0.147 0.148 0.138 0.159 0.170 0.142 0.140 0.147 0.145 0.147 0.147 0.147 0.147 0.147 0.147 0.147 0.148 0.148 0.147 0.148 0
38_P. longley_SP_BRA	0.116 0.008 0.002 0.005 0.104 0.006 0.003 0.117 0.105 0.108 0.104 0.102 0.105 0.107 0.005 0.107 0.005 0.107 0.005 0.107 0.005 0.107 0.005 0.107 0.114 0.114 0.114 0.114 0.114 0.1139 0.127 0.127 0.114 0.113 0.142 0.120 0.128 0.138 0.128 0.000
39_P. marshi_BEL	0.131 0.108 0.108 0.108 0.104 0.110 0.113 0.124 0.116 0.119 0.114 0.110 0.113 0.124 0.116 0.124 0.108 0.114 0.12 0.136 0.124 0.108 0.114 0.117 0.110 0.12 0.136 0.141 0.141 0.141 0.141 0.141 0.134 0.138 0.131 0.130 0.147 0.133 0.138 0.136 0.167 0.141 0.110 0.000
40_P. marshi_GUA	0.128 0.108 0.108 0.108 0.104 0.110 0.113 0.124 0.116 0.119 0.114 0.116 0.119 0.114 0.116 0.124 0.108 0.116 0.124 0.108 0.116 0.124 0.108 0.116 0.124 0.108 0.116 0.124 0.108 0.119 0
41_P. minutus_COR	0.152 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.153 0.159 0.168 0.164 0.167 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.167 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.172 0.173 0.168 0.155 0.156 0.155 0.156 0.155 0.169 0.000
42 P. nudimanus FL EUA	0.114 0.003 0.006 0.000 0.104 0.002 0.008 0.117 0.105 0.108 0.104 0.102 0.105 0.117 0.105 0.108 0.104 0.102 0.105 0.117 0.000 0.105 0.117 0.000 0.105 0.117 0.117 0.000 0.105 0.105 0.105 0.105 0.105 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.114 0.141 0
43_P. nudimanus_PAN	0.138 0.151 0.153 0.148 0.145 0.147 0.151 0.156 0.147 0.151 0.156 0.147 0.151 0.156 0.147 0.155 0.148 0.147 0.155 0.148 0.147 0.155 0.155 0.148 0.147 0.155 0.155 0.149 0.151 0.153 0.136 0.148 0.147 0.155 0.155 0.138 0.136 0.144 0.178 0.138 0.144 0.178 0.138 0.151 0.155 0.155 0.149 0.148 0.000
44 P. orbitospinis JAN	0.150 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.155 0.150 0.159 0.155 0.155 0.155 0.150 0.159 0.155 0
	0.1070 0.165 0.165 0.165 0.165 0.165 0.176 0.177 0.177 0.165 0.187 0.177 0.175 0.187
45_P. ohshimai_PAL	
46_P. pannosus_TX_EUA	0.121 0.130 0.130 0.127 0.141 0.125 0.131 0.139 0.142 0.145 0.131 0.139 0.142 0.145 0.141 0.139 0.145 0.141 0.139 0.145 0.141 0.127 0.142 0.141 0.137 0.128 0.127 0.113 0.122 0.122 0.117 0.108 0.110 0.124 0.122 0.117 0.117 0.088 0.099 0.070 0.162 0.144 0.128 0.142 0.128 0.142 0.128 0.145 0.145 0.153 0.195 0.000
47_P. pannosus_CS_EUA	0.122 0.128 0.128 0.125 0.138 0.124 0.130 0.136 0.129 0.138 0.139 0.142 0.139 0.139 0.142 0.138 0.136 0.139 0.142 0.138 0.136 0.139 0.142 0.138 0.136 0.139 0.142 0.138 0.139 0.139 0.138 0.139 0.139 0.139 0.139 0.149 0.141 0.141 0.171 0.130 0.122 0.121 0.111 0.111 0.113 0.122 0.121 0.111 0.111 0.113 0.122 0.125 0.139 0.155 0.139 0.090 0.000
48_P. pannosus_GUA	0.133 0.130 0.130 0.130 0.128 0.128 0.131 0.134 0.130 0.128 0.127 0.133 0.128 0.127 0.133 0.128 0.127 0.133 0.136 0.130 0.130 0.128 0.127 0.114 0.119 0
49 P. reticulatus BEL	0.131 0.119 0.119 0.116 0.116 0.116 0.116 0.124 0.119 0.117 0.121 0.116 0.117 0.121 0.116 0.117 0.121 0.116 0.117 0.121 0.116 0.117 0.121 0.116 0.117 0.121 0.116 0.114 0
50_P. reticulatus_PAN	0.130 0.118 0.115 0.115 0.115 0.115 0.115 0.115 0.115 0.115 0.115 0.116 0.119 0.119 0.115 0.116 0.119 0.119 0.119 0.115 0.116 0.119 0.119 0.119 0.119 0.119 0.117 0.119 0.120 0.116 0.113 0.113 0.101 0.104 0.127 0.125 0.101 0.104 0.129 0.093 0.089 0.156 0.128 0.119 0.121 0
	0.136 0.128 0.125 0
52_P. reticulatus_RJ_BRA	0.133 0.131 0.128 0.128 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.127 0.129 0.129 0.127 0.121 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.131 0.131 0.129 0.130 0.131 0.131 0.129 0.130 0.117 0.117 0.117 0.117 0.117 0.117 0.117 0.110 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.130 0
53_P. reticulatus_SP_BRA	0.131 0.131 0.128 0.128 0.129 0.129 0.129 0.129 0.129 0.133 0.132 0.129 0.131 0.132 0.129 0.133 0.133 0.129 0.131 0.134 0.130 0.134 0.134 0.134 0.134 0.130 0.134 0.131 0.130 0.131 0.134 0.130 0.131 0.134 0.130 0.138 0.138 0.173 0.128 0.131 0.153 0.184 0.090 0.090 0.102 0.031 0.033 0.011 0.008 0.000
54_P. reticulatus_SC_BRA	0.133 $0.131$ $0.128$ $0.128$ $0.122$ $0.128$ $0.133$ $0.130$ $0.124$ $0.127$ $0.122$ $0.124$ $0.127$ $0.121$ $0.128$ $0.120$ $0.131$ $0.132$ $0.132$ $0.133$ $0.130$ $0.133$ $0.133$ $0.130$ $0.130$ $0.130$ $0.130$ $0.130$ $0.130$ $0.130$ $0.130$ $0.130$ $0.130$
55 P. reticulatus ARG	0.133 0.131 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.129 0.128 0.133 0.130 0.124 0.127 0.122 0.124 0.127 0.122 0.124 0.127 0.122 0.124 0.127 0.131 0.129 0.131 0
56 P. sayi FL EUA	0.113 0.005 0.008 0.002 0.102 0.000 0.009 0.116 0.104 0.107 0.102 0.100 0.009 0.116 0.104 0.107 0.102 0.100 0.104 0.116 0.105 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.129 0.121 0.114 0.113 0.139 0.139 0.139 0.139 0.139 0.139 0.139 0.139 0.130 0.147 0.153 0.002 0.147 0.153 0.002 0.147 0.125 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128 0.128
57 P. sayi IVB	0.107 0.112 0.114 0.112 0.005 0.110 0.114 0.012 0.005 0.110 0.114 0.063 0.007 0.007 0.003 0.066 0.12 0.007 0.003 0.066 0.12 0.107 0.133 0.138 0.130 0.129 0.130 0.1
58_P. spinifer_CRO	0.043 0.114 0.114 0.111 0.113 0.110 0.116 0.121 0.117 0.117 0.113 0.110 1.114 0.121 0.117 0.117 0.112 0.117 0.112 0.111 0.114 0.121 0.111 0.114 0.121 0.111 0.114 0.121 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.113 0.133 0
59_P.spinosissimus_RJ_BRA	0.116 0.008 0.002 0.005 0.104 0.006 0.003 0.117 0.105 0.108 0.104 0.006 0.003 0.117 0.105 0.108 0.104 0.102 0.105 0.117 0.105 0.108 0.104 0.120 0.130
	\ 0.123 0.119 0.118 0.119 0.067 0.118 0.119 0.067 0.118 0.119 0.07 0.118 0.119 0.005 0.063 0.065 0.065 0.065 0.065 0.065 0.065 0.065 0.065 0.002 0.119 0.118 0.119 0.114 0.125 0.125 0.125 0.125 0.136 0.146 0.146 0.127 0.125 0.136 0.136 0.130 0.125 0.119 0.0159 0.148 0.052 0.119 0.123 0.121 0.123 0.121 0.123 0.121 0.123 0.121 0.123 0.121 0.123 0.121 0.123 0.125 0.12
61_P. stebbingi_GUI	0.130 0.117 0.122 0.117 0.138 0.116 0.124 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.156 0.139 0.144 0.144 0.156 0.138 0.139 0.142 0.138 0.139 0.145 0.147 0.151 0.147 0.150 0.116 0.138 0.139 0.142 0.146 0.000
62 Pilumnus sp PAN	0.141 0.136 0.139 0.133 0.128 0.131 0.141 0.141 0.131 0.131 0.128 0.137 0.128 0.133 0.128 0.131 0.141 0.141 0.131 0.131 0.128 0.133 0.128 0.133 0.139 0.144 0.144 0.137 0.130 0.144 0.144 0.137 0.138 0.138 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.139 0.173 0.179 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.128 0.133 0.139 0.144 0.144 0.137 0.138 0
63 P. thaitensis PFR	0.142 0.155 0.156 0.155 0.156 0.155 0.176 0.153 0.156 0.155 0.176 0.153 0.156 0.159 0.176 0.173 0.152 0.153 0.155 0.156 0.155 0.176 0.153 0.156 0.176 0.175 0.178 0.179 0.175 0.178 0.159 0.155 0.156 0.155
64 P. villosissimus ESP	
	0.054 0.111 0.111 0.108 0.114 0.110 0.113 0.119 0.116 0.114 0.110 0.113 0.119 0.116 0.114 0.113 0.119 0.115 0.119 0.115 0.119 0.115 0.119 0.115 0.119 0.115 0.119 0.115 0.119 0.115 0.119 0.115 0.119
65_P. villosissimus_TUN	0.40 0.116 0.116 0.113 0.111 0.111 0.117 0.122 0.116 0.118 0.112 0.116 0.118 0.112 0.116 0.118 0.125 0.125 0.125 0.125 0.125 0.125 0.125 0.125 0.111 0.115 0.030 0.114 0.125 0.125 0.125 0.114 0.115 0.030 0.114 0.125 0.125 0.114 0.135 0.036 0.144 0.138 0.144 0.138 0.136 0.136 0.056 0.054 0.030 0.150 0.150 0.150 0.150 0.150 0.150 0.130 0.144 0.138 0.144 0.138 0.125 0

Para o gene 16S os valores de distância genética também mostraram um gap (a) de separação entre as espécies morfologicamente bem definidas (Fig. 4).



**Figura 6.** Histograma de distância-*p* entre os pares de espécimes de *Pilumnus* para o gene 16S rRNA (16S). Seta preta indica valores intermediários aos valores intra e interespecíficos para os espécimes de *Pilumnus* morfologicamente bem definidos analisados. ARG: Argentina; BRA: Brasil; EUA: Estados Unidos; México; GUA: Guadalupe; PAN: Panamá.

Os valores intraespecíficos variaram de 0 a 0,2% (*P. reticulatus\_SP\_BRA vs. P. reticulatus\_SP\_BRA; P. sayi\_FL\_EUA vs. P. sayi\_FL\_EUA*) (Tab. 5, Fig. 6) e os valores interespecíficos variaram de 2,4 a 13,4% (*P. lacteus\_BEL vs. P.reticulatus\_PAN; P. minutus\_COR vs. P. sayi\_FL\_EUA*) (Tab. 5, Fig. 6). Assim como para o gene COI, ao comparar espécimes de *P. reticulatus* provenientes do Caribe (Panamá) e do Atlântico Sul (Brasil e Argentina) o valor de divergência observado foi intermediário aos

valores intra e interespecífico para o gênero, variando de 0,7 a 0,9% (Tab. 4, Fig. 6). Espécimes do Golfo do México e Caribe identificados como "P. dasypodus"\_TX\_EUA vs. P. dasypodus\_GUA e "P. dasypodus"\_BRA vs. P. dasypodus\_PAN tiveram uma divergência de 1,4% 1,9%, repectivamente, e "P. lacteus"\_FL\_EUA vs. P. lacteus\_BEL com divergência de 1,9% (Tab. 5). Estes valores também foram inseridos na variação intra e interespecífica das espécies de Pilumnus analisadas para o gene 16S. Além disso, verificamos que os valores de divergência observados para alguns espécimes identificados previamente como espécies distintas foram inseridas no intervalo de variação intraespecífica de Pilumnus, por exemplo, espécimes de P. caribaeus\_BEL vs. P. nudimanus\_FL\_EUA e "P. dasypodus"\_CE\_BRA vs. "P. spinosissimus"\_SP\_BRA com 0,2%, e indicando provável erro de identificação desse e outros espécimes como observado na tabela 5.

Na análise de Neighbor-joining para o gene COI, 14 linhagens foram identificadas (Fig. 7). Foram observadas algumas incongruências no que diz respeito a constituição de alguns clados. Os clados I e II contêm espécimes identificados como *P. dasypodus*, porém existe alta divergência entre eles (6%) (Tab. 4, Figs. 5 e 7). Além disso, o clado I contêm espécime de "*P. spinosissimus*". O clado IV contêm espécimes de "*P. nudimanus*", "Lobopilumnus agassissi", "*P. diomedeae*", "*P. sayi*", *P. caribaeus*, "*P. spinosissimus*" e "*P. longleyi*"; o clado V contêm espécimes de *P. floridanus* e "*P. spinosissimus*"; o clado X contêm espécimes de *P. pannosus* e "*P. lacteus*"; o clado XIII contêm espécimes de *P. holosericus* e "*P. pannosus*". Ademais, o táxon VIII é representado por um espécimes não identificado (*Pilumnus sp*1) que foi posicionado separado e com alto valor de divergência genética comparado aos outros espécimes já identificados previamente (11-18%) (Tab. 4, Fig. 7).

**Tabela 5.** Matriz de divergência genética para o gene 16S rRNA entre as espécies de *Pilumnus*. ARG: Argentina; BEL: Belize; CE: Ceará; COR: Coréia; FL: Flórida; FRA: França; GUA: Guadalupe; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; MEX: México; PAC: Pacífico; PAN: Panamá; SP: São Paulo; TX: Texas.

Espécimes	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36	<u>:</u>
1_P. caribaeus_BEL	0.000	_
2_P. caribaeus_GUA	0.000 0.000	
3_P. caribaeus_PAN	0.000 0.000 0.000	
4_P. caribaeus_PAN	0.045 0.045 0.045 0.000	
5_P. dasypodus_TX_EUA	0.047 0.047 0.047 0.014 0.000	
6_P. dasypodus_IVB	0.045 0.045 0.045 0.000 0.014 0.000	
7_P. dasypodus_GUA	0.045 0.045 0.045 0.000 0.014 0.000 0.000	
<pre>8_P. dasypodus_CE_BRA</pre>	0.047 0.047 0.047 0.014 0.000 0.014 0.014 0.000	
9_P. dasypodus_SP_BRA	0.052 0.052 0.052 0.019 0.005 0.019 0.005 0.019 0.005 0.000	
10_P. diomedae_SP_BRA	0.052 0.052 0.052 0.019 0.005 0.019 0.005 0.019 0.005 0.005 0.005 0.000	
11_P. fernandezi_PAN_PAC	0.028 0.028 0.040 0.043 0.040 0.043 0.040 0.043 0.047 0.047 0.000	
12_P. floridanus_BEL	0.057 0.057 0.050 0.047 0.050 0.050 0.050 0.047 0.052 0.052 0.050 0.000	
13_P. floridanus MEX	0.055 0.055 0.055 0.047 0.045 0.047 0.047 0.045 0.050 0.050 0.050 0.050 0.007 0.000	
14_P. floridanus_SP_BRA	0.055 0.055 0.055 0.047 0.045 0.047 0.047 0.045 0.050 0.050 0.050 0.047 0.002 0.005 0.000	
15_P. gemmatus_GUA	0.062 0.062 0.065 0.065 0.055 0.065 0.055 0.062 0.066 0.066 0.066 0.066 0.064 0.064 0.000	
16 P. gemmatus PAN	0.059 0.059 0.059 0.052 0.059 0.052 0.052 0.059 0.064 0.064 0.067 0.064 0.062 0.062 0.002 0.000	
17_ <i>P. hirtellu</i> s_FRA	0.047 0.047 0.055 0.055 0.055 0.055 0.055 0.058 0.064 0.064 0.060 0.075 0.066 0.072 0.050 0.047 0.000	
18_P. holossericus_PAN	0.055 0.055 0.055 0.057 0.055 0.055 0.047 0.055 0.055 0.047 0.047 0.047 0.046 0.069 0.066 0.069 0.066 0.073 0.075 0.000	
19_P. lacteus_FL_EUA	0.057 0.057 0.057 0.043 0.040 0.043 0.043 0.043 0.040 0.045 0.050 0.062 0.055 0.059 0.062 0.059 0.069 0.055 0.000	
20 P. lacteus FL EUA	0.057 0.057 0.057 0.043 0.040 0.043 0.043 0.043 0.045 0.045 0.050 0.062 0.055 0.059 0.062 0.059 0.069 0.055 0.000 0.000	
21 <i>P. lacteus</i> BEL	0.047 0.047 0.047 0.033 0.031 0.033 0.031 0.033 0.031 0.036 0.036 0.036 0.036 0.055 0.052 0.052 0.052 0.052 0.052 0.059 0.019 0.019 0.010	
22 P. longley SP BRA	0.000 0.000 0.004 0.047 0.045 0.047 0.045 0.047 0.052 0.052 0.052 0.052 0.055 0.055 0.055 0.055 0.057 0.057 0.057 0.057 0.057 0.057 0.000	
23_P. marshi_GUA	0.052 0.052 0.052 0.047 0.050 0.047 0.050 0.055 0.055 0.055 0.055 0.055 0.064 0.062 0.062 0.066 0.064 0.064 0.059 0.066 0.066 0.052 0.052 0.052 0.000	
24 P. marshi BEL	0.055 0.055 0.055 0.050 0.052 0.050 0.052 0.050 0.052 0.057 0.057 0.057 0.057 0.062 0.059 0.059 0.069 0.066 0.066 0.066 0.057 0.069 0.055 0.055 0.055 0.002 0.000	
25_P. minutus_COR	0.121 0.121 0.121 0.111 0.114 0.111 0.114 0.111 0.114 0.118 0.118 0.116 0.116 0.116 0.114 0.114 0.120 0.120 0.126 0.116 0.116 0.116 0.120 0.128 0.126 0.000	
26_P. nudimanus_FL_EUA	0.002 0.002 0.002 0.043 0.045 0.043 0.043 0.045 0.050 0.050 0.055 0.050 0.055 0.052 0.052 0.064 0.062 0.050 0.057 0.055 0.055 0.055 0.055 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050	
27_P. nudumanus_PAN	0.052 0.052 0.052 0.050 0.047 0.050 0.050 0.047 0.050 0.052 0.052 0.052 0.043 0.059 0.057 0.057 0.057 0.057 0.059 0.057 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050 0.050 0.014 0.050 0.000	
28_P. pannosus_GUA	0.050 0.050 0.050 0.036 0.033 0.036 0.036 0.033 0.038 0.038 0.038 0.038 0.038 0.057 0.050 0.055 0.052 0.050 0.044 0.052 0.021 0.021 0.007 0.050 0.050 0.050 0.052 0.111 0.047 0.055 0.000	
29_P. reticulatus_SP_BRA	0.066 0.066 0.066 0.040 0.038 0.040 0.038 0.040 0.038 0.043 0.043 0.043 0.055 0.066 0.064 0.064 0.066 0.064 0.064 0.065 0.064 0.065 0.040 0.040 0.026 0.066 0.052 0.055 0.111 0.064 0.066 0.028 0.000	
30_P. reticulatus_SP_BRA	0.066 0.066 0.066 0.040 0.038 0.040 0.038 0.040 0.038 0.043 0.043 0.043 0.055 0.066 0.064 0.064 0.064 0.066 0.064 0.064 0.065 0.040 0.040 0.040 0.026 0.066 0.052 0.055 0.111 0.064 0.066 0.028 0.000 0.000	
31_P. reticulatus_ARG	0.069 0.069 0.069 0.043 0.040 0.043 0.043 0.043 0.040 0.045 0.045 0.045 0.057 0.069 0.066 0.066 0.066 0.066 0.066 0.067 0.043 0.043 0.043 0.045 0.057 0.014 0.066 0.069 0.031 0.002 0.002	
32_P. reticulatus_ARG	0.066 0.066 0.066 0.040 0.038 0.040 0.038 0.040 0.038 0.043 0.043 0.055 0.066 0.064 0.064 0.064 0.066 0.064 0.064 0.065 0.040 0.040 0.026 0.066 0.052 0.055 0.111 0.064 0.066 0.028 0.000 0.000 0.002 0.000	
33_ <i>P. reticulatus</i> _PAN	0.062 0.062 0.062 0.040 0.038 0.040 0.038 0.040 0.038 0.043 0.043 0.050 0.062 0.059 0.059 0.059 0.057 0.058 0.055 0.038 0.038 0.024 0.062 0.052 0.055 0.109 0.059 0.064 0.026 0.007 0.007 0.009 0.007 0.000	
34 <i>_P. sayi</i> _FL_EUA	0.047 0.047 0.047 0.062 0.055 0.062 0.062 0.055 0.062 0.055 0.059 0.059 0.059 0.059 0.059 0.066 0.066 0.066 0.083 0.081 0.075 0.059 0.064 0.064 0.065 0.047 0.062 0.059 0.133 0.045 0.071 0.062 0.069 0.069 0.069 0.071 0.069 0.064 0.000	
35_ <i>P. sayi</i> _FL_EUA	0.045 0.045 0.045 0.059 0.057 0.059 0.057 0.059 0.057 0.062 0.062 0.065 0.066 0.064 0.064 0.064 0.081 0.072 0.062 0.066 0.066 0.066 0.065 0.057 0.045 0.059 0.057 0.130 0.043 0.069 0.064 0.071 0.071 0.073 0.071 0.066 0.002 0.000	
36_P. spinosissimus_SP_BRA	0.050 0.050 0.050 0.050 0.017 0.002 0.017 0.002 0.017 0.002 0.002 0.002 0.002 0.002 0.005 0.050 0.047 0.047 0.064 0.062 0.061 0.045 0.043 0.043 0.043 0.033 0.050 0.052 0.055 0.116 0.047 0.050 0.036 0.040 0.040 0.043 0.040 0.040 0.057 0.059 0.00	00

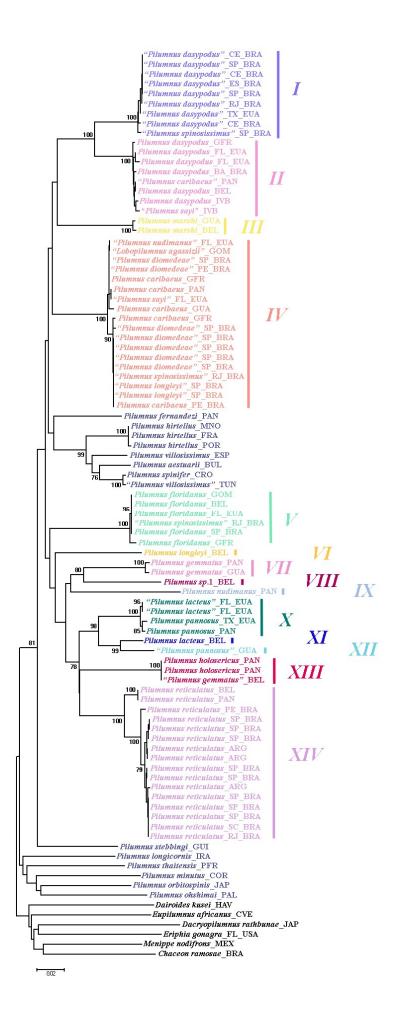
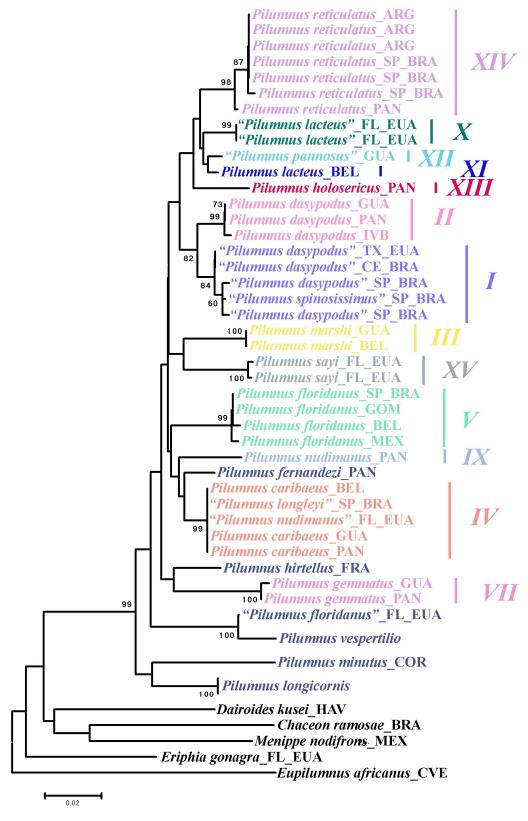


Figura 7. Filograma gerado por Neighbor-joining para espécies de *Pilumnus* e selecionado grupo externo, baseado no gene mitocondrial COI. Valores de bootstrap ≤ 70% não são apresentados. ARG: Argentina; BA: Bahia; BEL: Belize; BRA: Brasil; BUL: Bulgária; CE: Ceará; COR: Coréia; CRO: Croácia; CVE: Cabo Verde; ES: Espírito Santo; ESP: Espanha; EUA: Estados Unidos da América; FL: Flórida; FRA: França; GFR: Guiana Francesa; GOM: Golfo do México; GUA: Guadalupe; GUI: Guiné Equatorial; HAV: Havaí; IRA: Irã; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; JAP: Japão; LA: Louisiana; MNO: Mar do Norte; MEX: México; PAC: Pacífico; PAL: Palau; PAN: Panamá; PE: Pernambuco; PFR: Polinésia Francesa; POR: Portugal; RJ: Rio de Janeiro; SC: Santa Catarina; SP: São Paulo; TUN: Tunísia; TX: Texas. Espécimes com aspas ("") foram identificados *a priori* como indicado na tabela 1.

Na análise para o gene 16S, 13 linhagens foram identificadas. Porém, diferente das sequências obtidas para a análise de COI, sequências de *P. longleyi* (táxon VI para COI) e do espécime não identificado (táxon VIII para COI) não foram amplificadas. No entanto, uma sequência de *P. sayi* foi obtida para esse marcador e um novo táxon (XV) foi incluído. Da mesma maneira como para COI algumas incongruências podem ser observadas na topologia para 16S (Fig. 8). Espécimes identificados como *P. dasypodus* foram posicionados em clados distintos, I e II, respectivamente (Fig. 8). Além disso, o clado I contêm espécimes de "*P. spinosissimus*". O clado IV contêm espécimes de *P. caribaeus*, "*P. longleyi*" e "*P. nudimanus*". Os espécimes identificados como *P. floridanus* também estão posicionados separadamente, clado V e "*P. floridanus*" da Flórida. O mesmo aconteceu para *P. lacteus* em que espécimes identificados como essa espécie foram posicionados como no clado X e o táxon XI.



**Figura 8.** Filograma gerado por Neighbor-joining para espécies de *Pilumnus* e selecionado grupo externo, baseado no gene mitocondrial 16S. Valores de bootstrap ≤ 70% não são apresentados. ARG: Argentina; BEL: Belize; BRA: Brasil; CE: Ceará; COR: Coréia; CVE: Cabo Verde; EUA: Estados Unidos da América; FL: Flórida; FRA: França; GUA: Guadalupe; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; MEX: México; PAN: Panamá; SP: São Paulo; TX: Texas. Espécimes com aspas ("") foram identificados *a priori* como indicado na tabela 1.

#### Análise filogenética

A partir do método de Máxima Verossimilhança, para os espécimes de Pilumnus analisados nesse estudo, verificamos que os espécimes do gênero foram recuperados em um único clado com alto suporte (88%). As relações internas do gênero apresentaram baixo suporte (≤ 70%) e apenas relações entre alguns clados e taxóns terminais foram recuperados com alto valor de suporte (≥ 70%). Foram recuperados dois grandes clados incluindo as espécies do Atlântico ocidental. O clado I foi formado por P. nudimanus, P. gemmatus, P. pannosus, P. lacteus, P. holosericus, P. reticulatus, Pilumnus sp1, Pilumnus sp2, P. longleyi e ainda P. hirtellus da França (Fig. 9). O clado II é formado por P. vinaceus, P. dasypodus, P. floridanus, P. sayi, P. caribaeus, P. marshi e ainda P. fernandezi do Pacífico, P. hirtellus da França, P. spinifer da Croácia e Tunísia, P. aestuarii da Bulgária e P. villosissimus da Espanha (Fig. 9). Dentro do clado I P. gemmatus foi recuperado como grupo irmão de Pilumnus sp1 com 83% de suporte, P. lacteus foi recuperado como irmão do taxon Pilumnus sp2 com 87%, P. pannosus foi recuperado como grupo irmão de P. lacteus + Pilumnus sp2 com 87% de suporte e P. reticulatus foi recuperado como grupo irmão do clado formado por P. holosericus, P. lacteus, Pilumnus sp2 e P. pannosus com suporte de 72% (Fig. 9). Já no clado II P. vinaceus foi recuperado como grupo irmão do clado formado por P. dasypodus com 99% de suporte e P. sayi como grupo irmão de P. caribaeus com 93% de suporte. Apesar do baixo valor de suporte, Eupilumnus africanus e Dracryopilumnus rathbunae, membros da família Pilumnidae, foi retratado na topologia como grupo irmão de Pilumnus (Fig. 9).

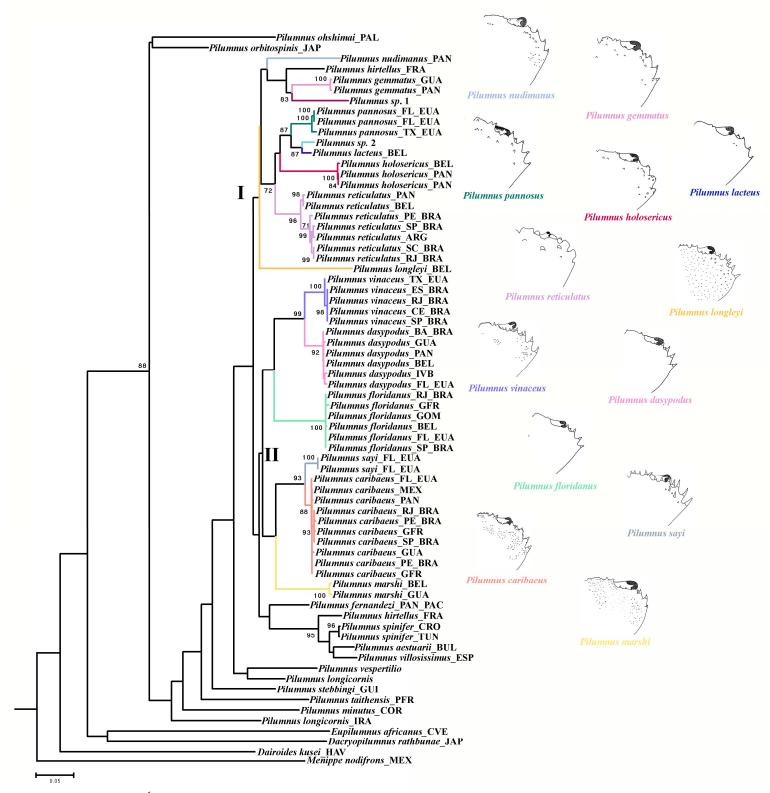


Figura 9. Árvore de Máxima Verossimilhança para espécimes de *Pilumnus* e selecionado grupo externo, baseado nos genes mitocondriais COI e 16S concatenados. Valores representam bootstrap expressos em porcentagem. Valores ≤ 50 não são apresentados. ARG: Argentina; BA: Bahia; BEL: Belize; BRA: Brasil; BUL: Bulgária; CE: Ceará; COR: Coréia; CRO: Croácia; CVE: Cabo Verde; ES: Espírito Santo; ESP: Espanha; EUA: Estados Unidos da América; FL: Flórida; FRA: França; GFR: Guiana Francesa; GOM: Golfo do México; GUA: Guadalupe; GUI: Guiné Equatorial; HAV: Havaí; IRA: Irã; IVB: Ilhas Virgens Britânicas; JAP: Japão; LA: Louisiana; MNO: Mar do Norte; MEX: México; PAC: Pacífico; PAL: Palau; PAN: Panamá; PE: Pernambuco; PFR: Polinésia Francesa; POR: Portugal; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; SC: Santa Catarina; TUN: Tunísia; TX: Texas.



DISCUSSÃO

Com base nas análises morfológicas e moleculares verificamos a existência de 20 espécies de *Pilumnus* com ocorrência no Atlântico ocidental, a partir dos espécimes analisados, sendo elas *P. caribaeus*, *P. dasypodus*, *P. diomedeae*, *P. floridanus*, *P. gemmatus*, *P. gracilipes*, *P. holosericus*, *P. lacteus*, *P. longleyi*, *P. marshi*, *P. miersii*, *P. nudimanus*, *P. pannosus*, *P. quoii*, *P. reticulatus*, *P. sayi*, *P. spinosissimus*, *P. vinaceus* e duas novas espécies, *Pilumnus sp*1 proveniente de Belize e *Pilumnus sp*2 de Guadalupe. Verificamos também a ocorrência de uma possível estruturação genética entre espécimes de *P. reticulatus* do Caribe *vs*. América do Sul e ausência de estruturação entre espécimes de *P. dasypodus*, *P. caribaeus*, *P. floridanus* e *P. vinaceus* de diferentes regiões zoogeográficas. As espécies *P. diomedeae*, *P. gracilipes*, *P. miersii*, *P. quoii* e *P. spinosissimus* foram analisadas apenas com base nos dados morfológicos devido à impossibilidade de extração do material tipo, sendo este o único material disponínel para estas espécies. Além disso, as espécies *Pilumnus sp*1 e *Pilumnus sp*2 serão descritas futuramente.

Com base nas análises dos gonópodos de diferentes espécies de *Pilumnus* no Atlântico ocidental, verificamos que a morfologia geral é compartilhada entre a maioria das espécies. O formato é alongado, estreito, com a porção distal curva (formato de gancho) e com presença de cerdas longas e curtas. Este padrão morfológico não espécie-específico também foi observada para outras espécies do gênero, para diferentes regiões zoogeográficas, como em *P. doffleini* Balss, 1933 do japão (Komai & Motoh, 2012) e *Pilumnus acanthosoma* Ng, 2000 de Taiwan (Ng, 2000). A morfologia dos gonópodos tem fornecido informações específicas para diferentes grupos de Brachyura (Abele, 1971; Magalhães *et al.*, 2010; Magalhães *et al.*, 2016). No entanto, Komai & Motoh (2012: 12, 17, 20) descreveram três novas espécies para o gênero *Pilumnus*, as quais são morfológicamente muito semelhantes entre si mas apresentam morfologia do gonópodo distintas. *P. armatus* Komai & Motoh (2012) possue gonópodo como observado entre as espécies do Atlântico Sul, em formato de gancho, com a abertura distal voltada para baixo; *Pilumnus curvipenis* Komai & Motoh (2012) apresenta a região distal do gonópodo bastante curta e curva quando

comparada a *Pilumnus armatus* e abertura distal lateralmente; *P. bohol* Komai & Motoh (2012) apresenta região distal curta, com a abertura distal pra cima e cerdas apenas na margem dorsal. Também foram observados alguns possíveis padrões distintos das pernas ambulatórias, pernas longas e estreitas com espinhos, pernas robustas com espinhos ao menos no carpo e pernas robustas completamente desarmadas. Além disso, foram observados três formatos particulares de carapaça, subhexagonal, subquadrático e suboval. As diferenças morfológicas observadas por Komai & Motoh (2012) para os gonópodos e as outras variações observadas no presente trabalho podem corresponder a um amplo intervalo de variação dentro do gênero *Pilumnus*, ou indicar que o gênero é bastante homogênio.

Algumas questões levantadas nesse trabalho precisam ser reavaliadas, assim como a própria validade do gênero *Pilumnus*, que foi descrito com base em uma série de indivíduos de *Cancer hirtellus* Linnaeus, 1761, os quais segundo Leach, 1815, apresentam variação na granulação do quelípodo, sendo as vezes completamente liso. Diferente do proposto por Linnaeus (1761) para *Cancer hirtellus*, que segundo este autor apresenta quelípodos espinhosos. Com base nas nossas análise a variação de quelípodos granulosos ou completamente lisos é informativo para separação das espécies. O que poderia indicar que o gênero foi descrito com base em diferentes espécies. Sendo portanto essencial a análise do material tipo de Leach, 1815 para verificar a validade do gênero.

A seguir algumas das espécies serão tratadas de acordo com as proposições de sinonímias da literatura, variações morfológicas e relações filogenéticas próximas entre elas. A seção sistemática contêm descrições detalhadas de todas as espécies analisadas no presente estudo.

# Pilumnus caribaeus Desbonne, em Desbonne & Schramm, 1867 vs. P. brasiliensis Miers, 1886

Nas análises de divergência genética espécimes de *P. caribaeus* (clado IV) de diferentes regiões zoogeográficas (Golfo do México, Caribe e Atlântico Sul) formaram um clado com ausência de divergência genética ou com divergência a um nível intraespecífico (0-1,1% para COI e 0-0,2% para 16S), sem presença de subgrupos para cada região específica (Figs. 7 e 8). Esses resultados indicam ausência de estruturação genética para a espécie *P. caribaeus*, que possui ampla distribuição no Atlântico ocidental. Ademais, com base na análise filogenética para os genes COI e 16S concatenados foi observado que *P. caribaeus* está mais proximamente relacionada a *P. sayi* (suporte de 93%) do que com outras espécies do gênero (Fig. 9).

Com base nos dados morfológicos e moleculares, foi observado que P. caribaeus (Fig. 10) apresenta um grande intervalo de variação morfológica em relação aos espinhos e grânulos da carapaça. O número de espinhos na margem anterolateral, granulação ou não na superfície dorsal e na quela, e a fronte ser proeminente ou não são características que indicam variações intraespecificas (Fig. 11). A espécie Pilumnus brasiliensis foi descrita com base em um exemplar proveniente do Brasil que está depositado no NHM em Londres (13, LC 10,4mm, BMNH-1884.31) e de acordo com nossas análises este espécime se encaixa no intervalo de variação dos espécimes juvenis de P. caribaeus, com fronte não proeminente, com espinhos menores próximos a base do primeiro e segundo espinhos anterolaterais, própodo da perna ambulatória com 1 espinho no própodo e margem superorbital com 2 espinhos. Essas características observadas foram observadas em indivíduos juvenis da espécie que, sem identificação prévia, foram inseridos no mesmo clado de adultos com características informativa e bastante distinguíveis da espécie como 5 ou 6 espinhos anterolaterais, cerdas rígidas em toda a carapaça, quelípodo maior com mais de 2/3 da superfpicie externa da palma espinhosa/granulosa, ausência ou presença de apenas 1 espinho no própodo das pernas ambulatórias. Com base nos dados morfológico e moleculares, corroboramos a manutenção do nome *P. brasiliensis* como sinônimo júnior de *P. caribaeus*, assim como sugerido por Rathbun (1930).

# Pilumnus caribaeus Desbonne, em Desbonne & Schramm, 1867 vs. P. diomedeae Rathbun, 1894

Nas análises de divergência genética, os espécimes identificados previamente como "P. diomedeae", foram incluídos num único clado (IV) juntamente com espécimes identificados como P. caribaeus, "P. longleyi", "P. sayi", "P. spinosissimus", "P. nudimanus" e "Lobopilumnus agassizii" (Figs. 7 e 8). No entanto, conforme identificação (com excessão de L. agassizii que não foi analizado por corresponder a uma sequência obtida do Genbank) todos correspondem a espécie P. caribaeus, de forma que todos os outros nomes são erros de identificação dos espécimes. A grande semelhança morfológica de caracteres e a variação do número de espinhos na superfície da carapaça e pernas desses animais, dificulta a identificação das espécies do gênero (A. Milne-Edwards, 1880). Entretanto, com base em um conjunto de caracteres morfológico é possível identificar cada uma das espécies de Pilumnus do Atlântico ocidental, como proposto na seção de sistemática e na chave de identificação do gênero deste trabalho.

A espécie *P. diomedeae* tem sido reportada para a costa brasileira por alguns trabalho e em diferentes coleções carcinológicas no Brasil (Coelho *et al.*, 2008; Bertini *et al.*, 2010; Mantelatto *et al.*, 2016). Os espécimes de caranguejos provenientes do Atlântico Sul normalmente são identificados com base nas chaves de identificação de trabalhos com descrições e ilustrações modificadas de espécimes do Atlântico Norte, Golfo do México e Caribe. Este procedimento tem resultado em erros de identificação dos espécimes brasileiros uma vez que a diversidade biológica é distinta entre essas regiões (Negri *et al.*, 2014; Magalhães *et al.*, 2016). Após a análise do holótipo de *P. diomedeae* no NMNH em Washington (1♀, LC 14,47mm, USNM 9526) e da foto do holótipo de *P. caribaeus* depositado no MNHN de Paris (1♂, LC 26,0mm, MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828)) obtida por Joseph Poupin também do mesmo museu

(disponível no website http://crustiesfroverseas.free.fr), verificamos que nenhum dos espécimes brasileiros analisados até o momento correspondem a P. diomedeae, mas sim a P. caribaeus. Como citado anteriormente, o amplo intervalo de variação morfológica da espécie P. caribaeus pode confundir a identificação dos espécimes do Atlântico Sul. Isso é especialmente verdadeiro quando analisados principalmente espinhos anterolaterais, que podem variar visualmente de 5 a 6 espinhos (podendo ser um espinho biespinado) e a granulação da carapaça e do quelípodo maior. No entanto, verificamos que o espécime tipo de P. diomedeae possue espinhos pequenos entre o primeiro e segundo, segundo e terceiro e entre terceiro e quarto espinhos anterolaterais, e pernas ambulatórias com vários espinhos no mero, carpo e própodo, enquanto P. caribaeus possui pernas com espinhos no carpo, e ausência ou presênça de apenas 1 espinho no própodo das pernas ambulatórias. Além disso, verificamos também em P. diomedeae características morfológicas distintas inclusive das outras espécies de Pilumnus analisadas, em especial a presença de cerdas flexíveis extremamente longas, o formato da carapaça mais subcircular do que hexagonal, e pernas ambulatórias mais alongadas e estreitas quando comparado com a maioria das espécies do gênero (Fig. 15). Pilumnus diomedeae parece estar mais relacionada à espécie Danielum ixbauchac Vázquez-Bader & Gracia, 1995, que pertence ao gênero Danielum Vázquez-Bader & Gracia, 1995, também incluído na família Pilumnidae e subfamilia Pilumninae Samouelle, 1819, do que com outras espécies de Pilumnus.

Espécimes reportados como *P. diomedeae* para o Suriname por Holthuis (1959) e Takeda & Okutani (1983) também apresentam pernas mais longas e estreitas, carapaça mais circular, fronte proeminente e com espinhos. Mas diferente de *P. diomedeae*, os espécimes não apresentam cerdas extremamente longas ou espinhos no própodo, como reportado e verificado no espécime-tipo. Esses dois espécimes, em nossa opinião, também parecem estar mais relacionados ao gênero *Danielum*, e não correspondem a *P. diomedeae*. Um espécime identificado como *P. gracilipes*, muito semelhante à ilustração dos autores previamente citados foi analisado no NMNH (13, LC 17,5mm, USNM 298316). Após a análise do gonópodo (sinuoso, mas com a

porção distal reta) foi confirmado que esse espécime não pertence ao gênero *Pilumnus*. No entanto, devido à carapaça danificada do único exemplar disponível analisado (tipo de *P. diomedeae*), falta de gonópodos e de sequências amplificadas, preferimos até o presente momento sugerir a manutenção da espécie *P. diomedeae* dentro do gênero *Pilumnus*, mas sugerindo novos estudos que possam determinar sua real afiliação.

### Pilumnus caribaeus Desbonne, em Desbonne & Schramm, 1867 vs. P. longleyi Rathbun, 1930

Com base nas análises de distância, os espécimes de *Pilumnus longleyi* e de *P. caribaeus* possuem uma divergência genética (cerca de 13% para COI) com valores dentro da variação interespecífica para as espécies de *Pilumnus* analisadas. Ademais, apesar do baixo suporte dos ramos (< 70%), as duas espécies se encontram pouco relacionadas, estando inclusive cada uma em um dos dois grandes clados recuperados na análise filogenética (Fig. 9, I e II).

Assim como *P. diomedeae*, a espécie *P. longleyi* tem sido reportada para o Brasil em algumas coleções carcinológicas. A espécie foi descrita por Rathun (1930) com base em um espécime que apresenta 5 espinhos anterolaterais, sendo o terceiro biespinado (aparência de 6 espinhos), característica morfológicas que se enquadra no intervalo de variação morfológica de *P. caribaeus*. Entretando, ao examinarmos o holótipo de *P. longleyi* no NMNH (1º, LC 14,4mm, USNM 62569) verificamos que essa espécie possui fileiras de espinhos na margem superior do própodo das pernas ambulatórias, e como mencionado por Rathbun (1930), a presença de espinhos na superfície superhepática da carapaça (Figs. 27 e 28), características que não foram observadas nos indivíduos coletados no Brasil. Após as análises comparativas das espécies, somada aos resultados de moelculares verificamos que essas características são informativas para a separação de espécies entre *Pilumnus* do Atlântico ocidental. Assim, os espécime brasileiros analisados correspondem a *P. caribaeus* e não a *P.* 

*longleyi* que se restringe ao Golfo do México e Caribe, corroborando a validade de ambos os nomes.

# Pilumnus caribaeus Desbonne, em Desbonne & Schramm, 1867 vs. P. say Rathbun, 1897 vs. P. marshi Rathbun, 1901

Nas análises moleculares, os valores de divergência genética (cerca de 12% para COI e 6% para 16S) entre P. caribaeus, P. sayi e P. marshi e as outras espécies analisadas foi inserido dentro do intervalo de valores interespecífico do gênero. Na análise filogenética, P. sayi foi posicionado como grupo irmão de P. caribaeus (93%) e P. marshi como grupo irmão de P. caribaeus + P. sayi (< 70%) (Fig. 9). Os dados morfológicos corroboram a proximidade entre as três espécies observada na topologia. As três apresentam mais de 2/3 da superfície externa da quela maior espinhosa, presença de cerdas rígidas na superfície dorsal e fronte convexa. Entretanto podem ser diferenciados pelo número de espinhos anterolaterais e presença ou ausência de espinhos superhepáticos (P. caribaeus – 4, 5 ou 6, sem espinho; P. sayi – 4, com espinho e P. marshi – 3, sem espinho). Além disso, P. marshi possui a carapaça subquadrada, e com valor das razões de LC e LFO  $\cong$  1 e a maior razão entre LC e CMA  $\cong$  5, diferente das outras espécies do gênero.

A espécie *P. marshi* possui formato subquadrático da carapaça, presença de 3 espinhos anterolaterais, quelípodos e pernas ambulatórias aparentemente mais longas e estreitas (Fig. 30) em relação a *P. caribaeus* e *P. sayi*, juntamente com o baixo suporte da relação de *P. marshi* dentro de *Pilumnus*, pode indicar que essa espécie pode não pertencer ao gênero. Entretanto o gonópodo possui a extremidade distal em formato de gancho como as outras espécies analisadas, porém com a extremidade distal torcida, o que pode indicar uma variação intra ou interespecífica.

Com base nos dados morfológicos e moleculares disponíveis, os nomes *P. sayi* (Fig. 38) e *P. marshi* foram corroborados como nomes válidos.

# Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879 vs. P. vinaceus A. Milne-Edwards, 1880 vs. P. floridanus Stimpson, 1871 vs.P. spinosissimus Rathbun, 1898

Com base nas análises de divergência genética verificamos que para o gene COI os valores entre os espécimes de P. dasypodus e "P. dasypodus" quando comparados (> 6%), caíram no intervalo de variação interespecífico para os espécimes de Pilumnus analisados (Tab. 4, Fig. 5). Estes valores indicam a presença de duas espécies distintas. No entanto, na análise do gene 16S os valores de comparação de ambas as espécies caíram dentro do gap entre os valores intra e interespecíficos, mas com um intervalo de variação próximo ao menor valor observado para as espécies morfologicamente bem definidas e analisadas nesse trabalho. Como não tínhamos um padrão morfológico bem estabelecido para essas espécies antes das análises moleculares, o gap foi montado com o intervalo acima de 0,2% e abaixo de 2,4% (Fig. 6, a). No entanto, a divergência entre espécimes de P. dasypodus e "P. dasypodus", variaram de 1,5 a 2,2%, sendo este último, valor muito próximo ao observado entre um espécime de P. reticulatus e P. lacteus previamente identificados como tal (2,4%). Esses resultados, somados a variação inerespecífica para o gene COI, e diferenças na morfologia dos espécimes dos clados I e II, indicam que a variação interespecífica deve ter o valor mínimo reduzido para 1,5% entre os espécimes analisados. Assim, apesar da pequena divergência genética observada para esse gene mais conservado, a variação é bem maior do que o maior valor do intervalo intraespecífico (0,2%) (Fig. 6) e pode indicar um tempo de divergência recente entre essas espécies, assim como observados para outros Brachyura como Panopeus H. Milne-Edwards, 1834 e Eurypanopeus A. Milne-Edwards, 1880 (Schubart et al., 2000a).

Nos filogramas para ambos os genes é possível observar a separação entre os clados constituídos por espécimes previamente identificados como *P. dasypodus* (clado II) e "*P. dasypodus*" (clado I = *P. vinaceus*), separadamente e com espécimes provenientes de diferentes regiões zoogeográficas (Golfo do México, Caribe e Atlântico Sul) (Figs. 7 e 8). Dentro de cada clado, todos os espécimes analisados apresentam ausência de divergência genética ou com divergência a um nível

intraespecífico. Desta maneira, assim como para *P. caribaeus*, *P. dasypodus* e *P. vinaceus* parece não apresentar estruturação genética, mesmo apresentando uma ampla distribuição no Atlântico ocidental.

A partir da análise filogenética foi possível observar que o clado formado por espécimes de P. dasypodus é grupo irmão do clado formado por P. vinaceus, e P. floridanus é grupo irmão de P. dasypodus + P. vinaceus, apesar do baixo suporte de ramo (< 70%). As três espécies compartilham características morfológicas como presença de pubescência na carapaça, que pode esconder ou não a superfície dorsal, juntamente com cerdas rígidas nas pernas ambulatórias. A mistura de tipos de cerdas pubescêntes e rígidas na superfície dorsal e nas pernas ambulatórias é diferente das outras espécies com pubescência, as quais possuem o tipo de cerda pubescênte no corpo inteiro, incluindo pernas ambulatórias, as quais não apresentam espinhos, mas apenas grânulos. Ao analisar a morfologia dos espécimes dos clados I e II, verificamos pequenas diferenças que distingue os espécimes como P. dasypodus e P. vinaceus. Esta última foi considerada sinônimo júnior de P. dasypodus por Rathbun (1897). No entanto, após análise das descrições originais de Kingsley (1879), de A. Milne-Edwards (1880) e o síntipo de P. vinaceus no MCZ em Boston (MCZ 3049), verificamos que P. vinaceus apresenta algumas diferenças morfológicas não mencionadas na descrição de Kingsley e que permitem a separação das duas espécies. A. Milne-Edwards (1880) indica a presença de granulações na região hepática e uma linha de grânulos na base do último espinho anterolateral em direção a região gástrica na espécie P. vinaceus (Figs. 40 e 41). Após a análise morfológica dos exemplares previamente analisados com base em dados moleculares verificamos essas diferenças, além de espécimes de P. dasypodus apresentarem uma superfície mais lisa (Figs. 13 e 14) do que os espécimes de P. vinaceus. No entanto, as duas espécies são muito semelhantes, sendo possível distinguir as duas somente se analisados machos e fêmeas adultos. Assim, com base nos dados morfológicos e moleculares corroboramos a validade do nome P. dasypodus e a necessidade de ressurgimento e validação do nome *P. vinaceus* A. Milne-Edwards, 1880.

Com base nos dados moleculares observamos que a espécie *P. floridanus* (clado V) quando comparada com outras espécies apresenta valores de divergência genética (> 13%) entre os valores interespecíficos. No filograma construído a partir do gene COI, o clado formado por espécimes de *P. floridanus* possui um espécime de identificado como "*P. spinosissimus*", evidenciando mais um erro de identificação no gênero (Fig. 7). Como discutido anteriormente, *P. floridanus* foi recuperado com grupo irmão de *P. dasypodus* + *P. vinaceus* (< 70%). Os dados morfológicos corroboram uma relação próxima entre as três espécies que compatilham 4 espinhos anterolaterais, ausência de espinhos superhepático, pubescência na carapaça, escondendo ou não a superfície dorsal e presença de cerdas rígidas nas pernas ambulatórias. A espécie *P. floridanus* normalmente possui uma linha transversal de cerdas rígidas e clavadas na região metagastrica posterior a fronte na superfície dorsal. A espécie pode ser identificada pela presença de fronte proeminente e nua após a linha transversal de cerdas (Figs. 18 e 19).

Apesar do posicionamento em diferentes clados de "P. spinosissimus", como já discutido anteriormente, todos foram erros de identificação. A espécie foi descrita por Rathbun em 1898 com base em um espécime coletado na Flórida. A espécie é bastante distinta de todas as outras do Atlântico ocidental. Assim como apontado por Rathbun, é possível identificar a espécie apenas pelos lóbulos do da fronte, os quais são oblíquos ou côncavos e bastante proeminente, achatados verticalmente, formando duas lâminas. Além disso, P. spinosissimus possue os espinhos da carapaça extremamente longos e curvados quando comparados com qualquer outra espécie analisada (Fig. 39). Portanto todos os espécimes brasileiros analisados foram erros de identificação, sendo a distribuição da espécie bastante restrita.

#### Pilumnus gracilipes A. Milne-Edwards, 1880 vs. P. diomedeae Rathbun, 1894

A espécie *P. gracilipes* foi descrita com base em um espécime de Barbados e sem mais ocorrência reportada na literatura. De acordo com A. Milne-Edwards (1880) a espécie possue a carapaça mais espessa e quadrilátera do que outras espécies do gênero. A

partir da análise do holótipo de *P. gracilipes*, analisado no MCZ (1<sup>o</sup>, LC 13,0mm, MCZ 2974), foi observado que esse espécime não possui quelípodos, apenas a carapaça e alguns pares de pernas ambulatórias. Diferente do proposto por A. Milne-Edwards a carapaça desse espécime é mais subhexagonal do que quadrática (Figs. 21 e 22) como observado em *P. marshi*. Foi verificado que *P. gracilipes* possue 4 espinhos anterolaterais, presença de cerdas rígidas e pernas ambulatória mais longa e estreita quando comparado com a maioria das espécies de Pilumnus, como visto em P. marshi e *P. diomedeae*. No entanto, difere desta última por não possuir espinhos ou espínulos entre os espinhos principais anterolaterais, e nem cerdas flexíveis extremamente longas em nenhuma parte do corpo. Um espécime macho proveniente de Barbados e identificado como *P. diomedeae* na coleção MNHLA de Los Angeles (NHMLA 1694-9), foi analisado e identificado posteriormente como P. gracilipes. Neste exemplar além da carapaça com 4 espinhos anterolaterais, pernas ambulatórias mais longas e estreitas. Essas características, somada a granulação em toda a superfície externa da superfície externa do quelípodo maior, formato em gancho do gonópodo, ausência de espinhos na região superhepática e própodo das pernas anterolaterais espinhosos, são informativas e corroboram a manutenção do nome das duas espécies. Essa análise permitiu uma melhor redescrição de *P. gracilipes* na seção Sistemática.

## Pilumnus holosericus Rathbun, 1898 vs. P. gemmatus Stimpson, 1871 vs. P. nudimanus Rathbun, 1901

Com base nas análises de distância, pares de espécimes de *Pilumnus holosericus vs P. gemmatus, P. holosericus vs. P. nudimanus* e *P. gemmatus vs P. nudimanus* possuem uma divergência genética (> 13% para COI e > 6% para 16S) com valores dentro da variação interespecífica para as espécies de *Pilumnus* analisadas. Nos filogramas construídos para os dois genes analisados é possível observar que, assim como para *P. caribaeus*, erros de identificação são recorrentes em relação a essas espécies (Figs. 7 e 8). O clado IV constituído pela espécie *P. caribaeus*, possue um espécimes de "*P. nudimanus*"; o clado XII constituído pela espécie *P. holosericus* possui espécimes de

"P. gemmatus". Na árvore filogenética os clados formados por essas espécies estão inseridos grandes clados I (Fig. 9). A espécie P. holosericus apesar do baixo suporte está mais relacionada a P. lacteus, P. pannosus e Pilumnus sp2. Já P. gemmatus foi recuperada como grupo irmão de Pilumnus sp1 (83%) e as duas espécie como grupo irmão de P. hirtellus da França (< 70%). Pilumnus nudimanus foi recuperada como irmão de P. gemmatus + Pilumnus sp1 + P. hirtellus (suporte < 70%).

A morfologia reflete a variação genética observada nas análises moleculares. Apesar da pubescência em todo o corpo cobrindo a superfície dorsal da carapaça ser compartilhada pelas três espécies, Pilumnus nudimanus apresenta como sinapomorfia uma fileira de espinhos achatados lateralmente, unidos par a par pela base, que apresentam formato de "pêra", presente em todas as pernas ambulatórias, facilmente identificável (Fig. 32). Pilumnus holosericus e P. gemmatus possuem a morfologia muito semelhantes, sendo sutis as diferenças morfológicas com a presença de pubescência na carapaça. Pilumnus holosericus possui menos de 2/3 da superfície externa da quela maior pubescênte e com grânulos, fronte quase reta, lisa e pouco proeminente e 4 dentes lobulares na margem anterolateral escondidos pelas cerdas (Figs. 24 e 25). Pilumnus gemmatus possui, mais de 2/3 da superfície externa da quela maior pubescênte e com grânulos, fronte convexa, com grânulos na margem distal dos lóbulos e proeminente, presença de um dente no ângulo orbital externo mais três espinhos anterolaterais (Fig. 20). Com base nas análises morfológicas, incluindo os holótipos de *P. holosericus* (1♂, LC 7,78mm, USNM 14705) e *P. nudimanus* (1♀ ov., LC 7,9mm, USNM 23770) e nas análises moleculares, corroboramos a validade dos três nomes, Pilumnus holosericus, P. gemmatus e P. nudimanus.

## Pilumnus lacteus Stimpson, 1871 vs. P. pannosus Rathbun, 1896

A distância genética observada entre pares de *P. lacteus* e *P. pannosus* foi de cerca de 7% para COI e 2% para 16S, estando entre os valores de variação interespecífica para o gênero. No filograma obtido a partir do gene COI, o clado X (Fig. 7) formado por *P. pannosus* inclui também espécimes identificados como "*P. lacteus*". Já no clado X do

filograma para 16S, existem dois grupos distintos com espécimes identificados como *P. lacteus* e "*P. lacteus*" (Fig. 8), indicando erros de identificação. A partir da análise filogenética é possível observar que as duas espécies estão proximamente relacionadas. *Pilumnus lacteus* é táxon irmão de *Pilumnus sp*2 (87%) e *P. pannosus* é grupo irmão do clado formado por *P. lacteus* + *Pilumnus sp*2 (87%) (Fig. 9).

As análises morfológicas corroboram a separação em clados distintos das duas espécies. Apesar da grande similaridade, *P. lacteus* pode ser distinguido de *P. pannosus*. Sem a pubescência é possível observar que a margem superorbital é lisa e a superfície dorsal da carapaça é lisa ou com minúsculos grânulos na região superhepática (Fig. 26). Enquanto *P. pannosus* possue tubérculos e/ou dentes achatados na região anterior da superfície dorsal da carapaça e dois dentes ou espinhos na margem superorbital (Figs. 33 e 34). Assim, com base nas análises morfológicas, incluindo o holótipo de *P. pannosus* (1Å, LC 12,0mm, USNM 13814) e nos dados moleculares, corroboramos a validade dos nomes *Pilumnus lacteus* e *P. pannosus*.

## Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860 (forma fragosa vs. forma tesselata)

Nas análises de divergência genética, foram observados valores (3% para COI e 0,9% para 16S) que foram inseridos no gap entre os valores intra e interespecífico para o gênero entre espécimes de *P. reticulatus* provenientes do Atlântico Sul e do Caribe (Figs. 5 e 6). Além disso, em ambos os filogramas (COI e 16S) é possível verificar dois subgrupos da espécie *P. reticulatus*. Esses resultados podem indicar uma estruturação genética entre *P. reticulatus* das diferentes regiões zoogeográficas (Caribe e Atlântico Sul). Na análise filogenética também foi observado a separação entre os dois subgrupos, e estes foram recuperados com grupo irmão das espécies *P. holosericus*, *P. pannosus*, *P. lacteus* e *Pilumnus sp*2 (72%) (Fig. 9). Assim como as outras espécies posicionadas próximas a *P. reticulatus*, esta apresenta carapaça coberta por pubescência, escondendo a superfície. Apesar da existência de duas formas morfológicas distintas entre os espécimes de *P. reticulatus*, forma tesselada (Fig. 37) e

forma fragosa (Fig. 36), essa variação não foi recuperada na análise molecular desses animais. Não foi observado grande divergência genética entre as duas distintas formas que variaram entre os valores intraespecíficos para COI e 16S, sendo estas formas representadas por espécimes da Argentina (forma tesselata) e Brasil (forma tesselata e fragosa).

A partir das análises morfológicas, incluindo o holótipo de *P. fragosus* (1%, LC 7,09mm, MNHN-IU-2000-4325 (= MNHN-B4325)) e de *P. tesselatus* (1%, LC 12, 49mm, MNHN-IU-2000-2835 (= MNHN-B2835)) foi possível verificar que as formas são muito semelhantes, mas identificáveis sem a pubescência da carapaça. A forma fragosa possui presença de dentes truncados e pedunculados (cogumeliforme) na margem anterolateral e superfície dorsal, e a forma tesselata possui dentes e espinhos achatados verticalmente na margem anterolateral e na superfície da carapaça. No entanto, não foram observadas diferenças morfológicas entre os espécimes do Caribe e do Atlântico Sul.

A presença de variação genética entre entre os espécimes de *P. reticulatus* das duas regiões zoogeográficas, Caribe e Atlântico Sul e a não correspondência morfológica a essa variação, pode ser resultado de uma possível estruturação genética entre população da espécie, assim como observado para outros grupos de decapoda (Neigel, 2009; Terossi & Mantelatto, 2012, Magalhães *et al.*, 2016). O rio Amazonas pode atuar como uma barreira física para muitas espécies marinhas, especialmente para fases larvais em que a sobrevivência é crítica. A baixa salinidade na drenagem do rio poderia ser um fator abiótico limitante para algumas espécies, tanto para a fase larval quanto de adultos, da família Pilumnidae. A salinidade foi observada como fator limitante para algumas espécies de ermitões (Sant'Anna *et al.*, 2006). Isso poderia explicar a variabilidade observada entre os espécimes do Caribe e do Atlântico Sul. Além disso, o tempo de desenvolvimento larval da espécie *P. reticulatus* é de cerca de 30 dias (Spivak & Rodrigues, 2002), o que poderia ser outro fator limitante para sua dispersão.

Com base nas análises morfológicas e moleculares foi possível corroborar Rathbun (1930) quanto à sinonimização das espécies *P. fragosus* A. Milne-Edwards, 1880 e *P. tesselatus* A. Milne-Edwards, 1880 a *P. reticulatus* Stimpson, 1871. Assim, apenas o nome *P. reticulatus* Stimpson, 1871 deve ser considerado válido.

Pilumnus quoii H. Milne-Edwards, 1834 vs. P.miersii A. Milne-Edwards, 1880

Com base nos espécimes-tipo de P. quoii (13, LC 23,4 mm, MNHN-IU-2000-4318 (= MNHN-B4318)) e de *P. miersii* (1♀, LC 7,9mm, MNH-IU-2000-2820 (= MNHN-B2820)) verificamos que ambas as espécies apresentam caracteres compartilhados entre as outras espécies de Pilumnus, como superfície dorsal da carapaça, quelípodos e pernas ambulatórias cobertas por cerdas rígidas, com presença de 4 ou 5 espinhos (respectivamente) na margem anterolateral e quelípodos desiguais (Figs. 35 e 31, respectivamente). Mas apresentam algumas diferenças que poderiam indicar o posicionamento dessas duas espécies em outro gênero. Dentre as espécies analisas as duas apresentaram maior razão entre LC e LFO (>1,45) indicando que a largura fronto orbital é menor proporcionalmente a largura da carapaça quando comparado com as outras espécies. Além disso, ambas as apresentam pernas ambulatórias completamente desarmadas, não observada em nenhuma outra espécie analizada. Com a análise do gonópodo de P. quoii, verificamos que este apresenta gonópodo curvado em formato de gancho, mas semelhante a P. marshi a sua extremidade distal é torcida. A carapaça de P. miersii apresenta formato suboval, com fronte reta não proeminente, características que também a distingue das outras espécies. Assim como discutido anteriormente a presença de espinhos ou grânulos ao menos no carpo das pernas ambulatórias parece ser compartilhado por todas as outras espécies do Atlântico ocidental, inclusive P. spinohirsutus, P. fernandezi do Pacífico oriental (observação pessoal), P. longicornis (observação pessoal), Pilumnus acanthosoma Ng, 2000 (Ng, 2000), P. curvipenis (Komai & Motoh, 2012) e P. bohol (Komai & Motoh, 2012) do Pacífico ocidental. No entanto, assim como *P. miersii* e *P. quoii*, as pernas completamentes desarmadas também é uma característica compartilhada entre outras espécies do gênero como *P. minutus* (observação pessoal) do Atlântico oriental. A ornamentação das pernas ambulatórias é informativa para separação das espécies de *Pilumnus* do Atlântico ocidental, mas não parecer não ser um caráter com informação filogenética.

Pela ausência de informação de um melhor gênero para a aloçação das duas espécies até o presente momento, os nomes *P. quoii* e *P. miersii* serão, nesse trabalho, corroborados como nomes válidos assim como indicado em Ng *et al.*, 2008.



CONCLUSÃO

Este trabalho pode ser considerado a primeira tentativa de elucidar a sistemática do gênero Pilumnus no Atlântico ocidental. As análises morfológicas e moleculares permitiram testar algumas hipóteses postuladas para a proposição de sinonímia entre P. dasypodus e P. vinaceus e entre P. caribaeus e P. brasiliensis. Tendo como resultado a revalidação do nome P. vinaceus A. Milne-Edwards, 1880 e a manutenção da posição de sinônimo júnior do nome P. brasiliensis Mier, 1886 a P. caribaeus Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867. Além disso, detectamos a existência de 20 espécies de Pilumnus com ocorrência no Atlântico ocidental, a partir dos espécimes analisados. Dentre eles estão P. caribaeus, P. dasypodus, P. diomedeae, P. floridanus, P. gemmatus, P. gracilipes, P. holosericus, P. lacteus, P. longleyi, P. marshi, P. miersii, P. nudimanus, P. pannosus, P. quoii, P. reticulatus, P. sayi, P. spinosissimus, P. vinaceus e duas novas espécies, Pilumnus sp1 proveniente de Belize e Pilumnus sp2 de Guadalupe. Apesar da não homogeneidade dos representantes desse grupo, optamos por manter, P. diomedeae, P. gracilipes, P. marshi, P. miersii e P. quoii inseridos em Pilumnus. No entanto, sugerimos novas análises dessas espécies no intuito de detectar o melhor gênero ou a proposição de novos gêneros para a alocação destas. Ademais, sugerimos uma ampla revisão do gênero Pilumnus que parece não ser homogênio.



SISTEMÁTICA

Infraordem Brachyura Latreille, 1802

Seção Eubrachyura Saint Laurent, 1980

Subseção Heterotremata Guinot, 1977

Superfamília Pilumnoidea Samouelle, 1819

Família Pilumnidae Samouelle, 1819

Gênero Pilumnus Leach, 1815

Pilumnus Leach, 1815: 309 (Espécie-tipo Cancer hirtellus Linnaeus, 1761).

*Pilumnus caribaeus* Desbonne, em Desbonne & Schramm, 1867 Figs. 10, 11 e 12

Pilumnus caribaeus Desbonne, em Desbonne & Schramm, 1867: 32.—Stimpson, 1871: 141.—A. Milne-Edwards, 1880: 284.—Rathbun, 1898: 265; 1924: 16; 1930: 491, pr. 200, figs. 3 e 4.—Powers, 1977: 105.—Coelho & Ramos, 1980: 136.—Abele & Kim, 1986: 60.—Melo, 1996: 381, fig.—Sánchez & Raz-Gusman, 1997: 611.—Barros & Pimentel, 2001: 30.—Coelho et al., 2008: 27.—Melo, 2008: 9.—Ng et al., 2008: 181.—Perez-Gelabert, 2008: 42.—Felder et al., 2009: 1083.—Boos et al., 2012: 1031.—Hernández-Ávila, 2012: 707.—Quirós et al., 2012: 2838.—Poupin et al. 2015: 2.

Pilumnus brasiliensis Miers, 1886: 377.—Rathbun, 1900: 40.—Oliveira, 1945: 200.

Localidade-tipo.—Basse Terre, Guadalupe.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça recoberta por cerdas rígidas, principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 5-6 espinhos. Quelípodo maior com cerca de 2/3 ou mais da superfície externa da palma espinhosa; própodo das pernas ambulatórias lisa ou com 1 espinho.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas curtas e longas na superfície dorsal, principalmente na região anterior, não escondendo a mesma; presença de pequenos tubérculos ou grânulos espaçados, tornando-se espinhosos em direção as bordas anteriores, ou com pequenos grânulos, principalmente na região anterolateral; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura frontoorbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos, proeminentes ou não, separados por um sinus; cada lóbulo com 4-10 espinhos ou dentes na margem distal; espinho ou dente antenal presente; região entre o lóbulo e o espinho antenal sem espinhos ou com 1-2 espinhos ou dentes; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática sem espinhos ou com 1 espinho ou dente; região pterigostomial granulosa; margem anterolateral com 5-6 espinhos, incluindo o orbital externo, o primeiro pode ser unido ao segundo ou mais separado; segundo espinho longo ou curto, terceiro pode ser simples (aparência de 5 espinhos), duplo (aparência de 6 espinhos), com 1 ou mais espínulos acessórios, demais espinhos podem conter grânulos na base; região entre os espinhos anterolaterais podendo apresentar espinho ou espínulos; margem superorbital com 2-8 espinhos, dentes e/ou dentículos; margem suborbital com 7-12 espinhos ou dentes, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos e cerdas rígidas e clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e dentes espinhosos e um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos e dentes apenas na porção proximal superior com cerca de 2/3 ou mais da superfície externa da palma; pernas ambulatórias com cerdas rígidas curtas e longas e cerdas clavadas; margem superior do mero lisa ou com pequenos dentículos; margem superior do carpo com espinhos e dentes espinhosos; margem superior do própodo lisa ou com 1 espinho; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Golfo do México (Flórida) até o Sul do Brasil (Santa Catarina).

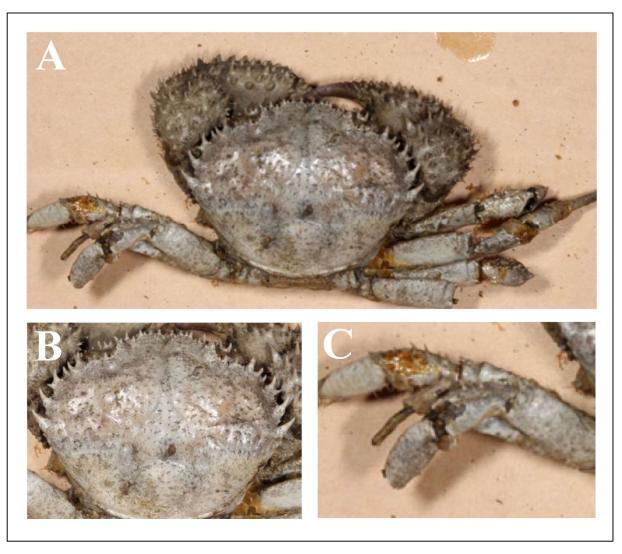
Material examinado.—Holótipo (foto de Joseph Poupin).—GUADALUPE: Basse **Terre:** data não informada, col. não informado, id. I. Desbonne, 1d de *Pilumnus* caribaeus (LC 26.0mm), MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828).—BRASIL: entre Pernambuco e Bahia: Estação 122, HMS Challenger, 10 de Setembro de 1873, col. não informado, id. E. J. Miers, 1∂ de *Pilumnus brasiliensis* (LC 10.4mm), BMNH-1884.31. Material adicional.—BELIZE: Stann Creek: Twins Cayes, CSN-11062, projeto CCRE 2009, 24 de Fevereiro de 2009, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder,  $1^{\circ}$  ov., ULLZ 11062. GUADALUPE: Basse Terre: Estação GD16, Expedição Karubenthos 2012, 11 de Maio de 2012, col. MNHN Réc., id. J. Poupin, 1<sup>o</sup> ov., MNHN-IU-2013-14497. VENEZUELA: **Sucre**: Cumaná, 1859, col. Capitão J. P. Couthouy, id. W. Faxon, 2♀, MCZ 2438. PANAMÁ: Bocas del Toro: Isla Colon, CSN-13290, 2 de Agosto de 2011, col. Crustacean Taxonomic Class, id. S. Pecnik, 16, ULLZ 13393. GUIANA GRANCESA: Cayenne: Expedição Guyane 2014, Navio Hermano Gines, 30 de Julho de 2014, col. MNHN-convention APA-973-1, id. T. Magalhães, 1♀, MNHN-IU-2013-18494; Expedição Guyane 2014, Navio Hermano Gines, 05 de Agosto de 2014, col. MNHN-convention APA-973-1, id. T. Magalhães, 3&, MNHN-IU-2013-18493; Estação 4386, Expedição Guyane 2014, Navio Hermano Gines, 05 de Agosto de 2014, col. MNHN-convention APA-973-1, id. T. Magalhães, 1♀ MNHN-IU-2013-18496; Estação 4396, Expedição Guyane 2014, Navio Hermano Gines, 07 de Agosto de 2014, col. MNHN-convention APA-973-1, id. T. Magalhães, 3&, MNHN-IU-2014-9442; Estação 4396, Expedição Guyane 2014, Navio Hermano Gines, 07 de Agosto de 2014, col.

MNHN-convention APA-973-1, id. T. Magalhães, 1♀, MNHN-IU-2013-18492. BRASIL: Paraíba: Estação 40-A, Projeto Algas, 19 de Março de 1981, col. não informado, id. G. A. S. Melo, 12 (identificado como *P. spinosissimus*), MZUSP 5915; Estação 90-D, Projeto Algas, 10 de Junho de 1981, col. não informado, id. G. A. S. Melo, 1♀ (identificado como *P. spinosissimus*), MZUSP 11835; Estação 53-A, Projeto Algas, 12 de Fevereiro de 1981, col. não informado, id. G. A. S. Melo, 1♂ (identificado como P. spinosissimus), MZUSP 11798. Pernambuco: Ponta de Pedras, BR 695, col. C. Schubart, id. C. Schubart, 1d (identificado como *P. sayi*), MNRJ 5277; IIV BPOT, amostra a23, 2004, col. não informado, id. não informado, 1º ov., UFPE 15331; MF#24, 2003, col. não informado, id. não informado, 1♀ ov., UFPE 15329. Espírito Santo: Vitória, Estação RD 50, Projeto Rio Doce, 19 de Março de 1989, col. não informado, id. G. A. S. Melo, 12 (identificado como *P. spinosissimus*), MZUSP 9684. Rio de Janeiro: Macaé, Barco de pesca Gandarense, 15-25 de Outubro de 1964, col. B. Prazeres & O. Silva, id. não informado, 1♂ (identificado como *P. sayi*), MNRJ 17804; Búzios, Praia da Ferradua, 15 de Novembro de 2011, col. E. Ocampo, id. T. Magalhães, 1 e 1 (identificados como P. diomedeae), CCDB 3717; Ilha Grande, Estação 235, 12 de Julho de 1966, col. não informado, id. G. A. S. Melo, 13, MZUSP 3186. São Paulo: Ubatuba, BIOTA 2010, 05 de Setembro de 2011, col. D. Rosa, id. F. L. Mantelatto, 1♂ (identificado como *P. diomedeae*), CCDB 3615; Ubatuba, BIOTA 2010, 20-28 de Agosto, 2012, col. D. Rosa, id. T. Magalhães, 1♂ (identificado como P. diomedeae), CCDB 5384; Ubatuba, Ilha de Búzios, BIOTA 2010, 05 de Setembro de 2011, col. Zara et al., id. T. Magalhães, 1♂ (identificado como P. diomedeae), CCDB 4595; Ubatuba, Ilha de Búzios, BIOTA 2010, 10 de Abril de 2013, col. F. L. Mantelatto, id. T. Magalhães, 1♀ (identificado como *P. diomedeae*), CCDB 5180; Ubatuba, Ilha Anchieta, 12 de Janeiro de 2000, col. Mantelatto et al., id. G. A. S. Melo, 1j (identificado como P. spinosissimus) CCDB 1372.

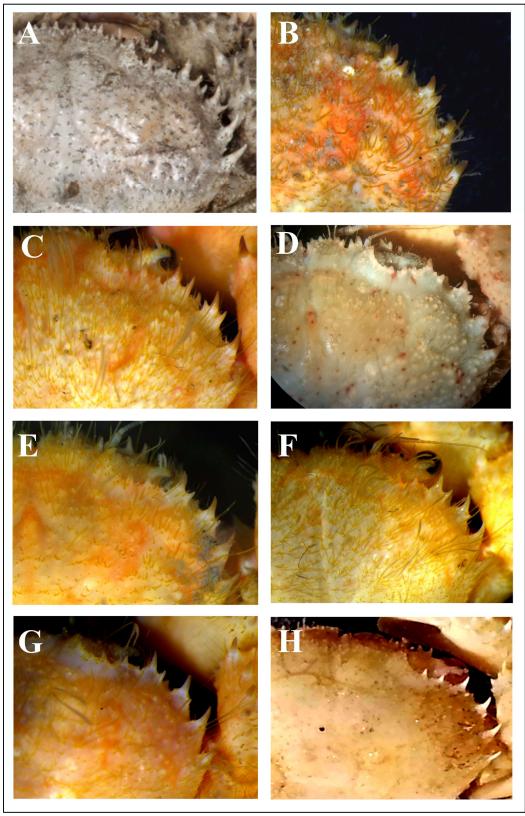
**Observações.**—Em sua ampla e robusta revisão sobre os caranguejos crancóides, Rathbun (1930), equivocadamente, considerou o espécime tipo de *P. caribaeus* Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867 perdido e se baseou na descrição de

Desbonne e em espécimes identificados por ela para propor uma nova descrição da espécie. No entanto, Joseph Poupin publicou uma foto do espécime tipo de P. caribaeus depositado no museu de Paris (MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828)) (Fig. 10) no website http://crustiesfroverseas.free.fr. Desta maneira foi possível verificar algumas incongruências entre a descrição proposta por Rathbun (1930) e o espécime tipo. A autora indica a presença de 7-8 espinhos na margem superorbital, no entanto, no espécime tipo é possível verificar incluindo o orbital externo 4 espinhos e alguns dentículos. Rathbun (1930) também indica a presença de um espinho suborbital não grande, mas pela foto é possível observar um longo espinho subhepático no espécime tipo. Assim, com base na descrição de Desbonne, Rathbun e em todos os espécimes de P. caribaeus analisados, observamos uma grande variação no número de espinhos, dentes e grânulos nessa espécie (Fig. 11). Outra observação sobre a espécie P. caribaeus foi feita no trabalho do professor Gustavo A. S. Melo sobre as espécies de braquiúros do litoral brasileiro (Melo, 1996), o qual por anos vem colaborando com a identificação de crustáceos no Brasil. Equivocadamente, no livro a diagnose da espécie P. caribaeus inclui a informação de que a quela do maior quelípodo é granulosa somente na metade superior, com a metade inferior lisa. No entanto, de acordo com a descrição original de Desbonne, a superfície externa da quela maior apresenta oito linhas de grânulos, e, de acordo com Rathbun, a margem externa de ambos os quelípodos são rugosos e a parte inferior da margem externa da quela maior pode ser lisa. Assim, de acordo com nossas análises, a espécie apresenta variação na cobertura de espinhos e grânulos da quela maior, mas a maioria dos indivíduos apresenta menos de 1/3 da margem externa da quela lisa. Observamos também a ausência de espinhos ou a presença de apenas um espinho no própodo das pernas ambulatórias de P. caribaeus, característica não indicada nem na descrição original e nem na modificada de Rathbun (1930). Com base nas análises das espécies de Pilumnus do Atlântico ocidental, a presença ou ausência de espinhos nos artículos das pernas ambulatórias são informativos na taxonomia do grupo. Pilumnus aculeatus von Martens, 1856 (non Say, 1818) foi considerado por Rathbun (1930) sinônimo de P.

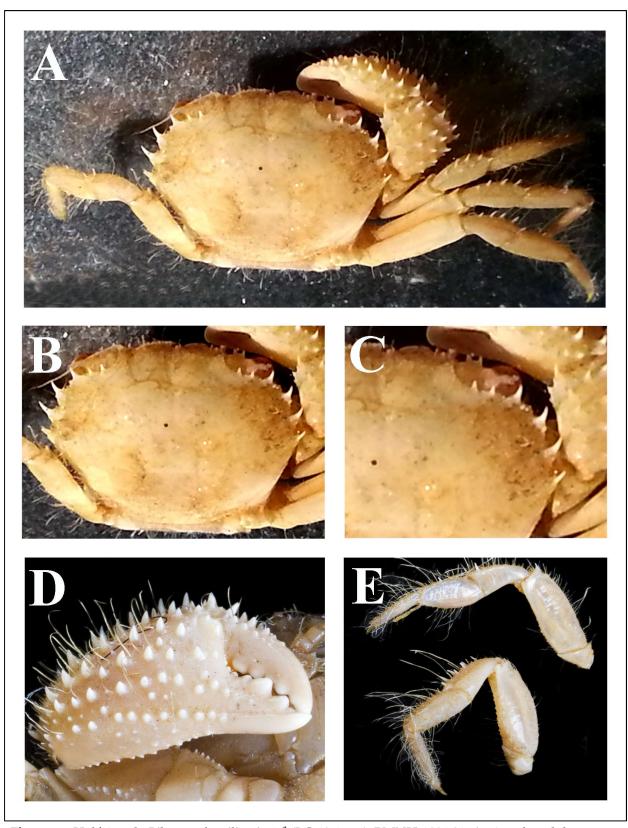
caribaeus. No entanto, de acordo com descrição e ilustração de von Martens (1856: 91, tab. IV, fig. 6), o espécime corresponde a *Pilumnus sayi* Rathbun, 1897. Nome este sugerido por Rathbun (1897) para a *P. aculeatus* Say 1818, nome pré ocupado. Rathbun (1930) também considerou *P. brasiliensis* Miers, 1886 sinônimo júnior de *P. caribaeus*. Após análise do material tipo de *P. brasiliensis* depositado no Museu de História Natural de Londes (NHM BMNH-1884.31) (Fig. 12), verificamos que o espécime está no intervalo de variação morfológica da espécie *P. caribaeus*, e, portanto, a sinonimização feita por Rathbun está correta.



**Figura 10.** Holótipo de *Pilumnus caribaeus*, 1♂ (LC 26,0mm), MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828). A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias, setas indicam ausência de espinhos no própodo.



**Figura 11.** Variação dos espinhos anterolaterais de *P. caribaeus*, vista dorsal. A-Holótipo de *P. caribaeus* MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828). B-Espécime de *P. caribaeus* (CCDB 4595). C-Espécime de *P. caribaeus* (CCDB 5180). D-Espécime de *P. caribaeus* (ULLZ 13393). E-Espécime de *P. caribaeus* (CCDB 5384). F-Espécime de *P. caribaeus* (MNHN-IU-2013-9442). G-Espécime de *P. caribaeus* (MNHN-IU-2013-18494). H-Holótipo de *P. brasiliensis* BMNH-1884.31.



**Figura 12.** Holótipo de *Pilumnus brasiliensis*, (LC 10,4mm), BMNH-1884.31. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

## Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879

### Figs. 13 e 14

Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879: 155.—Rathbun, 1897: 16; 1901: 40; 1930: 493, pr. 200, figs. 5 e 6.—A. Milne-Edwards & Bouvier, 1923: 320; 1880: 285.—Williams, 1965: 178; 1984: 425.—Heck, 1977: 338.—Powers, 1977: 105.—Lemaitre, 1981: 256.—Abele & Kim, 1986: 60.—Melo, 1996: 382.—Sánchez & Raz-Gusman, 1997: 611.—Aguirre-Aguirre et al., 2006: 58.—Coelho et al., 2008: 27.—Ng et al., 2008: 141.—Felder et al., 2009.—Marochi & Masunari, 2011: 23.—Boos et al., 2012: 1031.

Localidade-Tipo.—Key West, Flórida, Estado Unidos.

**Diagnose**.—Superfície dorsal anterior da carapaça recoberta por pubescência, cerdas rígidas e clavadas, principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 4 espinhos. Quelípodo maior com cerca de 1/2 ou menos da superfície externa da palma espinhosa ou granulosa; própodo das pernas ambulatórias com 1-3 espinhos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência, cerdas rígidas e algumas cerdas clavadas na região anterior da superfície dorsal, podendo esconder a mesma; ausência de grânulos ou presença de minúsculos grânulos principalmente na região anterior; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos, proeminentes ou não, separados por um sinus; cada lóbulo com minúsculos dentículos ou dentes na margem distal; presença de 1 espinho ou dente antenal; região entre o lóbulo e o espinho antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática com 1 espinho ou dente; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4

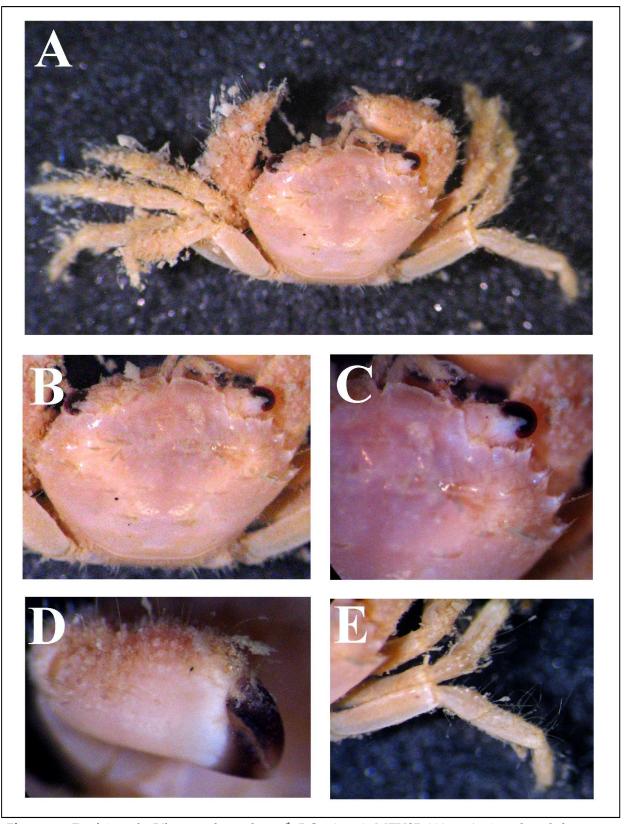
espinhos, incluindo o orbital externo; ausencia de espinhos ou espínulos entre os espinhos anterolaterais; margem superorbital sem espinhos ou com 1-2 espinhos ou dentes; margem suborbital com 7-12 espinhos ou dentes, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos e cerdas rígidas e clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e dentes espinhosos e um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor, espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos e dentes apenas na porção proximal superior com cerca de 1/2 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas curtas e longas e cerdas clavadas; margem superior do mero lisa ou com dentículos; margem superior do carpo com espinhos; margem superior do própodo com 1-5 espinhos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição.**—Atlântico ocidental – Golfo do México (Flórida) até Nordeste do Brasil (Bahia).

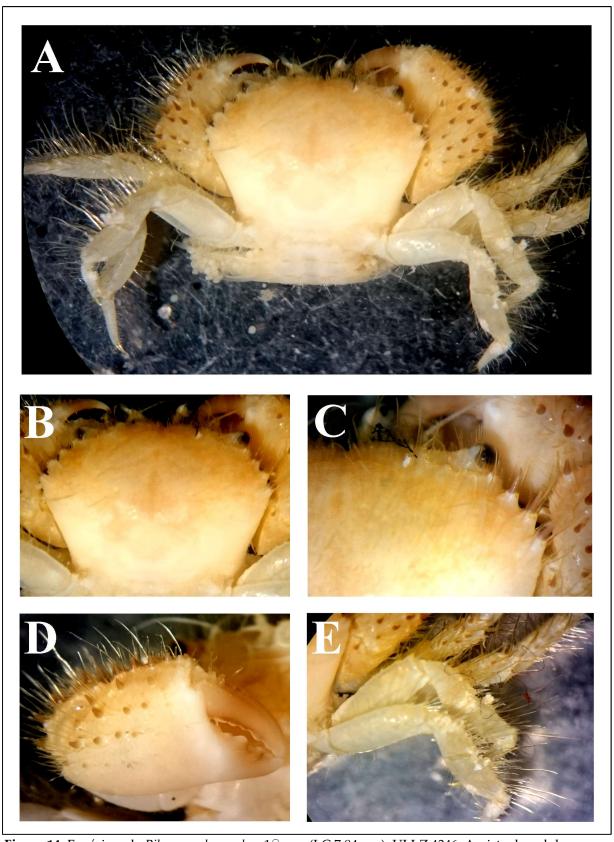
Material examinado.—ESTADOS UNIDOS: Texas: CSN-16966, 28 de Setembro de 2006, col. Tamuc, Tunnell, Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 16966. Flórida: Área Norte de recreação, braço do rio Sebastian, 15 de Março de 1998, col. Boyko *et al.*, id. C. B. Boyko, 1♀ov., AMNH 17848; Estação S. Jetty~CG, CSN-17141, 19 de Julho de 1998, col. D. L. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♀ e 1♂, ULLZ 17141. ILHAS VIRGENS BRITÂNICAS: Ilha Guana: CSN-4346, 1998, col. T. Zimmerman, id. D. L. Felder, 1♀ov. (identificado como *P. sayi*), ULLZ 4346. Ilha Virgin Gorda: Mountain Trunk Bay, CSN-16263, 20 de Junho de 2014, col. P. T. Emma, id. D. L. Felder, 1♀ov.,

ULLZ 16263. BELIZE: **Stann Creek**: Twin Cayes, Expedition CCRE-Caribbean Coral Reef Ecosystems, 05 de Fevereiro de 2011, col. Lemaitre *et al.*, id. R. Lemaitre, 1♂, USNM 1277893; Wee Wee Caye, CSN-15464, 05 de Maio de 2014, col. J. Felder & D. L. Felder, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 15464. GUADALUPE: **Basse Terre**: GM11, Karubenthos 2012, 11 de Maio de 2012, col. MNHN Réc, id. J. Poupin, 1♂, MNHN-IU-2014-7412. PANAMÁ: **Bocas del Toro**: Playa Pounch, 05 de Agosto de 2011, col. F. L. Mantelatto, id. T. Magalhães, 1♀ov. (identificada como *P. caribaeus*), CCDB 3550. BRASIL: **Ceará**: Icapuí, 03 de Junho de 2012, col. A. Anker & P. Pachelle, id. não informado, 1♀, MZUSP 27594. **Alagoas**: Ponta Verde, Setembro de 1992, col. não informado, id. G. S. A. Melo, 1♂, MZUSP 33215 (antigo número 11758). **Bahia**: Bahia de Todos os Santos, Porto da Barra, 20 de Novembro de 2011, col. C. Menegola & L. Martins, id. G. A. S. Melo, 1♂, MZUSP 33115.

Observações.—Pilumnus dasypodus foi descrito por Kingsley em 1879, e seu material depositado no Museum of the Peabody Academy of Science at Salem, hoje Peabody Essex Museum, em Salem, Massachusetts, Estados Unidos. Apesar de entrar em contato com a instituição, até o presente momento não tivemos acesso ao material tipo, fotografia ou qualquer confirmação se o mesmo se encontra alí depositado. No entanto, com base na descrição original de Kingsley (1879), nas nossas análises morfológicas e moleculares verificamos que P. dasypodus é distinto de P. vinaceus Milne-Edwards, 1880, previamente considerado sinônimo júnior de P. dasypodus por Rathbun (1897, 1930). De acordo com A. Milne-Edwards (1880) P. vinaceus apresenta grânulos na região anterior da carapaça de tal maneira que substitui os espinhos presentes na região hepática de P. aculeatus Say, 1818 (P. sayi Rathbun, 1897). Além disso, o autor menciona uma fileira de grânulos que parte do último espinho lateral e se dirige para a região gástrica ondulando levemente e uma fronte avançada com lóbulos com espinhos curtos e numerosos. A presença de grânulos na superfície da carapaça não é mencionada por Kingsley (1879), e de acordo com este último autor, os lóbulos da fronte de P. dasypodus são armados com minúsculos dentes. Apesar de Kingsley (1879) indicar que a espécie apresenta espinhos na região superorbital, sendo uma das características que a diferencia de algumas outras espécies de *Pilumnus*, observamos que a presença de espinhos não é exclusivo de *P. dasypodus* e pode variar de 0-3 espinhos na margem superorbital dessa espécie e de 2-10 em *P. vinaceus*, sendo portanto um caráter variável. Apesar de muito similares, *P. dasypodus* apresenta uma aparência geral da carapaça mais lisa e menos granulosa (Figs. 13 e 14) do que *P. vinaceus* (Figs. 40 e 41). As diferenças observadas foram principalmente entre indivíduos machos e fêmeas adultos de ambas as espécies, sendo muito difícil a identificação de espécimes juvenis.



**Figura 13.** Espécime de *Pilumnus dasypodus*, 1♂ (LC 6,3mm), MZUSP 33215. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



**Figura 14.** Espécime de *Pilumnus dasypodus*, ov., (LC 7,84mm), ULLZ 4346. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

## Pilumnus diomedeae Rathbun, 1894

Fig. 15

*Pilumnus diomedeae* Rathbun, 1894: 85; 1930: 501, pr. 202, figs. 2 e 3.—Powers, 1977: 105.—Ng *et al.*, 2008: 141.—Felder *et al.*, 2009: 1083.

Localidade-tipo.—ao largo de Havana, Cuba.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça recoberta por cerdas rígidas, flexíveis curtas e extremamente longas, principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 4 espinhos. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa da palma espinhosa; pernas ambulatórias com segmentos estreitos e longos, própodo com 5 espinhos.

Redescrição.—Carapaça subcircular com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas, flexíveis curtas e extremamente longas, principalmente na região anterior da superfície dorsal, não escondendo a mesma; presença de pequenos grânulos espaçados, principalmente na região anterolateral; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos e proeminentes, separados por um sinus; cada lóbulo com 4 espinhos na margem distal; presença de 1 espinho antenal; região entre o lóbulo e o espinho antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática com 1 espinho; região pterigostomial espinulosa; margem anterolateral com 4 espinhos, incluindo o orbital externo; presença de espinhos ou espínulo entre os espinhos anterolaterais; margem superorbital com 1 espinho; margem suborbital com 6 espinhos, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais com espinhos e cerdas rígidas, flexíveis curtas e extremamente longas; margem superior e inferior do mero com uma fileira de

espinhos, margem superior interna com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa das palmas dos quelípodos maior e menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores e/ou dentes na margem inferior; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com os artículos estreitos e longos, com cerdas flexíveis curtas e extremamente longas; margem superior e inferior do mero com uma fileira de espinhos; margem superior do carpo com espinhos; margem superior do própodo com 5 espinhos; dáctilo liso. Gonópodo não analisado.

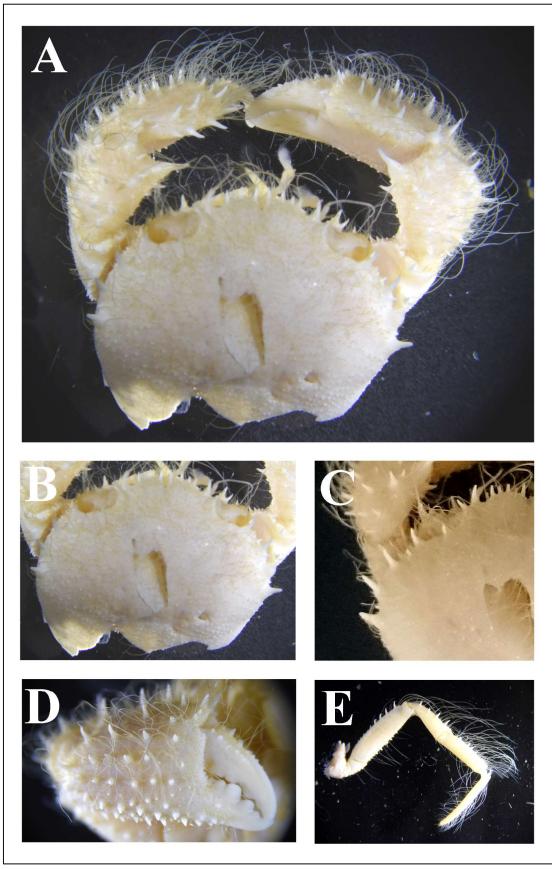
Distribuição.—Atlântico ocidental - Cuba (Havana) e Estreito de Yucatan.

**Material analisado**.—Holótipo.—CUBA: **Havana**: Estreito da Flórida, Estação 2345, Albatross, 20 de Janeiro de1885, col. não informado, id. M. J. Rathbun, 1♀ de *P. diomedeae* (LC 16,0mm), USNM 9526.

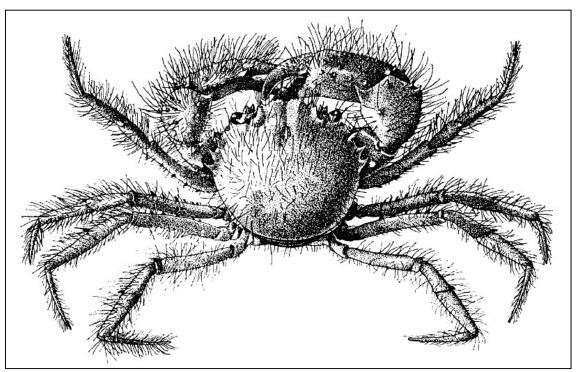
Observações.—Assim como indicado por Rathbun (1930), observamos que o espécime tipo tem a porção posterior da carapaça e abdômen danificados. Além disso, ausência de três pares de pernas. Diferente do que foi indicado pela autora na descrição original de *P. diomedeae*, o espécime tipo (USNM 9526) apresenta pequeno espinho ou espínulo entre os 4 espinhos maiores da margem anterolateral e não apenas entre o primeiro e segundo. Uma das características marcantes nesse espécime é o comprimento das cerdas extremamente longas em toda a superfície da carapaça, cerca de 6 mm de acordo com Rathbun (1984), e o comprimento e largura dos seguimentos das pernas ambulatórias, muito mais longos e estreitos quando comparados com a maioria das espécies de *Pilumnus* do Atlântico ocidental, semelhante às pernas alongadas de *P. gracilipes* A. Milne-Edwards, 1880, assim como observado por Rathbun (1984). A autora ainda inclui como distinções entre ambas as espécies a margem superorbital desarmada e cerdas curtas de *P. gracilipes*. Após

análise do espécime tipo de P. gracilipes (MCZ 2974), foi observado que P. gracilipes não apresenta espinhos e/ou espínulos entre os quatro espinhos da margem anterolateral e grânulos na superfície dorsal da carapaça, e apesar das pernas longas dessa espécie, o formato da carapaça é mais subhexagonal, diferente de P. diomedeae que tem um formato subcircular em vista dorsal e parece estar mais proximamente relacionada a Daniellum ixbauchac Vázquez-Bader & Gracia, 1995.

Holthuis (1959) e Takeda & Okutani (1983) registraram a presença de *P. diomedeae* no Suriname (Figs. 16 e 17, respectivamente). No entanto, os autores não relatam a presença de espinhos ou espínulos entre os espinhos da margem anterolateral e cerdas extremamente longas como em *P. diomedeae*. Além disso, os autores relatam a ausência de espinhos nos própodos das pernas ambulatórias, diferente de *P. diomedeae* e *P. gracilipes*, que apresentam espinhos longos nos própodos. Com base nas descrições e imagens, acreditamos que os espécimes identificados como *P. diomedeae* por esses autores sejam também espécimes relacionados ao gênero *Daniellum*.



**Figura 15.** Holótipo de *Pilumnus diomedeae*, 1♀ (LC 14,47mm), USNM 9526. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



**Figura 16.** Representação da espécie "*Pilumnus diomedeae*", retirado do trabalho de Holthuis (1959).



Figura 17. Espécime de "Pilumnus diomedeae", retirado do trabalho de Takeda & Okutani (1983).

#### Pilumnus floridanus Stimpson, 1871

Figs. 18 e 19

Pilumnus floridanus Stimpson, 1871: 141.—A. Milne-Edwards, 1880: 287.—Rathbun, 1898: 265; 1900: 139; 1924: 16; 1930: 507, pr. 205, figs. 3 e 4.—A. Milne-Edwards & Bouvier, 1923: 322.—Williams, 1965: 179; 1984: 426.—Felder, 1973: 61, pr. 9, fig. 8.—Powers, 1977: 105.—Abele & Kim, 1986: 60, figs. a e b.—Melo, 1996: 384, textfig.—Leija-Tristán et al., 2000: 413.—Morgado & Tanaka, 2001: 177.—Oliveira & Oshiro, 2006: 1256.—Perez-Gelabert, 2008: 42.—Ng et al., 2008: 141.—Felder et al., 2009: 1083.

*Pilumnus lacteus*.—A. Milne-Edwards, 1880: 292, pr. LI, fig. 5 [non *P. lacteus* Stimpson, 1871].

**Localidade-tipo**.—Dry Tortugas, Keys West, Flórida, Estados Unidos.

Diagnose.—Superfície dorsal da carapaça recoberta por pubescência, principalmente na região anterior; fronte convexa e nua; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 4 espinhos. Quelípodo maior com cerca de 2/3 ou mais da superfície externa da palma espinhosa ou granulosa; própodo das pernas ambulatórias com 2-5 espinhos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência densa e curta na superfície dorsal, principalmente na região anterior, não escondendo a mesma; presença de algumas cerdas rígidas e cerdas longas e clavadas logo posterior a fronte; presença de pequenos grânulos na região anterolateral; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos e proeminentes, separados por um sinus; lóbulos sem pubescência, lisos ou com

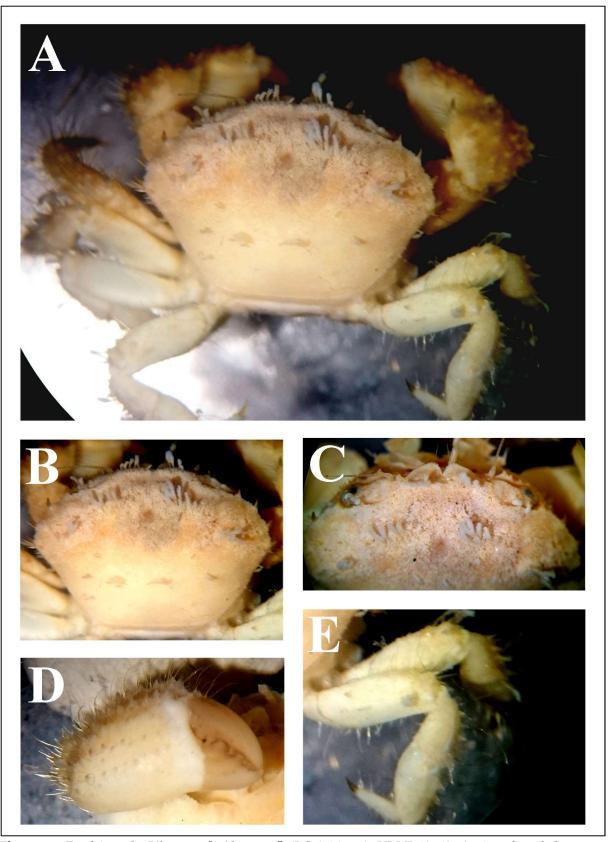
grânulos na margem distal; presença de 1 dente antenal; região entre o lóbulo e o espinho antenal sem espinho ou dente; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática com 1 dente; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4 espinhos, incluindo o orbital externo; região entre os espinhos anterolaterais sem espinhos ou espínulos; margem superorbital lisa; margem suborbital com 6-10 espinhos e/ou dentes. Quelípodos desiguais com espinhos e cerdas rígidas, curtas e longas e algumas cerdas clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos e dentes na porção proximal superior com cerca de 2/3 ou menos da margem externa da palma espinhosa; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas e algumas cerdas clavadas; margem superior do mero lisa ou com dentículos; margem superior do carpo com espinhos; margem superior do própodo com 1-3 espinhos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (em forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental - do Golfo do México (Flórida) até o sudeste do Brasil (São Paulo).

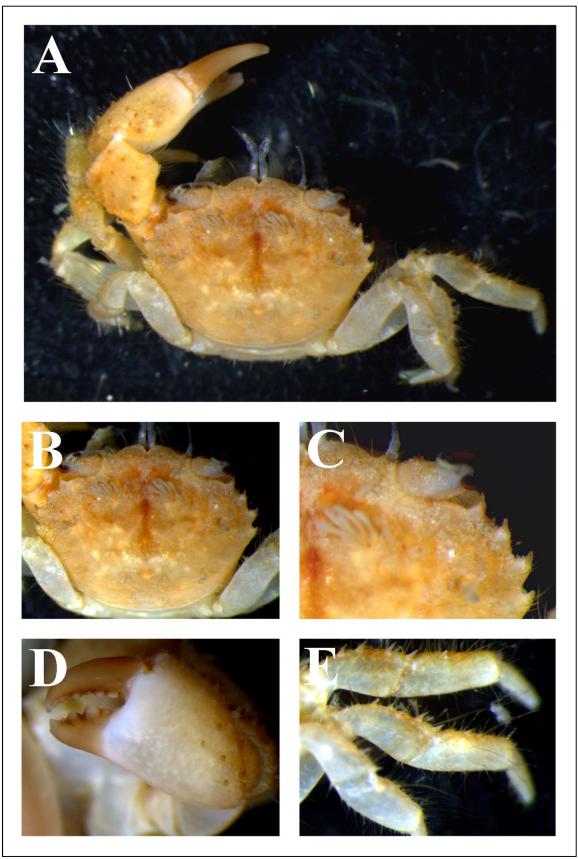
Material analisado.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: 1916, col. W. Stimpson, id. A. Milne-Edwards, 1♂ (identificado como *P. lacteus*), MNHN-IU-2000-4323 (= MNHN-B4323); FLMAP 2012-006, R/V Tommy Munro, 8 de Junho de 2012, col. B. Thoma & FWC, id. D. L. Felder, 1♀, ULLZ 14354; Ft. Pierce, CSN-9024, 31 de Agosto de 2001, col. D. L. Felder, id. D. L. Felder, 2♂, ULLZ 9024. Lafayette: Estação 10-3, CSN-4703, R/V Pelican DOE, 27 de Maio de 2000, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ

4703. MEXICO: Campeche: ORG-II-31952, R/V Oregon II, 27 de Agosto de 1980, col. Kavanagh, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 1713. BELIZE: Stann Creek: Twin Cays, CSN-12562, Decapod Diversity Project, 05 de Fevereiro de 2011, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♀, ULLZ 12563; Twin Cays, CSN-15400, 02 de Maio de 2014, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♀, ULLZ 15400. GUIANA FRANCESA: Cayenne: Estação 4357, Expedição Guyane 2014, Navio Hermano Gines, 30 de Julho de 2014, col. MNHN-convention APA-973-1, id. T. Magalhães, 1♀ e 1♂, MNHN-IU-2013-18499. BRASIL: Bahia: Ilhéus, REVIZEE Benthos, 01 de Julho de 2001, col. não informado, id. C. Rodrigues, 1♂ (identificado como *P. spinosissimus*), MNRJ 17266. São Paulo: Ilha de Búzios, BIOTA 2010, 10 de Abril de 2013, col. Zara *et al.*, id. T. Magalhães, 1♀ e 1♂, CCDB 5919.

**Observações.**—Os espécimes-tipos de *Pilumnus* descritos por Stimpson não foram encontrados durante esse trabalho. Se aventa a possibilidade de que esses espécimes tenham sido perdidos juntamente com uma grande quantidade de espécimes da coleção de crustáceos do MCZ durante o grande incêndio de Chicago. Em 1871, cerca de 1/3 da coleção de crustáceo do MCZ estava esperando envio para Stimpson em Chicago quando a Chicago Academy of Sciences e a coleção de crustáceos foram atingidas pelo fogo durante um grande incêndio, e parte dos espécimes descritos por Stimpson foram perdidos (Baldinger, 1999; Manning & Reed, 2006).



**Figura 18.** Espécime de *Pilumnus floridanus*, 1<sup>©</sup> (LC 9,16mm), ULLZ 12563. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



**Figura 19.** Espécime de *Pilumnus floridanus*, (LC 9,68mm), CCDB 5919. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

# Pilumnus gemmatus Stimpson, 1860

Fig. 20

Pilumnus gemmatus Stimpson, 1860: 214.—A. Milne-Edwards, 1880: 290, pr. LI, fig.
4.—Rathbun, 1898: 268; 1924: 16; 1930: 513, pr. 207, figs. 1-3.—Powers, 1977:
106.—Garth, 1978: 326.—Kingsley, 1979: 396.—Lemaitre, 1981: 256.—Abele & Kim,
1986: 60.—Ng et al., 2008: 141.—Felder et al., 2009: 1083.—Wilfield et al., 2010:
S169.—Poupin et al., 2015: 2.

**Localidade-tipo**.—St. Thomas, Ilhas Virgens Americanas.

Diagnose.—Superfície dorsal da carapaça coberta com pubescência e cerdas clavadas, principamente na região anterior; fronte convexa; região superhepática com linha arqueada de tubérculos ou grânulos; margem anterolateral com 1 dente truncado no ângulo orbital externo e 3 espinhos. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa tuberculada; própodo das pernas ambulatórias com tubérculos e grânulos.

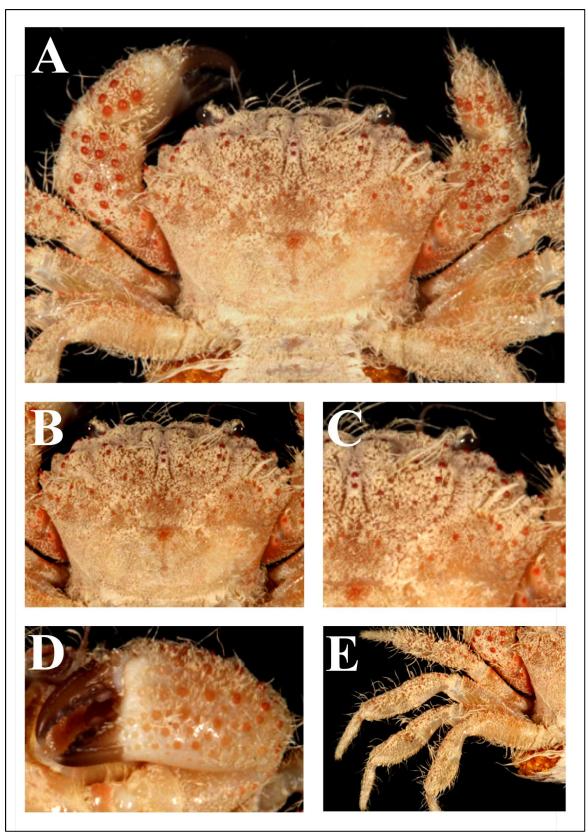
Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência densa e curta na superfície dorsal, principalmente na região anterior, escondendo a mesma; presença de algumas cerdas mais longas e clavadas; superfície dorsal com tubérculos e grânulos aparentes sobre a pubescência, com 3-6 em cada aréola e espalhados na região anterior; regiões da carapaça profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos e proeminentes, separados por um sinus; lóbulos pubescente, com dentes ou grânulos na margem distal; presença de um tubérculo ou dente antenal; região entre o lóbulo e o tubérculo antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática com uma linha arqueada de 3-6 tubérculos visíveis em meio a

pubescência; região subhepática com 1 tubérculo e grânulos; região pterigostomial granulosa; margem anterolateral com 4 espinhos e dentes, incluindo o orbital externo, primeiro e segundo dentes mais obtusos com tubérculo e grânulos, terceiro e quarto espinhos; ausência de espinhos pequenos ou espínulos entre os espinhos da margem anterolateral; margem superorbital com 2 tubérculos ou grânulos; margem suborbital com 6-14 tubérculos e/ou dentes. Quelípodos desiguais com tubérculos, grânulos e pubescência e algumas cerdas clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa e superior do carpo com tubérculos, um forte espinho ou dente no ângulo interno; tubérculos, dentes e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor e maior, espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com pubescência e franja de cerdas clavadas; margem superior do mero lisa ou com dentículos; margem superior do carpo e própodo com tubérculos e grânulos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição.**—Atlântico ocidental - da Flórida até a Venezuela.

Material analisado.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: Dry Tortugas, lado oeste de Loggerhead Key, 26 de Julho de 1930, W. L. Schmitt, id, M. J. Rathbun, 1♂, MCZ 12143. PANAMA: Bocas del Toro: Isla Colon, CSN-13339, 8 de Agosto de 2011, col. Crustacean Taxonomic Class, id. D. L. Felder, 1♀ov., ULLZ 13462; CSN-13339, 8 de Agosto de 2011, col. Crustacean Taxonomic Class, id. D. L. Felder, 1♀ov., ULLZ 13680; CSN-10825, 07 de Agosto de 2004, col. D. L. Felder & R. Lamaitre, id. B. P. Thoma, 2♀, ULLZ 10825.

**Observações.**—Assim como discutido para a espécie *P. floridanus*, se aventa a possibilidade de que esses espécimes tenham sido perdidos juntamente com uma grande quantidade de espécimes da coleção de crustáceos do MCZ durante o grande incêndio de Chicago em 1871.



**Figura 20.** Espécime de *Pilumnus gemmatus*, 1♀ov. (LC 11,5mm), foto de Joseph Popin. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. Detailed information: *Pilumnus gemmatus* - Guadelupe, Karubenthos 2012, det. J. Poupin October 2013, 1 Fov 8.9x11.5 mm, st GB12 (14 m), JL774. Copyright Poupin.

### Pilumnus gracilipes A. Milne-Edwards, 1880

Figs. 21 e 22

*Pilumnus gracilipes* A. Milne-Edwards, 1880: 288, pr. L, fig. 3.—Rathbun, 1930: 499, pr. 201, figs. 8 e 9.—Ng *et al.*, 2008: 141.

Localidade-tipo.—Fora de Sandy Bay, Barbados.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça coberta com cerdas rígidas, principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 4 espinhos. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa da palma espinhosa; pernas ambulatórias com segmentos estreitos e longos, própodo com 4-5 espinhos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas, curtas e longas, principalmente na região anterior da superfície dorsal, não escondendo a mesma; ausência de grânulos; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos e proeminentes, separados por um sinus; cada lóbulo com 4 espinhos na margem distal; presença de 1 espinho antenal; região entre o lóbulo e o espinho antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática sem espinho ou com 1 ou mais espinhos; região pterigostomial granulosa; margem anterolateral com 4 espinhos, incluindo orbital externo; margem superorbital lisa ou com 1 espinho; margem suborbital com 5-6 espinhos e dentes, o primeiro par mais longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos e cerdas rígidas curtas e longas; margem superior e inferior do mero com uma fileira de espinhos, margem superior interna com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com

espinhos longos e um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa das palmas dos quelípodos maior e menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores e/ou dentes na margem inferior; dedos fortemente sulcados e dentes largos; pernas ambulatórias com os artículos estreitos e longos, com cerdas rígidas em todos os artículos; margem superior do mero com uma fileira de espinhos, margem inferior com dentículos; fileira de espinhos agudos na margem superior do carpo; presença de fileira com 2-4 espinhos na margem superior do própodo; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

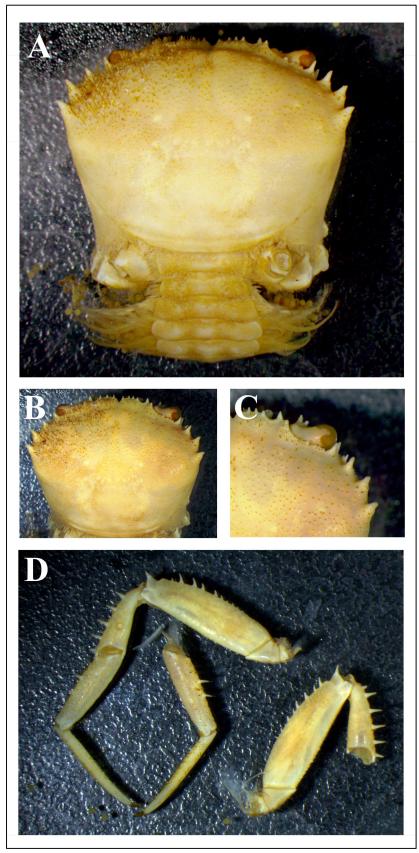
**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Barbados.

Material analisado.—Holótipo.—BARBADOS: Saint James: Sandy Lane Bay, 29-30 de Dezembro de 1871, col. Hassler Expedition, id. A. Milne-Edwards,  $1^{\circ}$  ov. de *P. gracilipes* (LC 13,0mm), MCZ 2974. Material adicional.—BARBADOS: distrito não informado, 28-29 de Junho de 1979, col. A. Kerstitch, id. M. Wicksten,  $1^{\circ}$  (identificado como *P. diomedeae*), NHMLA 1694-9.

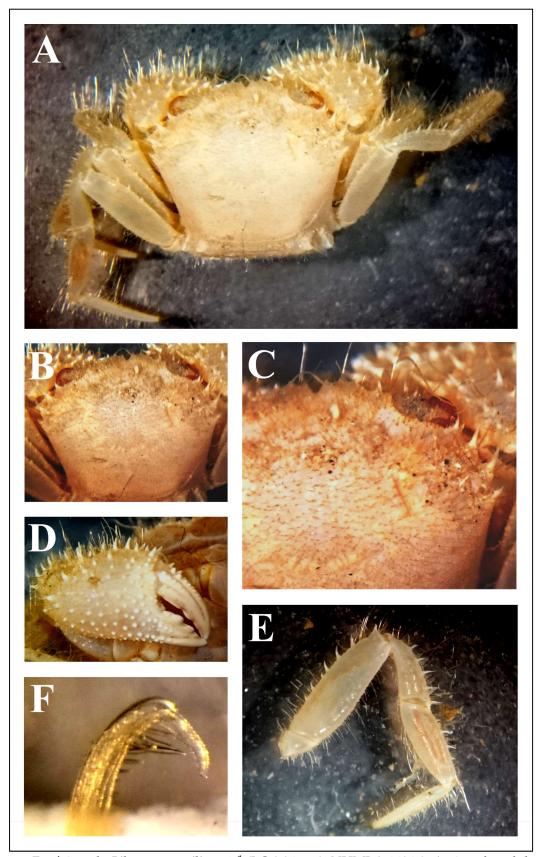
**Observações.**—Assim como discutido anteriormente, essa espécie se assemelha bastante a *P. diomedeae*. No entanto, como observado a partir das análises dos tipos de *P. diomedeae* (USNM 9526) e *P. gracilipes* (MCZ 2974), as espécies se distinguem pelo formato da carapaça, mais circular na primeira e mais hexagonal na segunda, presença de espínulos e/ou espinhos entre os espinhos na região anterolateral, e cerdas extremamente longas distribuídas ao longo do corpo todo em *P. diomedeae*. Na ilustração e no texto da descrição original A. Milne-Edwards (1880) trata o formato da carapaça desse espécime como mais quadrática do que o restante do gênero. No

entanto, em vista dorsal a carapaça do espécime-tipo parece ser mais subhexagonal do que quadrática.

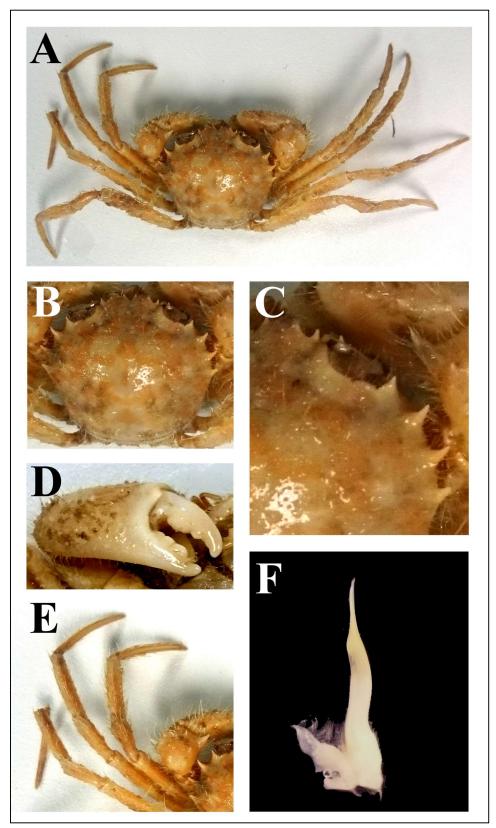
Foi observado um espécime (USNM 298316) identificado por A.B. Williams como possível *P. gracilipes* (Fig. 23). O espécime é extremamente semelhante ao *Pilumnus* reportado por Holthuis (1959) e Takeda & Okutani (1983), e assim como para esses espécimes previamente discutido nas observações de *P. diomedeae*, ele se assemelha muito a espécie *Daniellum ixbauchac* Vázquez-Bader & Gracia, 1995, inclusive o gonópodo (pleópodo 1) é alongado (Fig. 23-F) e não curvado terminado em formato de gancho como nos espécimes do gênero *Pilumnus*.



**Figura 21.** Holótipo de *Pilumnus gracilipes*,  $\stackrel{\frown}{\circ}$  ov. (LC 18,8mm), MCZ 2974. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais, da órbita superior e fronte. D-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



**Figura 22.** Espécime de *Pilumnus gracilipes*, 1♂ (LC 8,36mm), NHMLA 1694-9. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1).



**Figura 23.** Espécime de *Pilumnus gracilipes*?, 1 (LC 17,5mm), USNM 298316. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1).

## Pilumnus holosericus Rathbun, 1898

Fig. 24

Pilumnus holosericus Rathbun, 1898: 268, pr. V, fig.; 1924: 16; 1930: 519, pr. 207, figs. 8 e 9.—Powers, 1977: 105.—Garth, 1978: 326.—Lemaitre, 1981: 256.—Keith, 1985: 268, fig. 9b.—Abele & Kim, 1986: 60.—Ng et al., 2008: 141.—Felder et al., 2009: 1083.—Quirós et al., 2012: 2838.—Garcia & Capote, 2015: 11 (P. floridanus: Garcia & Capote, 2012: 12 (non Stimpson, 1871)).

**Localidade-tipo**.—St. Thomas, Ilhas Virgens Americanas.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça coberta com pubescência e cerdas clavadas principalmente na região anterior; fronte pouco convexa; região superhepática com linha arqueada de tubérculos ou grânulos; margem anterolateral com 3 primeiros dentes lobulares, incluindo o orbital externo e o último dentiforme. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa tuberculada; própodo das pernas ambulatórias com grânulos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência densa e curta superfície dorsal, principalmente na região anterior, escondendo a mesma; presença de algumas cerdas mais longas e clavadas; superfície dorsal com grânulos pouco aparentes sobre a pubescência, com 3-6 em cada aréola e espalhados na região anterolateral; regiões da carapaça demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexo, quase reto e pouco proeminentes, separados por um sinus; lóbulos pubescente, lisos ou com minúsculos grânulos na margem distal; presença de um pequeno dente antenal; região entre o lóbulo e o dente antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática com uma linha arqueada de 3-6 tubérculos ou grânulos;

região subhepática com um dente ou tubérculo; região piterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4 dentes lóbulares com grânulos sobre eles, incluindo o orbital externo, último dente mais angular; ausência de espinhos pequenos ou espínulos entre os dentes anterolaterais; margem superorbital com 2-3 grânulos; margem suborbital com 6-12 pequenos dentes e/ou grânulos. Quelípodos desiguais com tubérculos, grânulos e pubescência e algumas cerdas clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa e superior do carpo com tubérculos, um forte espinho ou dente no ângulo interno; tubérculos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor, tubérculos e grânulos maiores na margem superior e menores na margem inferior; quelípodo maior com tubérculos e grânulos em cerca de 2/3 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com pubescência e franja de cerdas clavadas; margem superior do mero com lisa ou com dentículos; margem superior do carpo e própodo com tubérculos e grânulos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

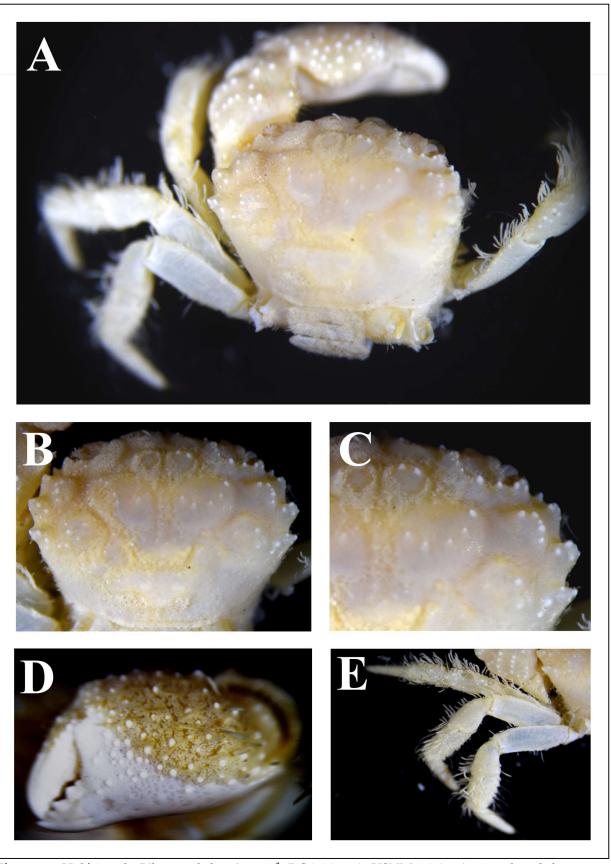
Distribuição.—Atlântico ocidental - da Flórida até Colômbia.

Material analisado.—Holótipo.—St. Thomas, Ilhas Virgens Americanas, Krebs Collection, previamente no Zoological Museum of Copenhagen, id. M. J. Rathbun, 1♂, USNM 19705. Outros espécimes.—Bahamas: 19 de Dezembro de 1968, 1♀ ov. e 1♂, NHMLA AE-13 Feltx. República Dominicana, Santo Domingo, So & No fim de El Cayo, 1933 Armstrong Santo Domingo Expedition Reed., 20 de Outubro de 1939, id. J. C. Armstrong, 3♀, 1♀ ov., 2♂ e 1 juvenil, AMNH 11570. Jamaica, Port Antônio, Março de 1909, col. H. L. Clark, id. F. A. Chace, Jr., 1♀, MCZ 8908. Belize: CSN-11064, em restos de corais intertidais, 23 de Novembro de 2009, col. D. L. Felder, id. D. L.

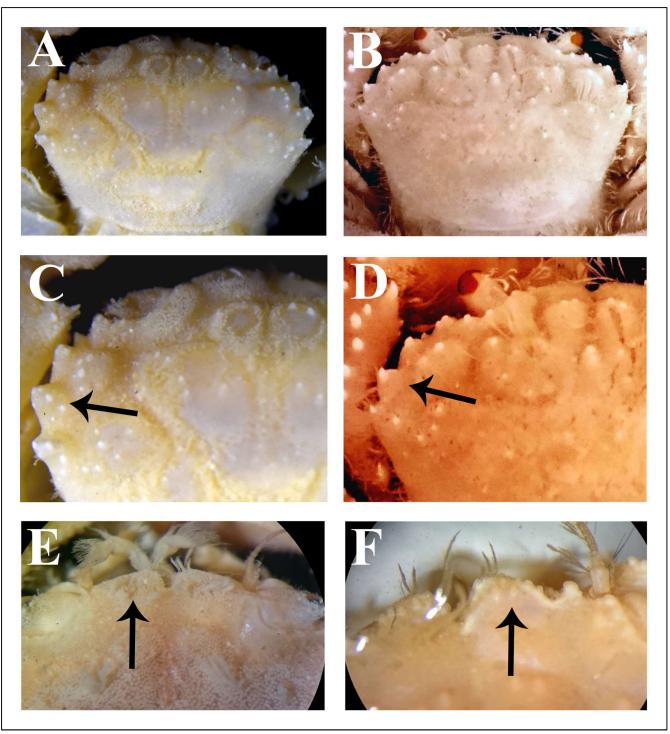
Felder, 3♀, 1♀ ov., 3♂ e 1 juvenil, ULLZ 11343; Carrie Bow Cay e Twin Cays, CSN-12535, em corais, algas e cascalhos, 04 de Novembro de 2011, Decapod Diversity Project, col. D. L. Felder *et al.*, 1♀ ov., ULLZ 12540; Carrie Bow Cay e Twin Cays, CSN-12535, em corais, algas e cascalhos, 04 de Novembro de 2011, Decapod Diversity Project, col. D. L. Felder *et al.*, 2♀ ov. e 1♂, ULLZ 12541. Trindade e Tobago, Toco, 5-6 de Agosto de 1937, col. E. Deichmann, id. F. A. Chace Jr., 1♀ ov. e 1♂ (identificados como *P. pannosus*), MCZ 9943. Panamá: Playa "Paunch", lat. 09°26.30′ N, long. 82° 16.73′ O, CSN-13310, intertidal, subtidal em praia de alta energia, restos de corais erosionados, 5 de Agosto de 2011, col. Crustacean Taxonomic Class, 1♂, ULLZ 13577; Playa "Paunch", lat. 09°26.30′ N, long. 82° 16.73′ O, CSN-13310, intertidal, subtidal em praia de alta energia, restos de corais erosionados, 5 de Agosto de 2011, col. Crustacean Taxonomic Class, 1♀ ov., ULLZ 13578; Bocas del Toro, STN 5, lat. 9°26.3 N, long. 82°96.2′ O, CSN-15517, praia de alta energia, 5 de Agosto de 2011, col. Crustacean Taxonomic Class, id. T. Magalhães, 1♀, ULLZ 15517; Baia da Caledônia, 27 de Abril de 1939, id. J. S. Garth, 2♂, NHMLA A57-39.

Observações.—Espécie muito semelhante a *Pilumnus gemmatus*, porém com algumas características distintas como formato do rostro e lóbulos da margem anterolateral; *P. holosericus* apresenta a fronte pouco proeminente, pouco convexa ou quase reta, lisa ou com pequenos grânulos na margem distal (Fig. 25, E). Além disso, a espécie apresenta 4 dentes lobulares anterolaterais, os quais apresentam grânulos na sua extensão, o último é mais angular que os 3 primeiros (Fig. 25, A e C). *Pilumnus gemmatus* apresenta uma fronte proeminente, bastante convexa e com grânulos em toda a sua margem e às vezes na superfície dorsal (Fig. 25, F). A espécie apresenta os 2 primeiros dentes obtusos, o terceiro mais angular e 1 espinho curto na margem anterolateral (Fig. 25, B e D). Diferente do que foi citado por Rathbun (1898) na descrição da espécie *P. holosericus*, ao exarminar o espécime tipo (USNM 19705) verificamos que o quelípodo maior do espécime apresenta a maior parte da

superfície externa coberta por grânulos e cerdas pubescentes, assim como P. gemmatus. Não sendo portanto um caráter informativo para separar as duas espécies.



**Figura 24.** Holótipo de *Pilumnus holosericus*, 1♂ (LC 7,78mm), USNM 14705. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



**Figura 25.** Holótipo de *Pilumnus holosericus*, 1♂ (LC 7,78mm), USNM 14705 (A, C, E). *Pilumnus gemmatus*, 1♀ov. (LC 12,95mm), USNM 56900 (B, D, F). A, B-vista dorsal da carapaça. C, D-vista dorsal, detalhe da margem anterolateral e região hepática. E, F-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias. Seta preta indica presença de espinhos ou dentes espinhosos na região hepática; seta branca indica presença de espinhos no própodo.

### Pilumnus lacteus Stimpson, 1871

Fig. 26

Pilumnus lacteus Stimpson, 1871: 142.—A. Milne-Edwards, 1880: 292, pr. LI, fig.
5.—Rathbun, 1898: 266; 1900: 139; 1930: 511, pr. 205, figs. 1 e 2.—Tabb & Manning,
1961: 601.—Williams, 1965: 180; 1984: 426.—Power, 1977: 106.—Lemaitre, 1981:
256.—Abele & Kim, 1986: 60.—Sánches & Raz-Guzman, 1997: 611.—Ng et al., 2008:
142.—Felder et al., 2009: 1083.

Localidade-tipo.—entre Cayo Cruz del Padre, Cuba e Florida Keys.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça coberta com pubescência e cerdas clavadas, principalmente na região anterior; fronte convexa; margem anterolateral com 1 dente (orbital externo) e 3 espinhos. Quelípodo maior com menos de 1/3 da superfície externa granulada; própodo das pernas ambulatórias com grânulos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência densa e curta na superfície dorsal, principalmente na região anterior, escondendo a mesma; presença de algumas cerdas mais longas e clavadas; superfície dorsal lisa ou com alguns grânulos; regiões da carapaça demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexo e proeminentes, separados por um sinus; lóbulos pubescentes, margem lisa ou com minúsculos grânulos na margem distal; presença de 1 dente antenal; região entre o lóbulo e o dente antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática lisa ou com 2 grânulos; região subhepática com um dente; região piterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 1 dente (orbital externo) e 3 espinhos; ausência de espinhos ou espínulos entre os espinhos anterolaterais; margem superorbital lisa ou com 1-2 grânulos; margem suborbital com 4-8 grânulos. Quelípodos desiguais com

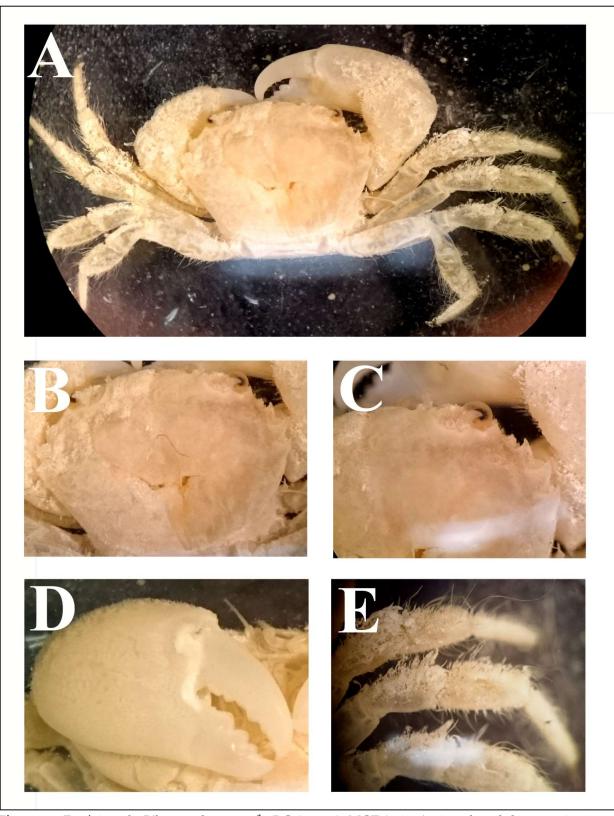
tubérculos, grânulos e pubescência e algumas cerdas clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa e superior do carpo com tubérculos, um forte espinho ou dente no ângulo interno; tubérculos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor, tubérculos e grânulos maiores na margem superior e menores na margem inferior; quelípodo maior com tubérculos e grânulos em cerca de 1/3 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com pubescência, cerdas rígidas curtas e longas e algumas cerdas clavadas; margem superior do mero com lisa ou com dentículos; margem superior do carpo e própodo com grânulos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

Distribuição.—Atlântico ocidental - Golfo do México (Flórida) até Colômbia.

Material analisado.—ESTADOS UNIDOS: Florida: Fort Pierce, CSN-9024, 03 de Agosto de 2001, col. D. L. Felder, id. B. P. Thoma, 1♂, ULLZ 9025; Bache Shoal, Key West Expedition, col. W. Stimpson, id. W. Faxon, 1♂, MCZ 2461; Key West, FLMAP2012-050, R/V Tommy Munro, 14 de Maio de 2012, col. B. Thoma & FWC, id. D. L. Felder, 1♀, ULLZ 14342. MÉXICO: Campeche: Isla Aguada, CSN-17030, 05 de Janeiro e 1978, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 2♀ ov. e 2♂, ULLZ 17031. BELIZE: Stann Creek: Twin Cays, CSN-9981, DLF-Smithsonian CCRE Project 2007, 08 de Abril de 2007, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 10029; Wee Wee Caye, CSN-15465, 05 de Maio de 2014, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 15465.

**Observações**.—Esta espécie é aparentemente relacionada a *P. gemmatus*, *P. holosericus*, *P. lacteus*, *P. pannosus* e *P. reticulatus*. No entanto, a ausência de espinhos, tubérculos ou muitos grânulos na superfície dorsal da carapaça a difere de todas as

outras previamente citadas. Analisando a descrição de *P. lacteus* de A. Milne-Edwards, 1880, nós corroboramos a ideia de Rathbun, 1930 de que o primeiro autor identificou um espécime de *P. floridanus*, o qual também apresenta cerdas pubescentes, porém não apresenta espinho ou dente pronunciado na região subhepática como *P. lacteus* Stimpson, 1871. Além disso, *P. floridanus* apresenta a fronte nua enquanto *P. lacteus* apresenta a fronte pubescente. Assim como discutido para *P. floridanus* Se aventa a possibilidade de que esses espécimes tenham sido perdidos juntamente com uma grande quantidade de espécimes da coleção de crustáceos do MCZ durante o grande incêndio de Chicago, em 1871.



**Figura 26.** Espécime de *Pilumnus lacteus*, 1♂, (LC 8,4mm), MCZ 2461. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe fronte. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

# Pilumnus longleyi Rathbun, 1930

Figs. 27 e 28

*Pilumnus longleyi* Rathbun, 1930: 502, pr. 202, figs. 4 e 5.—Powers, 1977: 106.—Keith, 1985: 268.—Abele & Kim, 1986: 60.—Ng *et al.*, 2008: 142.—Felder *et al.*, 2009: 1083.—Garcia & Capote, 2012: 12 (*P. spinosissimus*: Garcia & Capote, 2012: 12 (non Rathbun, 1898)).

Localidade-tipo.—Loggerhead Key, Dry Tortugas, Flórida, Estados Unidos.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça coberta com cerdas rígidas, principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática com espinhos e dentes; margem anterolateral com 6 espinhos. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa espinulosa; própodo das pernas ambulatórias com 3-8 espinhos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas curtas e longas em toda a superfície dorsal, principalmente na região anterior, não escondendo a mesma; presença de pequenos grânulos espaçados, tornando-se espinhosos em direção as bordas anteriores, principalmente na região anterolateral; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos, proeminentes ou não, separados por um sinus; cada lóbulo com 2-5 espinhos ou dentes na margem distal; presença de um espinho ou dente antenal; região entre o lóbulo e o espinho antenal sem espinhos; região superhepática com vários espinhos e dentes; região subhepática com 1 espinho ou dente; região pterigostomial granulosa; margem anterolateral com 6 espinhos, incluindo o orbital externo; terceiro e quarto espinhos podem estar unidos; margem superorbital com 3-4 espinhos; margem

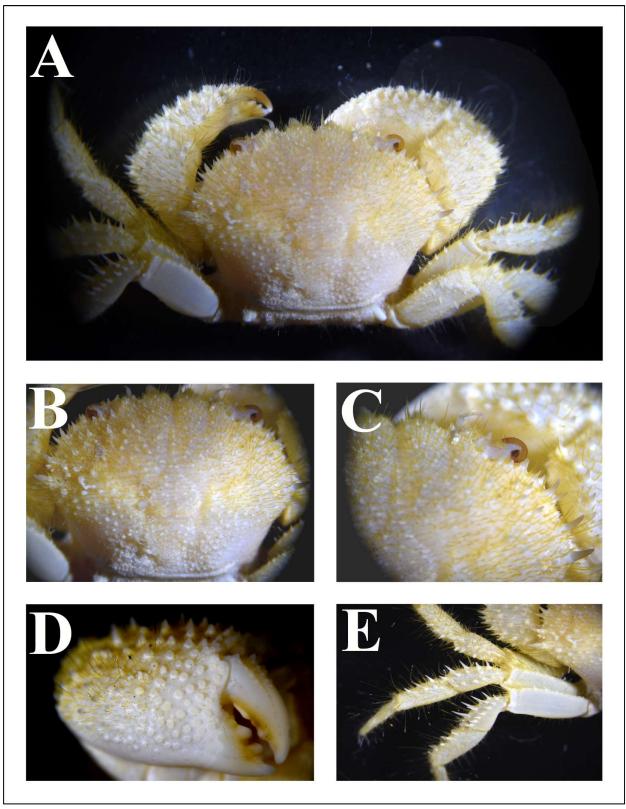
suborbital com 6-8 espinho e dentes, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos e cerdas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e dentes espinhosos, um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa das palma do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos, dentes e grânulos em mais de 2/3 da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas; margem superior e inferior do mero com pequenos dentículos; margem superior do carpo espinhos; margem superior do própodo com 3-8 espinhos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Golfo do México (Flórida) até Honduras.

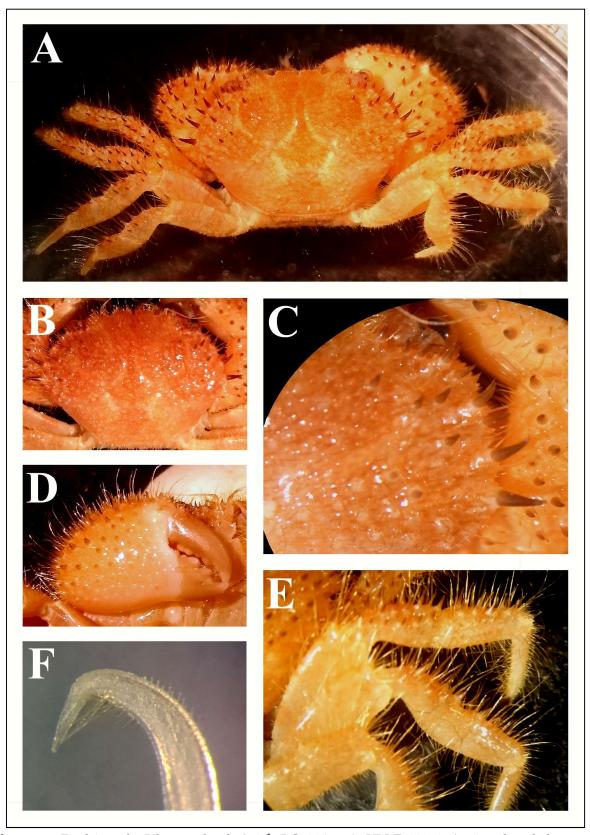
Material analisado.—Holótipo.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: Dry Tortugas, Loggerhead Key, 10 de Agosto de 1924, col. W. H. Longley, id. M. J. Rathbun, 1♀, USNM 62564. Material adicional.—BELIZE: Stann Creek: Twins Cayes, CSN-11151, 21 de Fevereiro de 2009, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 11154.

Observações.—A espécie descrita por Rathbun (1930), *P. longleyi* é bastante semelhante a *P. caribaeus*. As diferenças observadas concentram-se nas margens laterais, com presença de 6 espinhos (primeiro e segundo bastante separados), sendo que o terceiro e quarto podem estar unidos ou não, sem presença de subespinhos ou grânulos, presença de espinhos ou dentes espinhosos na região hepática e presença de espinhos no própodo das pernas ambulatórias em *P. longleyi* (Fig. 29, A, C e E). *Pilumnus caribaeus* possui 5 espinhos, sendo que o primeiro e segundo podem estar

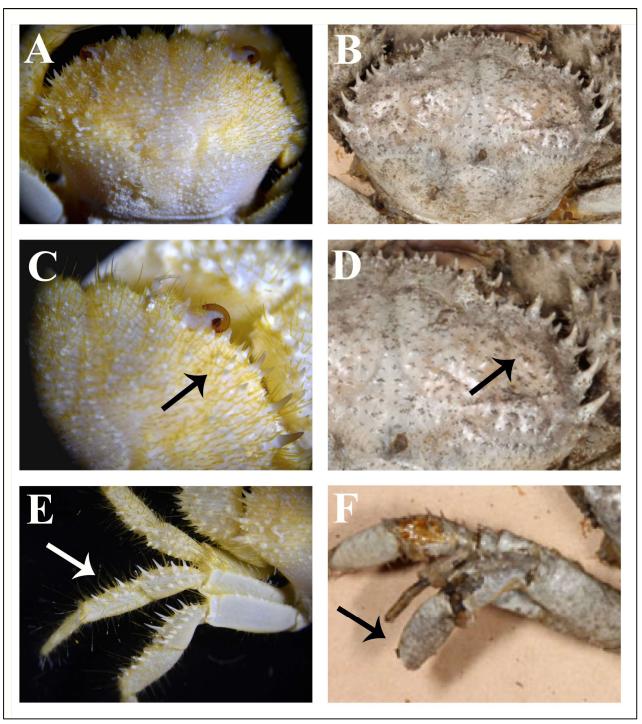
juntos, o terceiro pode ser simples, espinado ou biespinado. Além disso, *P. caribaeus* não tem espinhos na região superhepática e possui no máximo 1 espinho no própodo das pernas ambulatórias (Fig. 29, B, D e F).



**Figura 27.** Holótipo de *Pilumnus longleyi*, (LC 14,4mm), USNM 62569. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias, setas indicam ausência de espinhos no própodo.



**Figura 28.** Espécime de *Pilumnus longleyi*, 1 $\circlearrowleft$  (LC 14,9mm), ULLZ 11154. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e região hepática. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias. F-vista ventral, detalhe extremidade do gonópodo (pleópodo 1).



**Figura 29.** Holótipo de *Pilumnus longleyi*, 1♀ (LC 14,4mm), USNM 62569 (A, C, E). Holótipo de *Pilumnus caribaeus*, 1♂ (LC 26.0mm), MNHN-IU-2000-18828 (= MNHN-B18828) (B, D, F). A, B-vista dorsal da carapaça. C, D-vista dorsal, detalhe da margem anterolateral e região hepática. E, F-vista dorsal, detalhe das pernas ambulatórias. Seta preta indica presença de espinhos ou dentes espinhosos na região hepática; seta branca indica presença de espinhos no própodo.

#### Pilumnus marshi Rathbun, 1901

Fig. 30

*Pilumnus marshi* Rathbun, 1901: 41, fig. 8; 1930: 499 fig. 80.—Powers, 1977: 106.—Abele & Kim, 1986: 60.—Ng *et al.* 2008: 142.—Felder *et al.*, 2009: 1083.

**Localidade-tipo**.—St. Thomas, Ilhas Virgens Americanas.

**Diagnose revisada**.—Superfície dorsal da carapaça subquadrática, coberta com cerdas finas, principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral curta com 3 espinhos (orbital externo ausente). Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa espinulosa; própodo das pernas ambulatórias com 3-6 espinhos ou dentes.

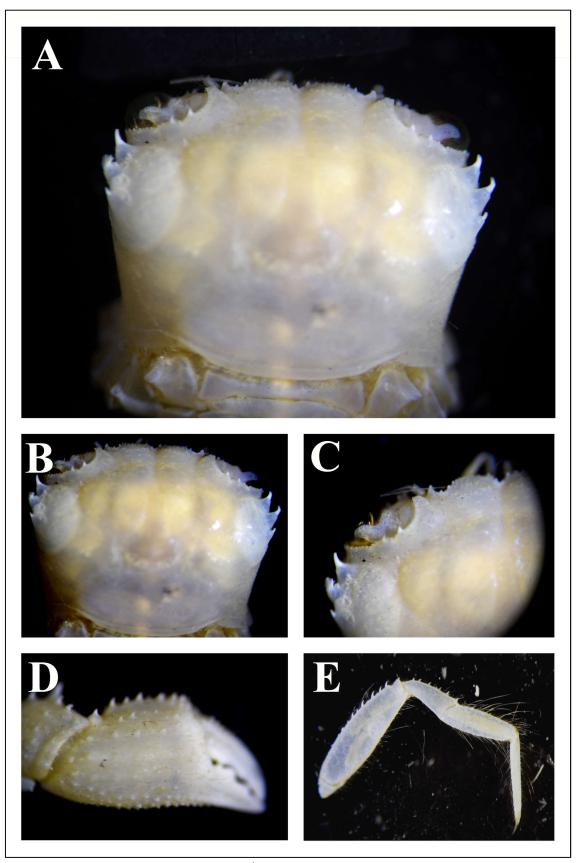
Redescrição.—Carapaça subquadrada com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de poucas cerdas finas principalmente na região anteriormente da carapaça, não escondendo a mesma; presença de minúsculos grânulos espaçados, principalmente na região anterolateral; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos, pouco proeminentes, separados por um sinus; cada lóbulo com 8-10 espínulos ou dentes na margem distal; presença de um espinho antenal; região entre o lóbulo e o espinho antenal com 1-2 espínulos ou dentes; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática com 1 espinho; região pterigostomial espinulosa; margem anterolateral com 3 espinhos, ângulo orbital orbital externo sem espinho ou dente; margem superorbital com 2-10 espinhos e dentículos; margem suborbital com 10-15 espinhos e dentículos, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos e cerdas finas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície

externa superior do carpo com espinhos e dentes espinhosos, um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa das palma do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos, dentes espinhosos e grânulos em mais de 2/3 da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas finas curtas e longas; margem superior do mero com pequenos dentículos; margem superior do carpo com espinhos e dentes espinhosos; margem superior do própodo com 3-6 espinhos e/ou dentes espinhosos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada e torcida (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas na margem ventral na porção distal, cerdas maiores na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Golfo do México (Flórida) até Ilhas Virgens Americanas.

Material analisado.—Holótipo.—ILHAS VIRGENS AMERICANAS: Ilha St. Thomas: U. S. Fish Commission Porto Rico Expedition, 6 de Fevereiro 1899, col. Str. Fish Hanwk, id. M. J. Rathbun, 1♂, USNM 23771. Material adicional.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: NSF-III-0430, R/V Pelican, DEB-0315995, 4 de Julho de 2006, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 7709; NSF-III-060, R/V Pelican, 5 de Julho de 2005, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♀, ULLZ 7409; Clearwater, 13 de Abril de 1872, col. W. Stimpson, id. F. A. Chace, Jr., 1♂, MCZ 2462. MÉXICO: Campeche: NSF-II-031, R/V Pelican, 9 de Junho de 2005, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♀ e 1♂, ULLZ 7514; NSF-II-050, R/V Pelican, 11 de Junho de 2005, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 7166; NSF-II-052, R/V Pelican, 11 de Junho de 2005, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♀, ULLZ 7375. BELIZE: Stann Creek: Twin Cays, CSN-12562, 5 de Fevereiro de 2011, col. J. Felder & D. L. Felder, id. D. L. Felder, 1 ↓, ULLZ 17643, 30 de Maio de 2016, col. J. Felder & D. L. Felder, id. D. L. Felder, id. D. L. Felder, 1♀, ULLZ 17643.

Observações.—Diferente das outras espécies de *Pilumnus* do Atlântico ocidental, que apresentam carapaça com formato hexagonal ou subhexagonal, *P. marshi* apresenta a carapaça mais quadrática, com a região posterior mais larga e a região anterolateral bastante curta. Além disso, apresenta as margens orbitais mais largas quando comparada com as espécies de *Pilumnus* analisadas. As pernas ambulatórias são mais longas e estreitas, assim como *P. diomedeae* e *P. gracilipes*, e o gonópodo dos machos analisados apresenta semelhança com os dos outros *Pilumnus*, porém com presença de cerdas apenas na região ventral e ausência das cerdas longas, observadas nas outras espécies analisadas. Além disso, a extremidade distal do gonópodo é curvada como as outras, porém é torcida (como observada em *P. quoii*). Caso a espécie não seja *Pilumnus*, está muito proximamente relacionada ao gênero.



**Figura 30.** Holótipo de *Pilumnus marshi*, 1♂, (LC 5,65mm), USNM 23771. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe perna ambulatória. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1) direito.

## Pilumnus miersii A. Milne-Edwards, 1880

Fig. 31

*Pilumnus miersii* A. Milne-Edwards, 1880: 292, pr. LII, fig. 3.—Rathbun, 1930: 510, pr. 206, fig. 5.—Ng *et al.*, 2008: (corrigenda and errata, part 5: 8 de Agosto de 2008).

**Localidade-tipo**.—Antilhas.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça coberta com cerdas rígidas, principalmente na região anterior; fronte quase reta; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 5 espinhos. Quelípodo maior com menos de 1/3 da superfície externa da palma granulosa; pernas ambulatórias desarmadas.

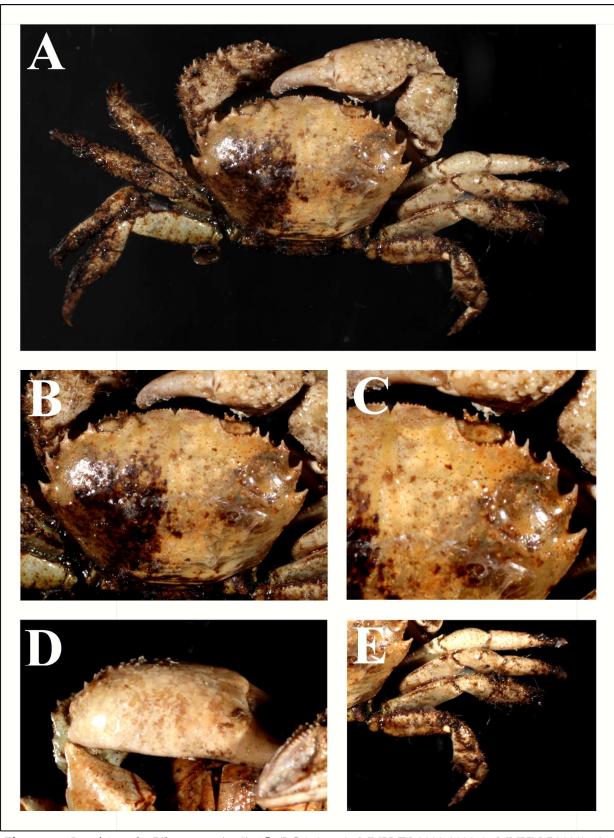
Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior pouco inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas na superfície dorsal, principalmente na região anterior, não escondendo a mesma; ausência de espinhos, dentes ou grânulos na superfície dorsal; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos ou quase retos, pouco proeminentes, separados por um sinus; cada lóbulos com 7-8 dentículos na margem distal; presença de 1 dente antenal; ausência de espinho ou dentes entre o lóbulo e o espinho antenal; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática com 1 dente; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 5 espinho (incluindo o orbital externo); ausência de espinhos ou espínulos entre os espinhos anterolaterais; margem superorbital com 5-6 espinhos, dentes e/ou dentículos; margem suborbital com 6-8 espinho ou dentes, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos, dentes e cerdas rígidas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos

e dentes espinhosos, um forte espinho no ângulo interno; presença de dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com menos de 1/3 da margem externa superior da palma com dentes e grânulos; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas curtas e longas; mero, carpo, própodo e dáctilo lisos.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental - Mar do Caribe: Antilhas.

**Material analisado**.—Lectótipo.—ANTILHAS: data não informada, col. Freminville, id. A. Milne-Edwards, 1♀, MNH-IU-2000-2820 (= MNHN-B2820).

**Observações.**—Não identificamos outros espécimes nas coleções visitas que apresentasse as mesmas características morfológicas que o espécime tipo analisado MNH-IU-2000-2820 (= MNHN-B2820). Diferente dos outros *Pilumnus* analisados, assim como *P. quoyi*, essa espécie tem a carapaça muito pouco inclinada na frente e atrás e não apresenta espinhos ou dentes nas pernas ambulatórias, em nenhum artículo.



**Figura 31.** Lectótipo de *Pilumnus miersii*, 1♀ (LC 7,9mm), MNH-IU-2000-2820 (= MNHN-B2820). Avista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

#### Pilumnus nudimanus Rathbun, 1901

Fig. 32

*Pilumnus nudimanus* Rathbun, 1901: 39.—Garth, 1978: 326.—Abele & Kim, 1986: 60.—Ng *et al.*, 2008: 142.—Felder *et al.*, 2009: 1083.

Localidade-tipo.—Arroyo, Porto Rico.

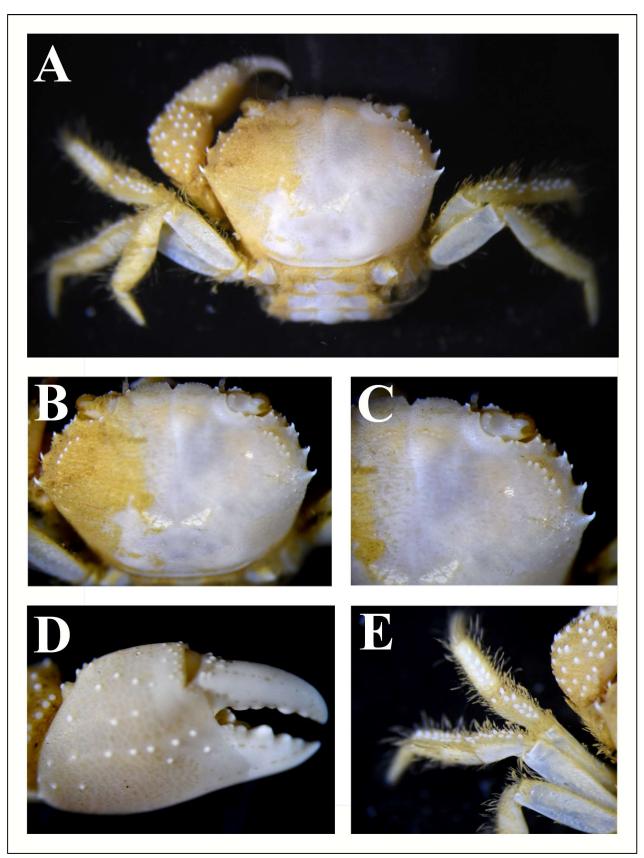
**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça coberta com pubescência cobrindo a superfície dorsal, principalmente a região anterior; fronte pouco convexa; região superhepática com linha arqueada de tubérculos ou grânulos; margem anterolateral com 1 dente truncado no ângulo orbital externo e 3 espinhos. Quelípodo maior com cerca de 2/3 ou menos da superfície externa granulosa; pernas ambulatórias com dentes espiniformes achatados, em forma de pera.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência densa e curta na superfície dorsal, principalmente na região anterior, escondendo a mesma; presença de linhas transversais de cerdas clavadas; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos, pouco convexos ou quase retos, pouco proeminentes, separados por um sinus; lóbulos pubescentes, margem lisa ou com 10-12 grânulos na margem distal; presença de 1 dente antenal; região entre o lóbulo e o dente antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática com uma linha arqueada de 5-6 tubérculos ou grânulos, visíveis em meio a pubescência; margem anterolateral com 3 espinhos, ângulo orbital externo sem espinho; presença de um tubérculo ou grânulo ao lado do angulo orbital externo; margem superorbital com 2-3 tubérculos ou grânulos; margem suborbital com 9-11 tubérculos ou grânulos. Quelípodos desiguais com cerdas pubescentes e algumas cerdas rígidas e clavadas;

margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa e superior do carpo com dentes e tubérculos e um forte dente no ângulo interno; tubérculos, dentes e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor; espinhos e dentes na margem superior, tubérculos menores, dentes e grânulos na margem inferior; palma maior com tubérculos, dentes e grânulos em cerca de 2/3 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas pubescentes, rígidas e clavadas; margem superior do mero com dentículos; margem superior do carpo e própodo com fileira de dentes espiniformes achatados lateralmente (deprimidos e em forma de pera), um oposto a outro na sua base; dáctilo liso.

Distribuição.—Atlântico ocidental – Golfo do México (Flórida) até Panamá.

Material analisado.—Holótipo.—PORTO RICO: Arroyo: U. S. Fish Commission, Str. Fish Hawk, 21 de Abril de 1899, col. não informado, id. M. J. Rathbun, 1♀ ov., USNM 23770. Material adicional.—BAHAMAS: distrito não informado, Dezembro de 1968, 1♂, NHMLA D-2-20-30. PANAMÁ: Bocas del Toro: Paunch, CSN-13310, col. Crustacean Taxonomic Class, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 13466.



**Figura 32.** Holótipo de *Pilumnus nudimanus*, ov. (LC 7,9mm), USNM 23770. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

### Pilumnus pannosus Rathbun, 1896

Figs. 33 e 34

*Pilumnus pannosus* Rathbun, 1896: 142; 1898: 268; 1900: 139; 1901: 39; 1930: 514, pr. 207, figs. 4 e 5.—Williams, 1965: 181; 1984: 427.—Heck, 1977: 338.—Powers, 1977: 106.—Abele & Kim, 1986: 60.—Sánchez & Raz-Gusmán, 1997: 611.—Aguirre-Aguirre, 2006: 58.—Ng *et al.*, 2008: 142.—Felder *et al.*, 2009: 1083.

Pilumnus gemmatus.—A. Milne-Edwards, 1880: 290, pr. LI, fig. 4.

**Localidade-tipo**.—Key West, Flórida, Estados Unidos.

Diagnose.—Superfície dorsal da carapaça coberta com pubescência principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática com tubérculos ou dentes achatados verticalmente; margem anterolateral 4 espinhos. Quelípodo maior com menos de 1/3 da superfície externa com tubérculos e grânulos; própodo das pernas ambulatórias com dentes e/ou tubérculos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência densa e curta na superfície dorsal, principalmente na região anterior, escondendo a mesma; presença de linhas transversais de cerdas clavadas; regiões da carapaça profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos, convexos e proeminentes, separados por um sinus; lóbulos pubescentes, com margem lisa ou com 3-6 grânulos na margem distal; presença de 1 dente antenal; região entre o lóbulo e o dente antenal sem espinhos ou dentes; região superhepática com 2-6 tubérculos ou grânulos, visíveis em meio a pubescência; margem anterolateral com 4 espinhos (incluindo o orbital externo); presença de um tubérculo ou grânulo ao lado do espinho do ângulo orbital; margem superorbital com 1-3 tubérculos ou grânulos; margem suborbital

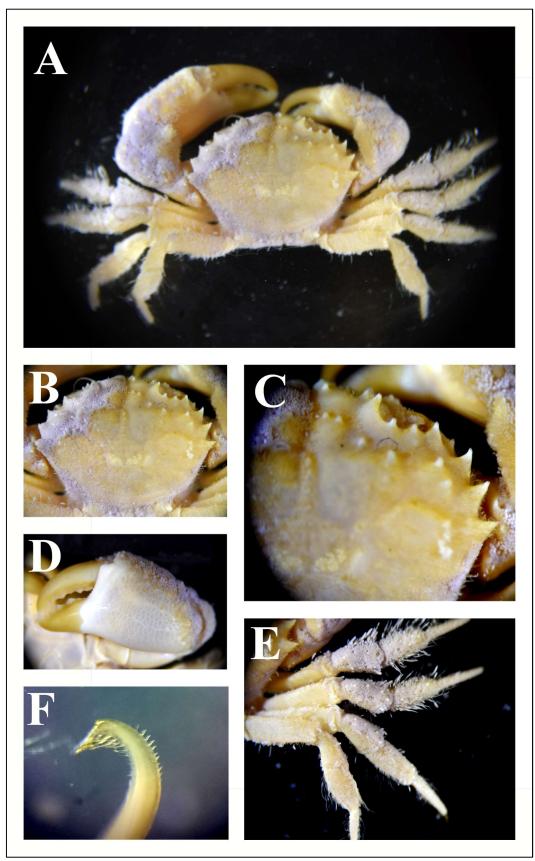
com 5-7 tubérculos ou grânulos. Quelípodos desiguais com cerdas pubescentes e algumas cerdas rígidas e clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa e superior do carpo com dentes e tubérculos e um forte tubérculo no ângulo interno; tubérculos, dentes e grânulos em quase toda a superfície externa da palma do quelípodo menor; dentes maiores na margem superior, dentes menores e grânulos na margem inferior; palma maior com tubérculos, dentes e grânulos em cerca de menos de 1/3 da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas pubescentes e franjas de cerdas clavadas; margem superior do mero com dentículos; margem superior do carpo e própodo com tubérculos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Estados Unidos (Carolina do Norte) até Panamá.

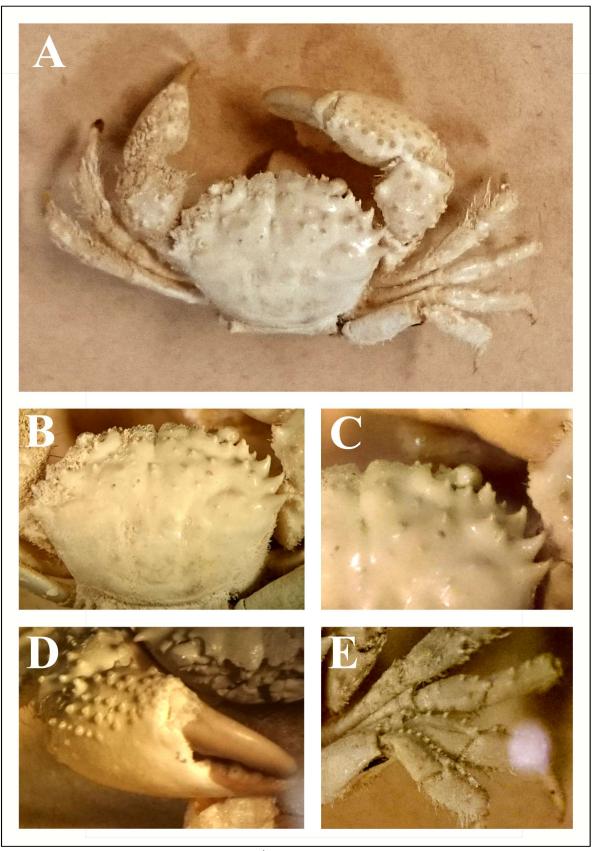
Material analisado.—Holótipo.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: Key West, 1885, col. H. Hemphill, id. M. J. Rathbun, 1♂, USNM 13814. Material adicional.—ESTADOS UNIDOS: Carolina do Sul: 17 de Agosto de 1949, col. A. S. Pearse, id. F. A. Chace, 1♀ ov., USNM 1277859 (número antigo 90083); Flórida: Panama City, St. Andrew State Park, BT072408, 30 de Junho de 2007, col. B. P. Thoma, id. B. P. Thoma, 1♂ (identificado como *P. lacteus*), ULLZ 8637; BT072406, 04 de Julho de 2007, col. B. P. Thoma, id. B. P. Thoma, 1♂ (identificado como *P. lacteus*), ULLZ 8373; sem localidade precisa, 1916, col. W. Stimpson, id. A. Milne-Edwards, 1♂ (identificado como *P. gemmatus*), MNHN-IU-2000-4329 (= MNHN-B4329).

**Observação.**—Após a análise do espécime de *P. gemmatus* de A. Milne-Edwards (1880: 290, pr. LI, fig. 4.) MNHN-IU-2000-4329 (= MNHN-B4329), observamos que ele

não corresponde a espécie nominada, mas sim a *P. pannosus*, uma vez que detectada a presença do primeiro espinho anterolateral (orbital externo) truncado e 2 tubérculos na região superhepática (Fig. 34).



**Figura 33.** Holótipo de *Pilumnus pannosus*, 1♂, (LC 12,0mm), USNM 13814. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1).



**Figura 34.** Espécime de *Pilumnus pannosus*, 1♂, MNHN-IU-2000-4329 (= MNHN-B4329). A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

# Pilumnus quoii H. Milne-Edwards, 1834

Fig. 35

*Pilumnus quoyi* A. Milne-Edwards, 1880: 289, pr. L, fig. 5.—Rathbun, 1930: 510, pr. 206, figs. 1-4.—Barreto *et al.*, 1991: 293.—Rodriguez, 1993: 51.—Melo, 1996: 385, fig.—Barros & Pimentel, 2001: 30.—Bezerra & Coelho, 2006: 701.—Almeida & Coelho, 2008: 201.—Ng *et al.*, 2008: 142.—Boos *et al.*, 2012: 1031.

Pilumnus quoii H. Milne-Edwards, 1834: 418.

Localidade-tipo.—Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

Diagnose.—Superfície dorsal da carapaça coberta com cerdas rígidas, principalmente na região anterior; fronte convexa ou quase reta; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 4 espinhos; margem superorbital com lisa; margem suborbital com espinhos e/ou dentes. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa da palma espinulosa; pernas ambulatórias desarmadas.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior pouco inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas na superfície dorsal, principalmente na região anterior, não escondendo a mesma; ausência de espinhos ou grânulos na superfície dorsal; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos ou quase retos, pouco proeminentes, separados por um sinus; cada lóbulos com 6-8 dentículos na margem distal; presença de 1 dente antenal; ausência de espinho ou dentes entre o lóbulo e o espinho antenal; região superhepática sem espinhos ou dentes; região subhepática com 1 dente; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4 espinhos (incluindo o orbital externo); ausência de espinho ou espínulos entre

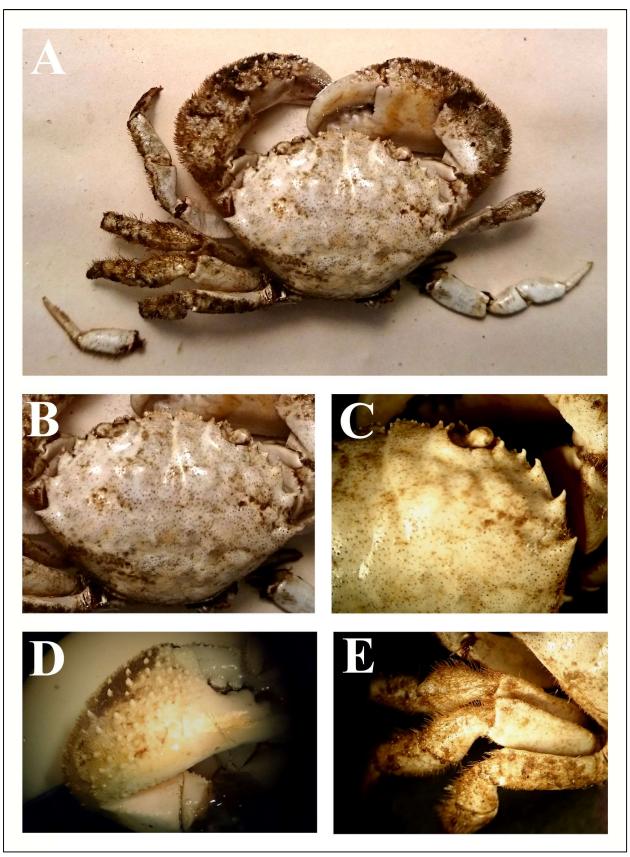
os espinhos anterolaterais; margem superorbital lisa; margem suborbital com 5-6 espinhos e/ou dentes. Quelípodos desiguais com espinhos e dentes e cerdas rígidas; margem superior interna do mero com dois dentes distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com dentes espinhosos, um forte dente no ângulo interno; presença de dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com dentes espinhosos e grânulos em mais de 2/3 da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas, longas e curtas; mero, carpo, própodo e dáctilo lisos. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada e torcida (forma de gancho), abertura distal estreita.

**Distribuição**.—Mar do Caribe: Guiana (A. Milne-Edwards); Atlântico Sul: Brasil (Rio de Janeiro).

**Material analisado**.—Holótipo.—BRASIL**: Rio de Janeiro**: Rio de Janeiro, data não informada, col. M. M. Quoy & C. M. Gaimard, 1Å, MNHN-IU-2000-4318 (= MNHN-B4318).

**Observações.**—Não identificamos outros espécimes nas coleções visitadas que apresentassem as mesmas características morfológicas que o espécime tipo analisado MNHN-IU-2000-4318 (= MNHN-B4318). Analisamos a foto dos gonópodos desse espécime, fornecida por Noemy Mollaret, Paula Martin-Lefevre e Laure Corbari (MNHN, Paris) e verificamos que ele apresenta a conformidade típica de *Pilumnus* com a extremidade distal em formato de gancho, porém com a extremidade curvada, assim como *P. marshi*. Diferente dos outros *Pilumnus* analisados, assim como *P. miersii*, essa espécie tem a carapaça muito pouco inclinada na frente e atrás e não apresenta espinhos ou dentes nas pernas ambulatórias, em nenhum artículo. Ambas podem não ser representantes do gênero. Apesar da ampla utilização do nome *P*.

*quoyi*, o qual foi modificado por A. Milne-Edwards, a escrita correta é *P. quoii*. Embora H. Milne-Edwards tenha se equivocado na hora da escrita para homenagear M. Quoy, pela regra de prioridade do código de nomenclatura zoológica, o primeiro nome mesmo que errado deve prevalecer.



**Figura 35.** Holótipo de *Pilumnus quoii*, 1 $\circlearrowleft$  (LC 23,4 mm), MNHN-IU-2000-4318 (= MNHN-B4318). Avista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

# Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860

Figs. 36 e 37

Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860: 214.—A. Milne-Edwards, 1880: 254..—Rathbun, 1901: 38; 1930: 521, pr. 209, figs. 4 e 5, pr. 210, figs. 1-11.—Lemaitre, 1981: 256.—Melo, 1996: 386, fig.; 1998: 10.—Mantelatto & Fransozo, 2000: 702.—Barros & Pimentel, 2000: 30.—Spivack & Rodríguez, 2002: 5.—Coelho et al., 2008: 27.—Ng et al., 2008: 142.—Marochi & Masunari, 2011: 23.—Alves et al., 2012: 944.—Boos et al., 2012: 1031. Pilumnus tessellatus A. Milne-Edwards, 1880: 295, pr. LI, fig. 2.

*Pilumnus fragosus* A. Milne-Edwards, 1880: 296, pr. LII, fig. 1.—Oliveira, 1945: 200. *Pilumnus meridionalis* Nobili, 1901: 8.

Pilumnus reticulata [sic].—Heck, 1977: 338 (terminação incorreta).

Localidade-tipo.—Ilha St. Thomas, Ilhas Virgens Americanas.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça recoberta por pubescência e cerdas clavadas, principalmente na região anterior; cerdas formando retículos; fronte oblíqua ou côncava; região superhepática com tubérculo ou dente achatado voltado pra frente; margem anterolateral com 4 dentes. Quelípodo maior com cerca de 1/3 ou menos da superfície externa da palma denticulada.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência densa e curta na superfície dorsal, principalmente na região anterior, escondendo a mesma; pubescência formando retículos na superfície dorsal; presença de cerdas clavadas; dentes ou tubérculos acahtados ou em forma de cogumelo na superfície dorsal; regiões da carapaça demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos, oblíquos ou côncavos, pouco proeminentes e separados por um sinus; lóbulos pubescentes,

margem lisa; margem distal sem espinho ou dente antenal; região superhepática com 1 tubérculo ou dente; região subhepática com 1 tubérculo ou dente; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4 dentes (incluindo o orbital externo), primeiro, segundo e terceiro tuberculiformes (as vezes coguliformes) ou dentiformes, quarto menor e espiniforme; região entre os dentes anterolaterais sem espinhos ou espínulos; margem superorbital lisa; margem suborbital com 4-6 dentes. Quelípodos desiguais com tubérculos e/ou dentes e cerdas clavadas longas e curtas às vezes formando retículos; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa e superior do carpo com tubérculos ou espinhos achatados voltados para frente e um forte espinho ou tubérculo no ângulo interno; tubérculos, dentes e grânulos em quase toda a superfície externa da palma do quelípodo menor, dentes maiores na margem superior, dentes menores e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com tubérculos, dentes e grânulos em cerca de 1/3 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com pubescência e franjas de cerdas clavadas curtas e longas; margem superior do mero lisa; margem superior do carpo lisa ou com 1 espinho ou dente achatado na margem superior distal e 1 proximal; margem superior do própodo própodo lisa ou com um dente na margem superior distal, dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Caribe (Ilhas Virgens Americanas) até Argentina.

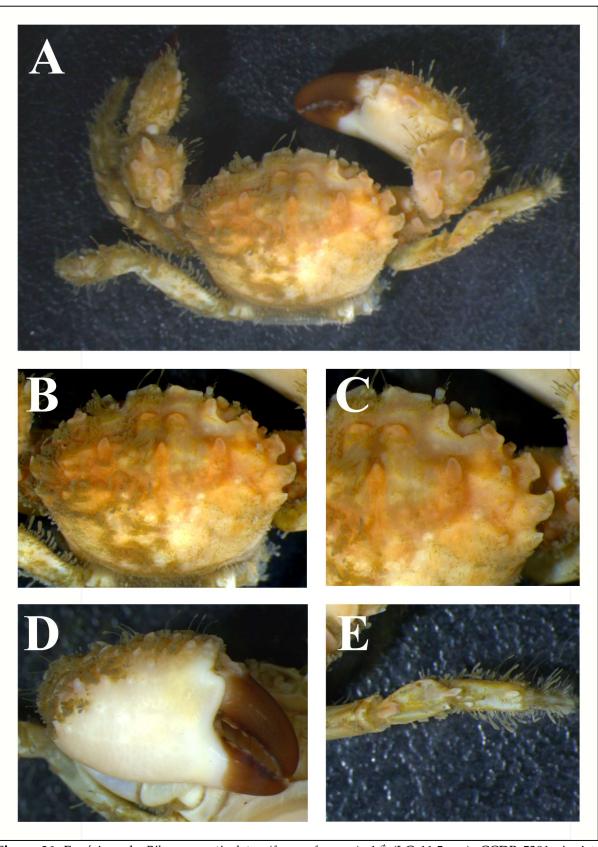
Material analisado.—Holótipo.—ILHAS VIRGENS AMERICANAS: **St. Thomas**: 1903, col. A. Milne-Edwards, id. A. Milne-Edwards, 1♂ identificado como *P. fragosus*, MNHN-IU-2000-4325 (= MNHN-B4325). Holótipo.—BRASIL: Destero, 1864, col. M.

Müller, id. A. Milne-Edwards, 1♂ identificado como *P. tesselatus*, MNHN-IU-2000-2835 (= MNHN-B2835). Material adicional.—ILHAS VIRGENS AMERICANAS: distrito não informado, 1915, col. C. R. Scholmaker, id. M. J. Rathbun, 1♀, 4♂ e 1J, USNM 1277897 (antigo número 60220). BELIZE: **Stann Creek**: Twin Cays, CSN-12562, 05 de Fevereiro de 2011, col. Felder *et al.*, id. D. L. Felder, 1♂, ULLZ 10825. PANAMÁ: **Bocas del Toro**: CSN-13339, 08 de Agosto de 2011, col. Crustacean Toxonomic Class, id. D.L. Felder, 1♀, ULLZ 13589; CSN-6091, 07de Agosto de 2004, col. D. L. Felder & R. Lemaitre, id. B. P. Thoma, 1♀ e 1♂ (identificados como *P. gemmatus*), ULLZ 10825. BRASIL: **São Paulo**: Ubatuba, 5-14 de Setembro de 2011, col. D. Rosa, id. T. Magalhães, 4♀ ov., 4♀, 5♂ e 2J, CCDB 5391; Ubatuba, 16 de Outubro de 2012, col. Curso Bauer, id. T. Magalhães, 3♀ ov., 2♀, 3♂ e 3J, CCDB 4323. URUGUAI: **Montevideo**: Montevideo, 20 de Novembro de 1997, col. E. Holmberg, id. E. Spivak, 1♀ov., USNM 1277865 (antigo número 291173). ARGENTINA: **Patagônia**: Leste da Patagônia, data não informada, col. C. E. Poter, id. M. J. Rathbun, 1♂, USNM 60951.

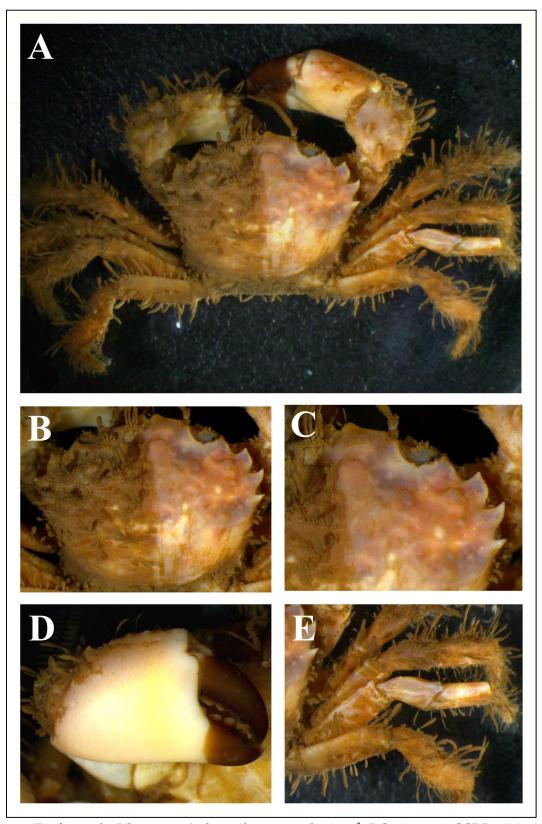
Observações.—A espécie *Pilumnus reticulatus* apresenta duas formas distintas, a forma fragosa (Fig. 36) e a forma tesselata (Fig. 37), como indicado por Rathbun (1930). Após a descrição das espécies *P. tesselatus* A. Milne-Edwards (1880: 295) e *P. fragosus* A. Milne-Edwards (1880: 296), Rathbun identificou as duas como sendo pertencentes à espécie *P. reticulatus* Stimpson (1860: 214), mas representando duas formas distintas. A primeira apresenta lóbulos e tubérculos com a extremidade achatada em forma de cogumelo, enquanto a segunda possui espinhos e dentes mais planos. Nobili (1901) indicou a presença da espécie *P. meridionalis* para a Argentina, mas de acordo com a descrição do autor, ela corresponde a forma tesselata, assim como descrito por A. Milne-Edwards (1880). Uma das características que o primeiro autor utilizou para sugerir uma espécie distinta foi a presença de cerdas que não formavam um mosaico com ligação entre as linhas. No entanto, A. Milne-Edwards representou esse mosaico na ilustração, mas não há nada na descrição que caracterize

esse padrão. Todas as espécies analisadas, inclusive da Argentina, não apresentam o padrão exato de mosaico, mas sim retículos que não se unem em todos os lados. Assim, os indícios apontam para um provável erro de representação na ilustração de A. Milne-Edwards (1880, pr. LI, fig. 2). Assim como Rathbun (1930), consideramos *P. meridionalis* um sinônimo júnior de *P. tesselatus*. São identificadas, portanto, duas formas distintas de *P. reticulatus*: a forma fragosa com dentes e tubérculos cogumelóides e a forma tesselata com dentes planos e não pedunculados.

Assim como discutido para a espécie *P. floridanus*, o espécime tipo de *P. reticulatus*, Stimpson, 1871 pode ter sido perdido juntamente com uma grande quantidade de espécimes da coleção de crustáceos do MCZ durante o grande incêndio de Chicago em 1871.



**Figura 36.** Espécime de *Pilumnus reticulatus* (forma fragosa), 1♂ (LC 11.5mm), CCDB 5391. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



**Figura 37.** Espécime de *Pilumnus reticulatus* (forma tesselata), 1 (LC 10,6mm), CCDB 5379. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

# Pilumnus say Rathbun, 1897

# Fig. 38

*Pilumnus say* Rathbun, 1897: 15; 1900: 139.—Corredor *et al.*, 1979: 84.—Williams, 1965: 177; 1984: 428.—Powers, 1977: 107.—Abele & Kim, 1986: 60.—Kuhmann & Walker II, 1999: 535.—Ng *et al.*, 2008: 142.—Perez-Gelabert, 2008: 42.—Felder *et al.*, 2009: 1083 *Cancer aculeatus* Say, 1818: 449.

*Pilumnus aculeatus* H. Milne-Edwards, 1834: 420.—Coues, 1871: 120.—Kingsley, 1878: 319; 1979: 396.

Localidade-tipo.—Georgia e E. Flórida, Estados Unidos.

Diagnose.—Superfície dorsal da carapaça com cerdas rígidas, principalmente na região anterior; fronte convexa; região superhepática com espinhos e dentes espinulosos; margem anterolateral com 4 espinhos. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa espinulosa; própodo das pernas ambulatórias com 2-6 espinhos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas curtas e longas e cerdas clavadas na superfície dorsal, principalmente na região anterior, não escondendo a mesma; presença de pequenos grânulos espaçados, tornando-se espinhosos em direção as bordas anteriores; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos, proeminente, separados por um sinus; cada lóbulo com 3-5 espinhos e/ou dentes; presença de um espinho antenal; ausência de espinho entre o lóbulo e o espinho antenal; região superhepática com 2-7 espinhos e dentes espinhosos; região subhepática com 1-2 espinho ou dente; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4 espinhos,

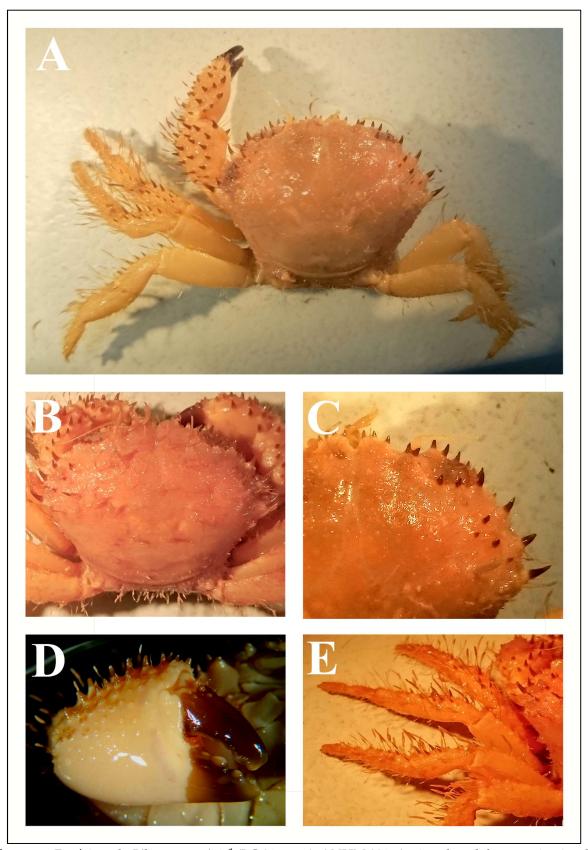
incluindo o orbital externo; ausência de espinhos ou espínulos entre os espinhos anterolaterais; margem superorbital com 2 espinhos; margem suborbital com 6-8 espinhos e/ou dentes, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos e cerdas rígidas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e dentes espinhosos, um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa das palmas dos quelípodos menor, espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos, dentes espinhosos e grânulos em 2/3 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas; margem superior do mero com espinhos e/ou pequenos dentículos; margem superior do carpo com espinhos; margem superior do própodo com 2-7 espinhos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Observações**.—Rathbun (1897: 15) propôs o nome *Pilumnus sayi* para *Cancer aculeatus* Say, 1817, por se tratar de um nome pré-ocupado (*Cancer aculeatus* Herbst, 1790).

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Golfo do México (Flórida) até Colômbia.

Material analisado.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: Expedição Thetis, 17 de Novembro de 1941, col. não informado, id. J. C. Armstrong, 3♂ e 1J, AMNH 9911. Panamá city, St. Andrew State Park, AMNH Expedição 1993 Panama city, 21 de Setembro de 1993, col. C. Boyko & W Sage, id. C. Boyko, 1♂, AMNH 16345; Tampa, 03 de Abril de 1901, col. Smithsonian Institution collection, id. M. J. Rathbun, 1♀, MZUSP 854; Collier, 08 de Novembro de 1980, col. R. Lemaitre, id. R. Lemaitre, 1♂, USNM 1277877 (antigo número 239542); Monroe, FLMAP2012, R/V Tommy Munroe,

col. B. Thoma & FWC, id. D. L. Felder, 1\(\text{Qov.}\), ULLZ 14405. MÉXICO: **Yucatán**: Dezembro de 1941, col. não informado, id. não informado, 1\(\text{d}\), MCZ 12348. ILHAS VIRGENS AMERICANAS, **Ilha St. John**: Estação 142, Flannegan Passage, 08 de Janeiro de 1879, col. Expedição Blake, id. não informado, 1\(\text{d}\), MCZ 9160.



**Figura 38.** Espécime de *Pilumnus sayi*, 1♂ (LC 21,5mm), ANHM 991. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.

### Pilumnus spinosissimus Rathbun, 1898

Fig. 39

*Pilumnus spinosissimus* Rathbun, 1898: 265, pr. 5, fig. 3; 1930: 494, pr. 200, figs. 7 e 8.—Powers, 1977: 106.—Abele & Kim, 1986: 6.—Ng *et al.*, 2008: 142.—Felder *et al.*, 2009: 1083.

**Localidade-tipo**.—Key West, Flórida, Estados Unidos.

**Diagnose**.—Superfície dorsal da carapaça recoberta por cerdas rígidas na região anterior; fronte oblíqua ou côncava; região superhepática sem espinhos; margem anterolateral com 4 espinhos longos. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa espinulosa.

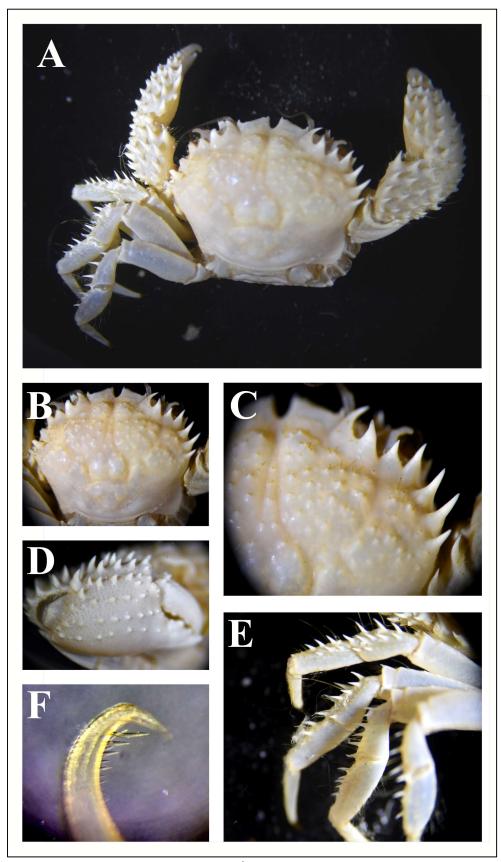
Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de cerdas rígidas curtas e longas na região anterior da superfície dorsal, não escondendo a mesma; presença de pequenos grânulos espaçados, tornando-se espinhosos em direção as bordas anteriores; regiões da carapaça profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos oblíquos ou côncavos, bastante proeminentes, separados por um sinus; lóbulos com a margem distal lisa ou com 2 dentículos, um em cada extremidade da margem distal; presença de 1 dente antenal; ausência de espinhos ou dentes entre o lóbulo e o dente antenal; região superhepática com dentes e grânulos espinhosos; região subhepática sem espinhos; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4 espinhos, incluindo o orbital externo; ausência de espinho ou espínulo entre os espinhos anterolaterais; margem superorbital com 2 espinhos curvados um contra o outro na extremidade distal; margem suborbital com 6-10 espinhos e dentes, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com

espinhos e cerdas rígidas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e dentes espinhosos e um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa das palmas do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos, dentes espinhosos e grânulos em cerca de 2/3 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas; margem superior do mero com espinhos e/ou pequenos dentículos; margem superior do carpo com espinhos; margem superior do própodo com 2-7 espinhos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Key West, Flórida.

Material analisado.—Holótipo.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: Key West, Estação 44, 26 de Junho de 1893, col. State University of Iowa, id. M. J. Rathbun, 1♂, USNM 69063. Material adicional.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: Key West, U. S. Fish Commission, 1896, col. B. W. Evermann, id. M. J. Rathbun, 1♀, USNM 22268.

**Observações**.—Apesar de diversos trabalhos na América do Sul indicarem a ocorrência de *P. spinosissimus*, ao analisar o espécime tipo (USNM 69063), verificamos que os espécimes dessa região correspondem na realidade a outras espécies, como *P. caribaeus* e *P. vinaceus*, sendo portanto um erro de identificação. Assim como indicado por Rathbun (1898), o formato da fronte já é suficiente para separar essa espécie das outras congêneres no Atlântico ocidental como observado na figura 39.



**Figura 39.** Holótipo de *Pilumnus spinosissimus*, 1 (LC 9,9mm), USNM 69063. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias. F-vista mesial, detalhe do Gonópodo (Pleópodo 1).

Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880

Figs. 40 e 41

Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880: 283, pr. L, fig 2 1998: 9.

Localidade-tipo.—Oeste de Tortugas, Flórida, Estados Unidos.

Diagnose.—Superfície dorsal anterior da carapaça coberta com pubescência, cerdas rígidas e clavadas, principalmente na região anterior; presença de uma fileira transversal de grânulos na direção do último espinho da margem anterolateral; fronte convexa e proeminente; margem anterolateral com 4 espinhos. Quelípodo maior com cerca de 1/2 ou menos da superfície externa espinhosa ou granulosa; própodo das pernas ambulatórias com 1-5 espinhos.

Redescrição.—Carapaça subhexagonal com regiões anterior e posterior inclinadas para baixo, longitudinalmente arqueada; presença de pubescência, cerdas rígidas e algumas cerdas clavadas na região anterior da superfície dorsal, podendo esconder a mesma; presença de grânulos principalmente na região anterior, que podem se tornar espinhosos na região anterolateral; regiões da carapaça não profundamente demarcadas; largura fronto-orbital mais da metade da maior largura da carapaça, excluindo os espinhos; fronte com dois lóbulos convexos e proeminentes, separados por um sinus; cada lóbulo com 3-7 dentes e/ou dentículos na margem distal; presença de um espinho ou dente antenal; ausência de espinhos ou dentes entre o lóbulo e o espinho antenal; região superhepática pode conter espinhos e/ou dentes espinhosos; região subhepática com 1 espinho ou dente; região pterigostomial não granulosa; margem anterolateral com 4 espinhos, incluindo o orbital externo; ausência de espinho ou espínulos entre os espinhos da margem anterolateral; margem superorbital com 2-10 espinhos; margem suborbital com 7-12 espinho e/ou dentes, o primeiro par longo e biespinado. Quelípodos desiguais, com espinhos e cerdas

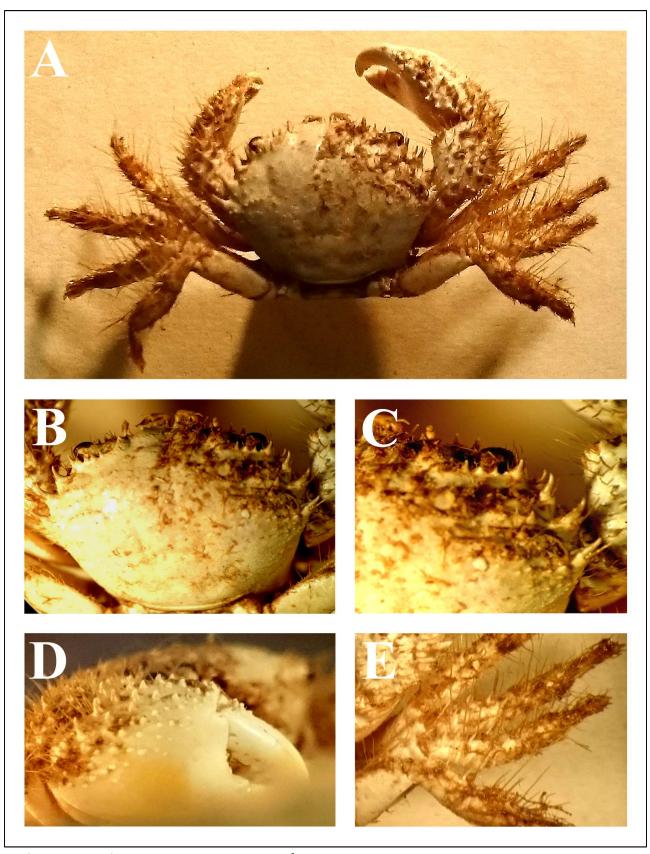
rígidas e clavadas; margem superior interna do mero com dois espinhos distais mais longos e curvados do que outros; superfície externa superior do carpo com espinhos longos e dentes espinhosos, um forte espinho no ângulo interno; espinhos, dentes espinhosos e grânulos em toda a superfície externa da palma do quelípodo menor; espinhos mais longos na margem superior, espinhos menores, dentes e grânulos na margem inferior; quelípodo maior com espinhos, dentes espinhosos e grânulos em cerca de 1/2 ou menos da superfície externa da palma; dedos e dentes largos; pernas ambulatórias com cerdas rígidas; margem superior do mero lisa ou com dentículos; margem superior do carpo com espinhos; margem superior do própodo com 1-3 espinhos; dáctilo liso. Gonópodo (pleópodo 1) longo, com a extremidade distal curvada (forma de gancho), abertura distal estreita, presença de cerdas nas margens ventral e dorsal na porção distal, cerdas maiores e mais largas na margem interna distal.

**Distribuição**.—Atlântico ocidental – Golfo do México (Flórida) até Sul do Brasil (Santa Catarina).

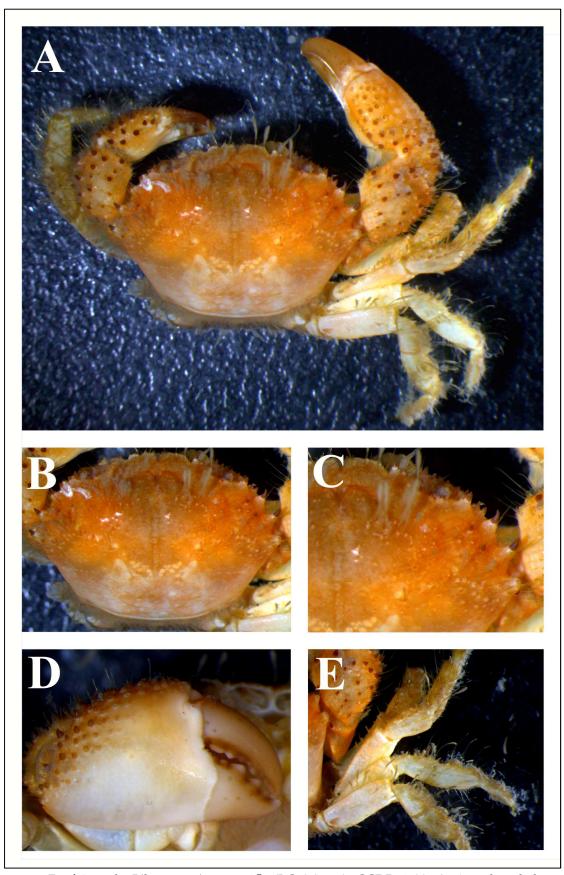
Material examinado.—Síntipo.—ESTADOS UNIDOS: Flórida: Tortugas, col. não informado, id. A. Milne-Edwards, 2♂ de *P. vinaceus*, MCZ 3049. Material adicional.—ESTADOS UNIDOS: Texas: Ilha S. Padre, CSN-4432, 01 de Dezembro de 1998, col. D. L. Felder, id. D. L. Felder, 1♀ e 1♂ (identificados como *P. dasypodus*), ULLZ 4432. BELIZE: Stann Creek: Carrie Bow Cay & Vicinity, CSN-10824, 01 de Outubro de 2002, col. Cole *et al.*, id. B. P. Thoma, 1♂ (identificado como *P. dasypodus*), ULLZ 10826; CSN-10824, 01 de Outubro de 2002, col. Cole *et al.*, id. B. P. Thoma, 1♀ov. (identificado como *P. dasypodus*), ULLZ 10828; Twin Cays, CSN-16542, 24 de Abril de 2015, col. Felder *et al.*, id. Felder *et al.*, 1♀ e 1♂ (identificados como *P. dasypodus*), ULLZ 16547. MARTINICA: data não informada, col. Mr. Fisher, id. não informado, 1♂, MNHN-IU-4322 (=MNHN-B4322). PANAMÁ: Bocas del Toro: CSN-17033, 10 de Agosto de 2011, col. Taxonomy class, id. D. L. Felder, 1♀ov. (identificado

como *P. dasypodus*), ULLZ 17033. BRASIL: **Piauí**: Praia do Coqueiro, data não informada, col. não informado, id. L. E. A. Bezerra, 1♀ov. (identificado como *P. dasypodus*), MZUSP 33213. **Ceará**: Caucáia, Praia do Pacheco, 12 de Fevereiro de 2013, col. Mantelatto *et al.*, 2♀, 1♀ov. e 1♂ (identificados como *P. dasypodus*), CCDB 5383. **Espírito Santo**: SUPEL, 09 de Abril de 1993, 1♂ (identificado como *P. dasypodus*), MZUSP 32326. **Rio de Janeiro**: Macaé, REVIZEE Benthos, 11 de Abril de 2002, col. N. O. Astro Garoupe, id. C. Rodrigues, 1♀ (identificado como *P. dasypodus*), MNRJ 17249. **São Paul:** Ubatuba, Praia do Itaguá, 17 de Outubro de 2012, col. Curso Bauer, id. T. Magalhães, 1♀ov. (identificado como *P. dasypodus*), CCDB 5382; Praia do Itaguá, 15 de Setembro de 2008, col. F. L. Mantelatto & L. M. Pardo, id. T. Magalhães, 1♀ (identificado como *P. spinosissimus*), CCDB 4598. **Santa Catarina**: Ilha do Arvoredo, Setembro de 2008, col. C. Pascelli, id. H. S. Karam, 1♀ (identificado como *P. spinosissimus*), MZUSP 29873. Florianópolis, 20 de Março de 1998, col. A. R. Magalhães, id. G. A. S. Melo, 1♂ (identificado como *P. dasypodus*), MZUSP 12570.

**Observações.**—*Pilumnus vinaceus* foi previamente considerado um sinônimo de a *P. dasypodus* por Rathbun (1987). No entanto, com base em nossas análises moleculares de espécimes previamente identificados como *P. dasypodus*, foi possível verificar a presença de dois clados bastante distintos. A partir da análise de ambas as descrições originais e da morfologia dos adultos, verificamos a presença de caracteres que permitiram a separação das duas espécies, como presença de granulações na região hepática e uma linha de grânulos na base do último espinho anterolateral em direção à região gástrica na espécie *P. vinaceus* e ausência dessas características em *P. dasypodus*, espécie que apresenta uma superfície mais lisa do que a anterior. Assim como inserido nas observações de *P. dasypodus*, as duas espécies são muito semelhantes, sendo possível distingui-las a partir de machos e fêmeas na fase adulta. Indivíduos juvenis, por sua vez, são praticamente idênticos.



**Figura 40.** Espécime de *Pilumnus vinaceus*, 1♂, (LC 9.9mm), MNHN-IU-2000-4322 (= MNHN-B4322). A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolaterais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



**Figura 41.** Espécime de *Pilumnus vinaceus*, , (LC 9.9mm), CCDB 4598. A-vista dorsal do corpo inteiro do animal. B-vista dorsal da carapaça. C-vista dorsal, detalhe dos espinhos anterolateriais e da órbita superior. D-vista ventral, detalhe quelípodo maior. E-vista dorsal, detalhe pernas ambulatórias.



REFERÊNCIAS

- Abele, L.G. 1971. Scanning electron photomicrographs of brachyuran gonopods 1. **Crustaceana**, 21(2): 218-219.
- Abele, L.G. & W. Kim. 1986. **An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida**. Vol. 8. State of Florida, Department of Environmental Regulation. 760pp.
- Aguirre-Aguirre, A.; Manrique-Rodríguez, N. & N. Cruz-Castaño. 2006. First record of *Pilumnus pannosus* Rathbun (Decapoda: Brachyura: Pilumnidae) from the Colombian Caribbean. **Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR**, 35(1): 255-258.
- Ahyong, S.T.; Lai, J.C.Y.; Sharkey, D.; Colgan, D.J. & P.K.L. Ng. 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.
- Almeida, A.O.D. & P.A. Coelho. 2008. Estuarine and marine brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Bahia, Brazil: checklist and zoogeographical considerations. Latin American Journal of Aquatic Research, 36(2): 183-222.
- Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.P.; Cobo, V.J.; Lima, D.J.M. & A. Fransozo. 2012. Checklist of the brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) in the rocky subtidal of Vitória Archipelago, southeast coast of Brazil. **Check List**, 8(5): 940-950.
- Baldinger, A.J. 1999. The crustacean collection at the Museum of Comparative Zoology, Harvard University. Crustaceans and the Biodiversity Crisis: Proceedings of the 4th International Crustacean Congress, 45-59.
- Balss, H. 1957. Decapoda. VIII. Systematik, pp. 1505-1672. *In*: Bronns, H.G. (Ed.), **Klassen und Ordnungen des Tierreichs**. Funfter Band, 1. Abteilung 7, Buch 12. Winter, Leipzig and Heidelberg.'
- Barreto, A.; Coelho, P.A.; Ramos-Porto, M. & M.F.A. Torres. 1991. Distribuição batimétrica dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) na plataforma continental do Norte e Nordeste do Brasil. **Tropical Oceanography**, 22(1): 291-297.
- Barros, M.P. & F.R. Pimentel. 2001. A Fauna de Decapoda (Crustacea) do Estado do Pará, Brasil: lista preliminar de espécies. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, 17(1): 15-41.
- Bertini, G.; Teixeira, G.M.; Fransozo, V. & A. Fransozo. 2010. Reproductive period and size at the onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona*

- *mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast. **Invertebrate Reproduction and Development**, 54(1): 7-17.
- Bezerra, L.E. & P.A. Coelho. 2006. Crustáceos decápodos associados a esponjas no litoral do Estado do Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 23(3): 699-702.
- Boos, H.; Buckup, G.B.; Buckup, L.; Araujo, P.B.; Magalhães, C.; Almerão, M.P.; Santos, R.A. & F.L. Mantelatto. 2012. Checklist of the Crustacea from the state of Santa Catarina, Brazil. **Check List**, 8(6): 1020-1046.
- Bracken-Grissom, H.D.; Ahyong, S.T.; Wilkinson, R.D.; Feldmann, R.M.; Schweitzer, C.E.; Breinholt, J.W.; Bendall, M.; Palero, F.; Chan, T.Y.; Felder, D.L.; Robles, R.; Chu, K.H.; Tsang, L.M.; Kim, D.; Mantin, J.W. & K.A. Crandall. 2014. The Emergence of Lobsters: Phylogenetic Relationships, Morphological Evolution and Divergence Time Comparisons of an Ancient Group (Decapoda: Achelata, Astacidea, Glypheidea, Polychelida). **Systematics Biology**, 63(4): 457-479.
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2002. Shallow-water benthic decapod crustaceans of Chankanaab Park, Cozumel Island, Mexico, pp. 197-204. *In* **Modern Approaches to the Study of Crustacea**. Springer, US.
- Buhay, J.E. & K.A. Crandall. 2008. Taxonomic revision of cave crayfish in the genus *Orconectes*, subgenus *Orconectes* (Decapoda: Cambaridae) along the Cumberland Plateau, including a description of a new species *Orconectes barri*. **Journal of Crustacean Biology**, 28(1): 57-67.
- Coelho, P.A. & M. Ramos-Porto. 1980. Crustáceos decápodos da costa do Maranhão, Brasil. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, 29(2): 135-138.
- Coelho, P.A.; Almeida, A.O. & L.E.A., Bezerra. 2008. Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northern and northeastern Brazil. **Zootaxa**, 1956: 1-58.
- Collins, R.A.; Boykin, L.M.; Cruickshank, R.H. & K.F. Armstrong. 2012. Barcoding's next top model: an evaluation of nucleotide substitution models for specimen identification. **Methods in Ecology and Evolution**, 3: 457-465.
- Corredor, L.; Criales, M.M.; Palacio, J.; Sánchez, H. & B. Werding. 1979. Decápodos colectados en las Islas del Rosario, pp. 31-34. *In*: **Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín**, (Vol. 11).
- Costa, F.O.; deWaard, J.R.; Boutillier, J.; Ratnasingham, S.; Dooh, R.T.; Hajibabaei, M. & P.D. Hebert. 2007. Biological identifications through DNA barcodes: the case of

- the Crustacea. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64(2): 272-295.
- Coues, E. 1871. Notes on the Natural History of Fort Macon, NC, and Vicinity. (No. 2). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 120-148.
- Crandall, A.C. & J.F. Fitzpatrick. 1996. Crayfish molecular systematics: using a combination of procedures to estimate phylogeny. **Systematic Biology**, 45: 1-26.
- Desbonne, I. 1867. *Pilumnus caribaeus*, pp. 32-33 *In*: Desbonne, I. & A. Schramm (eds) Crustadés de la Guadeloupe d'apres un manuscrit du Docteur Isis Desbonne comparé avec les echantillons de Crustacés de sa collection et les demières publications de M. M. Henri de Saussure et William Stimpson. Ière partie, Brachyures. Basse-Terre, Imprimerie du gouvernement.
- Felder, D.L. 1973. An annotated key to crabs and lobsters (Decapoda, Reptantia) from coastal waters of the northwestern Gulf of Mexico. Louisiana State University. Center for Wetland Resources. Baton Rouge: Louisiana State University. 103pp.
- Felder, D.L.; Álvarez, F.; Goy J.W. & R. Lemaitre. 2009. Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with comments on the Amphionidacea, pp. 1019-1104. *In*: Felder, D.L. & D.K. Camp (Eds.). **Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota.** Vol. 1, Biodiversity. Corpus Christi: Texas A and M University Press.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution**, 39: 783-791.
- Feng, Y.; Li, Q.; Kong, L. & X. Zheng. 2011. DNA barcoding and phylogenetic analysis of *Pectinidae* (Mollusca: Bivalvia) based on mitochondrial COI and 16S rRNA genes. **Molecular Biology Reports**, 38(1): 291-299.
- García, Y.L.D. & A.J. Capote. 2015. List of marine crabs (Decapoda: Anomura and Brachyura) of shallow littoral of Santiago de Cuba, Cuba. Check List, 11(2): 1-22.
- Garth, J.S. 1978. Marine biological investigations in the Bahamas. 19. Decapoda Brachyura. **Sarsia**, 63(4): 317-333.
- Glaessner, M.F. 1969. Decapoda. Treatiseon Invertebrate Palaeontology, pp. 399-533, 626-628. *In*: Moore, R.C. (ed.). **Arthropoda 4.** Part R. Vol. 2. Lawrence, Kansas: The University of Kansas Press and The Geological Society of America.

- Guinot, D. 1979. Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Nouvelle Série. Série A, Zoologie**, 112: 3-354.
- Guinot, D.; Tavares, M. & P. Castro. 2013. Significance of the sexual openings and supplementary structures on the phylogeny of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura), with new nomina for higher-ranked podotreme taxa. **Zootaxa**, 3665(1): 1-414.
- Hall, T. 2005. **BioEdit v.7.0.5. Biological sequence alignment editor for windows**. Ibis Therapeutics a division of Isis pharmaceuticals http://www.mbio.nesu.edu/bioefit.html.
- Hall, B.G. 2011. Phylogenetic trees made easy: A how-to manual. 4rd edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachussets, USA, 233pp.
- Hebert, P.D.N.; Stoeckle, M.Y.; Zemlak, T.S. & C.M. Francis. 2004. Identification of birds through DNA barcodes. **PLoS Biology**, 2: e312.
- Heck, K.L. 1977. Comparative species richness, composition, and abundance of invertebrates in Caribbean seagrass (*Thalassia testudinum*) meadows (Panama). **Marine Biology**, 41(4): 335-348.
- Hendrickx, M.E. 1998. Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico mexicano. México. 274pp.
- Hernández-Ávila, I.; Tagliafico, A.; Rago, N. & J. Marcano. 2012. Composition of decapod crustacean assemblages in beds of *Pinctada imbricata* and *Arca zebra* (Mollusca: Bivalvia) in Cubagua Island, Venezuela: Effect of bed density. **Scientia Marina**, 76(4): 705-712.
- Holthuis, LB. 1959. The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). **Zoologischer Verhandelingen**, 44(1): 1-296.
- Keith, D.E. 1985. Shallow-water and terrestrial brachyuran crabs of Roatan and the Swan Islands, Honduras. **Sarsia**, 70(4): 251-278.
- Kerr, K.C.R.; Birks, S.M.; Kalyakin, M.V.; Red'kin, Y.A.; Koblik, E.A. & P.D. Hebert. 2009. Filling the gap COI barcode resolution in eastern Palearctic birds. **Frontiers in Zoology**, 6(1): 29-42.
- Kingsley, J.S. 1878-1879. List of Decapod Crustacea of the Atlantic Coast, whose range embraces Fort Macon. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 30: 316-330.

- Komai, T. & H. Motoh. 2012. The identity of *Pilumnus dofleini* Balss, 1933 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pilumnidae), with descriptions of three new species from the Western Pacific. **Zootaxa**, 3305(1): 1-27.
- Kossmann, R. 1877. III. Malacostraca (1. Theil: Brachyura), pp. 1-66. *In*: Kossmann, R. (ed.) Zoologische Ergebnisse einer im Auftrage der Königlichen Academie der Wissenschaften zu Berlin ausgeführten Reise in die Küstengebiete des Roten Meeres. Vol. 1. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- Kuhlmann, M.L.; Walker, I.I. & E. Roger. 1999. Geographic variation in size structure and size at maturity in the crab *Pilumnus sayi* (Crustacea: Decapoda: Xanthidae) in the northern Gulf of Mexico. **Bulletin of Marine Science**, 64(3), 535-541.
- Lai, J.C.Y.; Mendoza, J.C.E.; Guinot, D.; Clark, P.F. & P.K.L. Ng. 2011. Xanthidae Macleay, 1838 (Decapoda: Brachyura: Xanthoidea) systematics: a multigene approach with support from adult and zoeal morphology, **Zoologischer Anzeiger**, 250: 407-448.
- Leach, W.E. 1815. The zoological miscellany; being descriptions of new, or interesting animals. Vol. 2. Covent Garden and London: E. Nodder and Son. 154pp.
- Lefébure, T.; Douady, C.J.; Gouy, M. & J. Gibert. 2006. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: Proposal of a molecular threshold to help species delimitation. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 40(2): 435-447.
- Leija-Tristán A., Contreras-Arquieta, A.; García-Garza, M.E.; Contreras-Balderas, A.J.; Lozano-Vilano, M.L.; Contreras-Balderas, S.; García-Ramírez, M.E.; Ortiz-Rosales, J.; Segovia-Salinas, F.; Jiménez-Guzmán, F.; Lazcano-Villarreal, D.; De León-González, J.A.; Martínez-Lozano, S.; Rodríguez-Almaraz, G.A.; Guzmán, M.A.; González De La Rosa, M.C.; García-Salas, J.A.; Guajardo-Martínez, G.; González-Rojas, J.I. & A Guzmán-Velazco. 2000. Taxonomic, bioecological and biogeographic aspects of selected biota of the Laguna Madre, Tamaulipas, Mexico, pp. 399-435. *In*: Munawar, M., Lawrence, S.G.; Munawar I.F. & D.F. Malley (eds). Aquatic ecosistems of Mexico. Ecovision World Monograph Series, Blackhuys Publishers, Leiden.
- Lemaitre, R. 1981. Shallow-water crabs (Decapoda, Brachyura) collected in the southern Caribbean near Cartagena, Colombia. **Bulletin of Marine Science**, 31(2): 234-266.
- Linnaeus, C. 1761. Fauna Suecica sistens Animalia Sueciae Regni: Mammalia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes. Distributa per Classes, Ordines,

- Genera, Species, cum Differentiis Specierum, Synonymis Auctorum, Nominibus Incolarum, Locis Natalium, Descriptionibus Insectorum. Stockholmiae. 578pp.
- Magalhães, C.; Lara, L.R. & I.S. Wehrtmann. 2010. A new species of freshwater crab of the genus *Allacanthos* Smalley, 1964 (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae) from southern Costa Rica, Central America. **Zootaxa**, 2604(1): 52-60.
- Magalhães, T.; Robles, R.; Felder, D.L. & F.L. Mantelatto. 2016. Integrative taxonomic study of the purse crab genus *Persephona* Leach, 1817 (Brachyura: Leucosiidae): combining morphology and molecular data. **PLoS One**, 11(4): e0152627.
- Manning, R.B. & L.B. Holthuis. 1981. West African brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda). **Smithsonian Contributions to Zoology.** 379pp.
- Manning, R.B. & K.J. Reed. 2006. Decapod crustaceans deposited in the Zoological Museum of Copenhagen by William Stimpson in 1859. **Raffles Bulletin of Zoology**, 54(2): 283-293.
- Mantelatto, F.L. & A. Fransozo. 2000. Brachyuran community in Ubatuba Bay, Northern Coast of São Paulo State, Brazil. **Journal of Shellfish Research**, 19(2): 701-709.
- Mantelatto, F.L.; Robles, R.; Biagi, R. & D.L. Felder. 2006. Molecular analysis of the taxonomic and distributional status based for the hermit crab genera *Loxopagurus* Forest, 1964, and *Isocheles* Stimpson, 1858 (Decapoda, Anomura, Diogenidae). **Zoosystema**, 28(2): 495-506.
- Mantelatto, F.L.; Pardo, L.M.; Pileggi, L.G. & D.L. Felder. 2009. Taxonomic reexamination of the hermit crab species *Pagurus forceps* and *Pagurus comptus* (Decapoda: Paguridae) by molecular analysis. **Zootaxa**, 2133: 20-32.
- Mantelatto, F.L.; Bernardo, C.H.; Silva, T.E.; Bernardes, V.P.; Cobo, V.J. & A. Fransozo. 2016. Composição e distribuição de crustáceos decápodes associados à pesca do camarão-sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) no litoral norte do estado de São Paulo. **Boletim do Instituto de Pesca**, 42(2): 309-326.
- Marochi, M.Z. & S. Masunari. 2011. The Eriphiidae, Menippidae, Panopeidae and Pilumnidae crabs (Crustacea: Brachyura) from shallow waters of the Paraná State coast, Brazil, with pictorial identification key for species. **Biota Neotropica**, 11(3): 21-33.
- Melo, G.A.S., 1996. Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do litoral brasileiro. Editora Plêiade, São Paulo, Brasil. 603pp.

- Melo, G.A.S. 2008. The Brachyura (Decapoda) of Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, Brazil. **Nauplius**, 16(1): 1-22.
- Miers, E.J. 1886. Report on the Brachyura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *In*: Murray, J. (ed.) Zoology. **Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger During the Years 1873–76 Under the Command of Captain George S. Nares, R.N., F.R.S. and the Late Captain Frank Tourle Thomson, R.N. Wyville Thomson, C. and J. Murray (series eds.). Vol. 17. Edinburgh: Neill and Company. 362pp.**
- Miller, M.A.; Pfeiffer, W. & T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, 1-8.
- Milne-Edwards, H. 1834-1840. **Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux**. Librairie Encyclopédique de Roret. Vol. 1-3. Paris: Roret. (1)468pp, (2)532pp, (3)638pp.
- Milne-Edwards, A. 1880. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, 1877, '78, '79, by the United States Coast Survey Steamer "Blake," Lieut.-Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., and Commander J.R. Bartlett, U.S.N., commanding. VIII. Études préliminaires sur les crustacés. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College**, 8(1): 1-68.
- Milne-Edwards, A. & E.L. Bouvier. 1923. XLVII: Les Porcellanides et des Brachyures. Reports on the results of dredging. Under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), in the Caribbean Sea (1878–79), and along the Atlantic coast of the United States (1880), by the US Coast Survey steamer "Blake." Lieut.-Com. CD Sigsbee, USN, and Commander JR Bartlett, USN, commanding. Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, 47(4): 289-395.
- Morgado, E.H. & M.O. Tanaka. 2001. The macrofauna associated with the bryozoan *Schizoporella unicornis* in southeastern Brazil. **Scientia Marina**, 65(3): 173-181.
- Moritz, C.; Dowling, T.E. & W.M Brown. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 18: 269-92.
- Mouton, E.D. & D.L. Felder. 1995. Reproduction of the Fiddler Crabs *Uca Iongisignalis* and *Uca spinicarpa* in a Gulf of Mexico Salt Marsh. **Estuaries**, 18(3): 469-481.

- Munasinghe, D.H.N.; Murphy, N.P. & C.M. Austin. 2003. Utility of mitochondrial DNA sequences from four gene regions for systematic studies of Australian freshwater crayfish of the genus *Cherax* (Decapoda: Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, 23(2): 402-417.
- Negri, M.; Pileggi, L.A.G. & F.L. Mantelatto. 2012. Molecular barcode and morphological analyses reveal the taxonomic and biogeographical status of the striped-legged hermit crab species *Clibanarius sclopetarius* (Herbst, 1796) and *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda:Diogenidae). **Invertebrate Systematics**, 26(6): 561-571.
- Negri, M.; Lemaitre, R. & F.L. Mantelatto. 2014. Molecular and morphological resurrection of *Clibanarius Symmetricus* (Randall, 1840), a cryptic species hiding under the name for the "Thinstripe" hermit crab *C. vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). **Journal of Crustacean Biology**, 34(6): 848-861.
- Nei, M. & S. Kumar. 2000. **Molecular Evolution and Phylogenetics**. New York: Oxford University Press. 333pp.
- Neigel, J.E. 2009. Populations genetics and Biogeographic of the Gulf of Mexico, pp. 1353–1369. *In.* **Gulf of Mexico. Origin, waters and biota**. Felder, D.L. & D.K. Camp. (eds). Texas A&M Press.
- Ng, P.K.L. 2000. The Indo-Pacific Pilumnidae XIII. On a New Species, *Pilumnus acanthosoma* (Crustacea: Decapoda: Brachyura), from Taiwan and the South China Sea, with Notes on *P. dofleini* BaIss, 1933. **Zoological Studies**, 39(4): 301-306.
- Ng, P.; Guinot, D. & P. Davie. 2008. Systema Brachyororum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. **The Raffles Bulletin of Zoology, Supplement**, 17(1): 1-286.
- Nobili, G. 1901. Decapodi raccolti dal Dr. Filipo Silvestri nell'America meridionale. Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino, 16(402): 1-16.
- Ocampo, E.H.; Robles, R.; Terossi, M.; Nuñez, J.D.; Cledón, M & F.L. Mantelatto. 2013. Phylogeny, phylogeography, and systematics of the American pea crab genus *Calyptraeotheres* Campos, 1990, inferred from molecular markers. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 169(1): 27-42.
- Oliveira, L.P. 1945. Classificação hidrobiológica das águas do Oceano Atlântico no litoral do Brasil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 42(1): 191-206.

- Oliveira, L. & L.M. Oshiro. 2006. Remarks about the *Pilumnus floridanus* Stimpson (Decapoda, Brachyura, Pilumnidae) occurrence in Rio de Janeiro coast, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 23(4): 1256-1257.
- Oliveira-Biener, U., Melzer, R.R. & M.A. Miller. 2010. *Pilumnus* Leach (Decapoda: Pilumnidae Samouelle) from Mediterranean and adjacent Atlantic waters: a COI analysis. **Invertebrate Systematics**, 24(2):182-193.
- Perez-Gelabert, D.E. 2008. Arthropods of Hispaniola (Dominican Republic and Haiti): A checklist and bibliography. **Zootaxa**, 1831: 1-530.
- 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(2): 194-208.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. **Molecular Biology and Evolution**, 25(7): 1253-1256.
- Poupin, J.; Ferry, R. & Y. Buske. 2015. Martinique 22-29 novembre. Rapport de mission BIOSPHERES/IRENAV Martinique 22-29 novembre. 6pp.
- Powers, L.W. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. **Contributions in Marine Science**, 20: 1-190.
- Quirós, J.; Dueñas, P. & N.H. Campos. 2012. Crustáceos decápodos asociados a ensamblajes macroalgales en el litoral rocoso de Córdoba, Caribe colombiano. **Revista MVZ Córdoba**, 17(1): 2834-2845.
- Rathbun, M.J. 1894. Descriptions of a new genus and four new species of crabs from the Antillean Region. **Proceedings of the United States National Museum**, 17(986): 83-86.
- Rathbun, M.J. 1896. Description of a new genus and four new species of crabs from the West Indies. **Proceedings of the United States National Museum**, 19(1104): 141-144.
- Rathbun, M.J. 1897. List of the decapod Crustacea of Jamaica. **Annals of the Institute of Jamaica**, 1(1): 1-46.
- Rathbun, M.J. 1898. The Brachyura collected by the U.S. Fish Commission steamer Albatross on the voyage from Norfolk, Virginia, to San Francisco, California, 1887-1888. Proceedings of the United States National Museum, 21(1162): 567-616.

- Rathbun, M.J. 1900. The Decapod crustaceans of West Africa. **Proceedings of the United States National Museum**, 22(1199): 271-316.
- Rathbun, M.J. 1901. The Brachyura and Macrura of Porto Rico. **Bulletin of the United States Fish Commission**, 20(2): 1-127.
- Rathbun, M.J. 1924. Brachyuran crabs collected at Curaçao. Bijdragen tot de Kennis der Fauna van Curaçao. **Resultaten eener Reis van Dr. C.J. van der Horst in 1920**, 23: 13-21.
- Rathbun, M.J. 1930. The cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae, and Xanthidae. **Bulletin of the United States National Museum**, 152: 1-609.
- Robles, R.; Schubart, C.D.; Conde, J.; Carmona-Suárez, C.; Álvarez, F.; Villalobos, J. & D.L. Felder. 2007. Molecular phylogeny of the American *Callinectes* Stimpson, 1860 (Brachyura: Portunidae) based on two partial mitochondrial genes. **Marine Biology**, 150(6): 1265-1274.
- Rodriguez, G. 1993. From Oviedo to Rathbun: The development of brachyuran crab taxonomy in the Neotropics (1535-1937). History of carcinology. **Crustacean issues**, (8): 41-73.
- Russo, C.A.M.; Miyaki, C.Y. & S.L. Pereira. 2001. Reconstrução Filogenética: Métodos Geométricos, pp 108-116. *In*: Matioli, S.R. (Ed). **Biologia Molecular e Evolução**. Holos Editora.
- Samouelle, G. 1819. The entomologist's useful compendium; or an introduction to the knowledge of British insects, comprising the best means of obtaining and preserving them, and a description of the apparatus generally used; together with the genera of Linné, and the modern method of arranging the classes Crustacea, Myriapoda, Spiders, Mites and Insects, from their affinities and structure, according to the views of Dr. Leach. Also an explanation of the terms used in entomology; a calendar of the times of appearance and usual situations of near 3,000 species of British insects; with instructions for collecting and fitting up objects for the microscope. London. 496pp.
- Sánchez, A.J. & A. Raz-Guzman. 1997. Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. **Journal of Crustacean Biology**, 17(4): 609-620.
- Sant'Anna, B.S.; Zangrande, C.M.; Reigada, A.L.D. & E. Severino-Rodrigues. 2006. Spatial distribution and shell utilization in three sympatric hermit crabs at non-

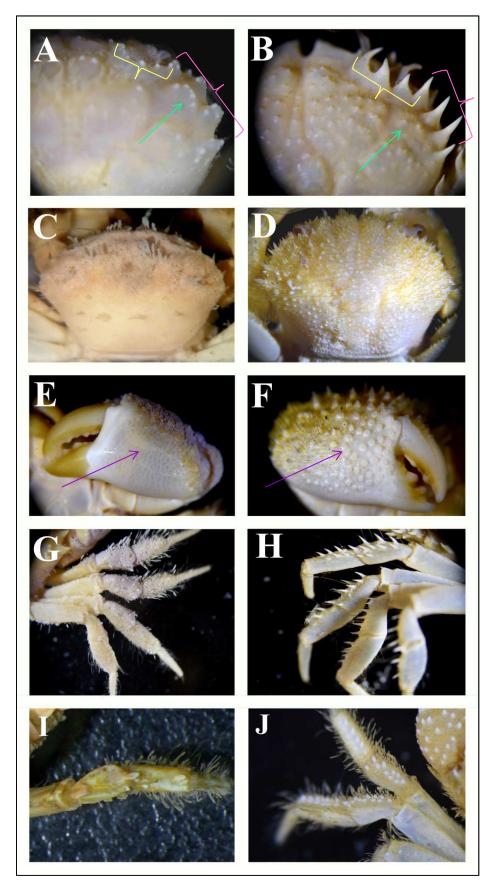
- consolidated sublittoral of estuarine-bay complex in São Vicente, São Paulo, Brazil. **Revista de Biología Marina y Oceanografía**, 41(2): 141-146.
- Say, T. 1818. An account of the Crustacea of the United States. **Journal of Academy of Natural Science Philadelphia**, 1: 445-458.
- Schubart, C.D. & 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. & B.E. Aichinger. 2014. Determination of evolutionary units in European representatives of the crab genus *Pilumnus*. Central European Journal of Biology, 9(1): 104-113.
- Schubart, C.D.; Neigel, J.E. & D.L. Felder. 2000a. Molecular Phylogeny of mud crabs (Brachyura: Panopeidae) from the northwestern Atlantic and the role of morphological stasis and convergence. **Marine Biology**, 137(1): 11-18.
- Schubart, C.D.; Neigel, J.E. & D.L. Felder. 2000b. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. **Crustacean Issues**, 12: 817-830.
- Schubart, C.D.; Cuesta, J.A. & D.L. Felder. 2002. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. **Journal Crustacean Biology**, 22: 28-44.
- Silva, J.M.; Santos, A.; Cunha, M.R.; Costa, F.O.; Creer, S. & G.R. Carvalho. 2012. Investigating the molecular systematic relationships amongst selected *Plesionika* (Decapoda: Pandalidae) from the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea. **Marine Ecology**, 34(2): 157-170.
- Spivak, E.D. & A. Rodríguez. 2002. *Pilumnus reticulatus* Stimpson, 1860 (Decapoda: Brachyura: Pilumnidae): a reappraisal of larval characters from laboratory reared material. **Scientia Marina**, 66(1), 5-19.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: A tool for phylogenetic analysis and postanalysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, 30(9): 1312-1313.
- Staton, J.L. & D.L. Felder. 1995. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callichirus* (Crustacea: Decapoda: Thalassinoidea) in the western Atlantic and Gulf of Mexico. **Bulletin of Marina Science**, 56(2): 523-536.
- Števčić, Z. 2005. The reclassification of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Natura Croatica**, 14(1): 1-159.

- Stimpson, W. 1860. Notes on North American Crustacea, in the Museum of the Smithsonian Institution, No. II. **Annals of the Lyceum of Natural History of New York**, 7(1): 177-246.
- Stimpson, W. 1871. Notes on North American Crustacea in the Museum of the Smithsonian Institution. No. III. **Annals of the Lyceum of Natural History of New York**, 10(6): 92-136.
- Tabb, D.C. & R.B. Manning. 1961. A checklist of the flora and fauna of northern Florida Bay and adjacent brackish waters of the Florida mainland collected during the period July, 1957 through September, 1960. **Bulletin of Marine Science**, 11(1): 552-649.
- Takeda, M. & S. Miyake. 1968. Pilumnid crabs of the family Xanthidae from the West Pacific. I. Tweenty three species of the genus *Pilumnus* with description of four new especies. **OHMU**, **Occasional Papers of Zoological Laboratory**, **Faculty of Agriculture**, **Kyushu University**, 1(1): 1-60.
- Takeda, M. & T. Okutani. 1983. Crustaceans and Mollusks Trawled Off Suriname and French Guiana. Tokyo: Japan Marine Fishery Resource Research Center. 185pp.
- Tamura, K.; Peterson, D.; Peterson, N.; Stecher, G.; Nei, M. & S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. **Molecular Biology and Evolution**, 28(10): 2731-2739.
- Terossi, M. & F.L. Mantelatto. 2012. Morphological and genetic variability in *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1842 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Brazil and Caribbean Sea. **Crustaceana**, 85(6): 685-712.
- Terossi, M.; De Grave, S. & F.L. Mantelatto. 2017. Global biogeography, cryptic species and systematic issues in the shrimp genus *Hippolyte* Leach, 1814 (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) by multimarker analyses. **Scientific Reports**, 2045-2322.
- Thoma, B.P.; Guinot, D. & D.L. Felder. 2013. Evolutionary relationships among American mud crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Xanthoidea) inferred from nuclear and mitochondrial markers, with comments on adult morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 170(1): 86-109.

- Thompson, J.D.; Higgins, D.G. & T.J. Gibson. 1994. Clustal W, improving position the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific, gap penalties and weight matrix choice. **Nucleic Acid Research**, 22(22): 4673-4680.
- Tsang, L.M.; Schubart, C.D.; Ahyong, S.T.; Lay, J.C.Y; Au, E.Y.C.; Chan, T.; Ng, P.K.L. & K.H. Chu. 2014. Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. **Molecular Biology and Evolution**, 31(5):1173-1187.
- Weber, L.I.; Hartnoll, R.G. & J.P. Thorpe. 2000. Genetic divergence and larval dispersal in two spider crabs (Crustacea: Decapoda). **Hydrobiology**, 144(1): 211-219.
- Williams, A.B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. **Fishery Bulletin**, 65(1): 1-298.
- Williams, A.B. 1984. Shrimps, Lobsters and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States. Smithsonian Institution Press, Washington, United States. 550pp.
- Winfield, I.; Cházaro-Olvera, S.; Horta-Puga, G.; Lozano-Aburto, M.A. & V. Arenas-Fuentes. 2010. Macrocrustáceos incrustantes en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: biodiversidad, abundancia y distribución. **Revista mexicana de biodiversidad**, 81: 165-175.



Chave ilustrada de identificação para as espécies de caranguejo do gênero *Pilumnus* do Atlântico ocidental.



**Figura 42**. Estruturas usadas na chave de identificação. A – margem anterolateral com dentes; B – margem anterolateral com espinhos; C – Superfície dorsal com pubescência; D – Superfície dorsal com cerdas rígidas; E – Quelípodo maior com menos de 2/3 da superfície externa da palma espinhosa; F - Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa da palma espinhosa; G - Pernas ambulatórias com grânulos; H – Pernas ambulatórias com espinhos; I – Perna ambulatória com espinhos achatados verticalmente; J – Pernas ambulatórias com fileira de espinhos achatados lateralmente, inseridos par a par. Chave cor de rosa indica margem anterolateral da carapaça; Chave amarela indica margem superorbital; Seta verde indica região superhepática; Seta roxa indica margem externa da palma do quelípodo maior.

A chave de identificação foi criada com base em espécimes adultos, macho e fêmeas, e com a retirada de parte da pubescência da superfície dorsal da carapaça.

1. Carapaça com pubescência e cerdas clavadas escondendo a	superfície dorsal2
1. Carapaça sem pubescência ou com pouco apenas na região	anterior não
escondendo a superfície dorsal; presença de cerdas rígidas e e	espaçadas
2. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa da	palma espinhosa ou
granulosa	3
2. Quelípodo maior com menos de 2/3 da superfície externa d	la palma espinhosa ou
granulosa	4
3. Superfície da carapaça, quelípodos e pernas com tubérculo	S
	P. gemmatus (Fig. 43)
3. Superfície da carapaça lisa, quelípodos e pernas com espinl	hos
	P. floridanus (Fig. 44)
4. Presença de dentes na margem anterolateral da carapaça	
4. Presença de espinhos na margem anterolateral da carapaça	7
5. Dentes anterolaterais dentiformes ou tuberculiformes	6
5. Dentes anterolaterais lobiformes	P. holosericus (Fig. 45)
6. Dentes truncados ou tubeculiformes com pedúnculo (cogu	meliformes)
P. reticulatus	s forma fragosa (Fig. 46)
6. Dentes planos achatados verticalmente <i>P. reticulatus</i> fe	orma tessellata (Fig. 47)
7. Pernas ambulatórias com tubérculos ou grânulos	8

7. Pernas ambulatórias com pares de espinhos ou dentes acha	tados lateralmente,
inseridos par a par	P. nudimanus (Fig. 48)
8. Superfície dorsal da carapaça com tubérculos achatados	P. pannosus (Fig. 49)
8. Superfície dorsal da carapaça lisa, com 2 grânulos superhep	oáticos
	P. lacteus (Fig. 50)
9. Quelípodo maior com mais de 2/3 da superfície externa da	palma espinhosa ou
granulosa	10
9. Quelípodo maior com menos de 2/3 da superfície externa d	a palma espinhosa ou
granulosa	18
10. Margem anterolateral da carapaça com 5 ou 6 espinhos	11
10. Margem anterolateral da carapaça com 3 ou 4 espinhos	13
11. Região superhepática lisa ou com grânulos	12
11. Região superhepática com espinhos ou dentes agudos	
	P. longleyi (Fig. 51)
12. Pernas ambulatórias completamente desarmadas	P. quoii (Fig. 52)
12. Pernas ambulatórias com presença de espinhos ao menos	no carpo
	P. caribaeus (Fig. 53)
13. Margem anterolateral da carapaça com 4 espinhos, incluin	do o orbital externo14
13. Margem anterolateral da carapaça com 3 espinhos, ângulo	orbital externo sem
espinho	P. marshi (Fig. 54)
14. Margem superorbital lisa, com grânulos ou dentículos	15
14. Margem superorbital com ao menos 1 espinho	16
15. Pernas ambulatórias completamente desarmadas	P. miersii (Fig. 55)
15. Pernas ambulatórias com presença de espinhos ao menos a	no carpo e
própodo	P. gracilipes (Fig. 56)
16. Região superhepática lisa ou com grânulos	17
16. Região superhepática com espinhos ou dentes agudos	
	P. sayi (Fig. 57)
17. Fronte convexa e com espinhos	P. diomedeae (Fig. 58)

17. Fronte oblíqua ou côncava	P. spinosissimus (Fig. 59)
18. Superfície dorsal da carapaça granulosa na região ante	erolateral, linha de grânulos
transversal na altura do último espinho anterolateral; mar	rgem distal da fronte
espinulosa ou com dentes	P. vinaceus (Fig. 60)
18. Superfície dorsal da carapaça lisa, ou com minúsculos	granulos; margem distal da
fronte lisa ou com pequenos dentículos	P. dasypodus (Fig. 61)

## Desenhos esquemáticos de 17 espécies de Pilumnus do Atlântico ocidental.

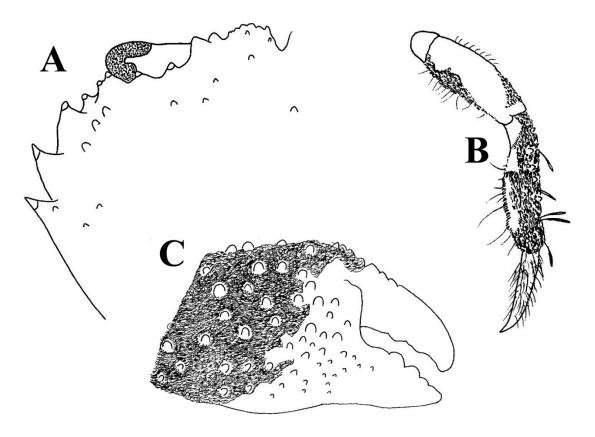


Figura 43. Pilumnus gemmatus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

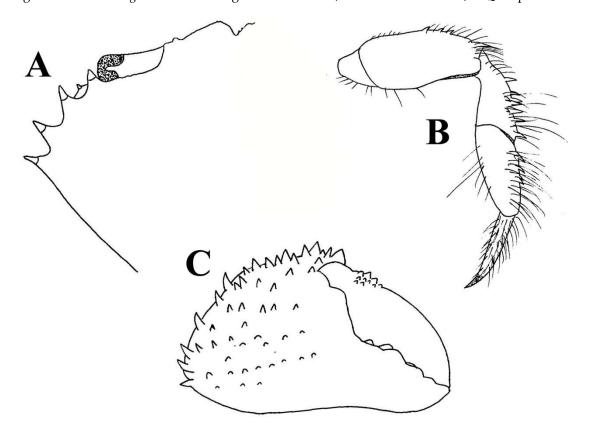


Figura 44. Pilumnus floridanus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

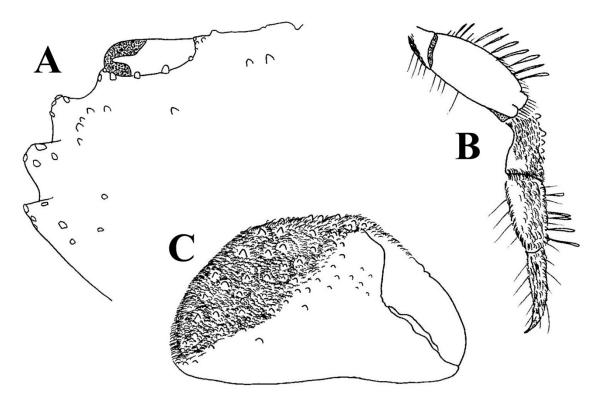


Figura 45. Pilumnus holosericus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

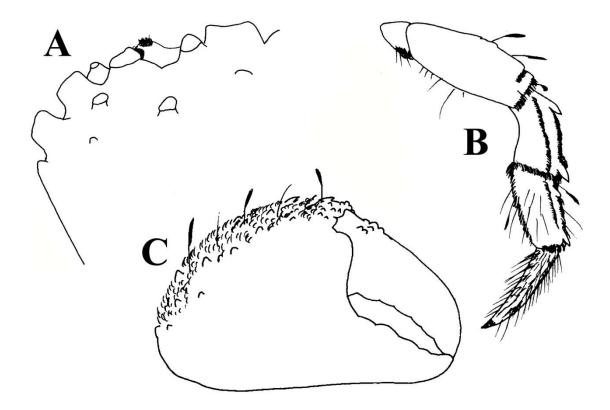


Figura 46. *Pilumnus reticulatus* forma fragosa. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

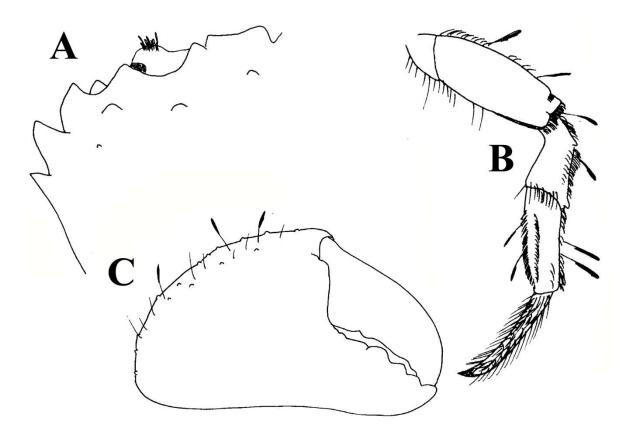


Figura 47. *Pilumnus reticulatus* forma tesselata. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

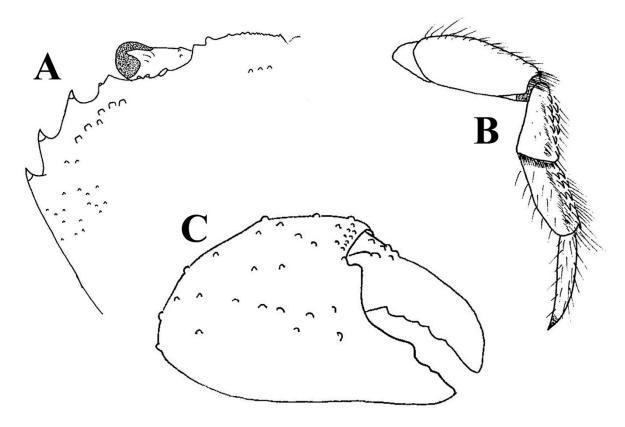


Figura 48. Pilumnus nudimanus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

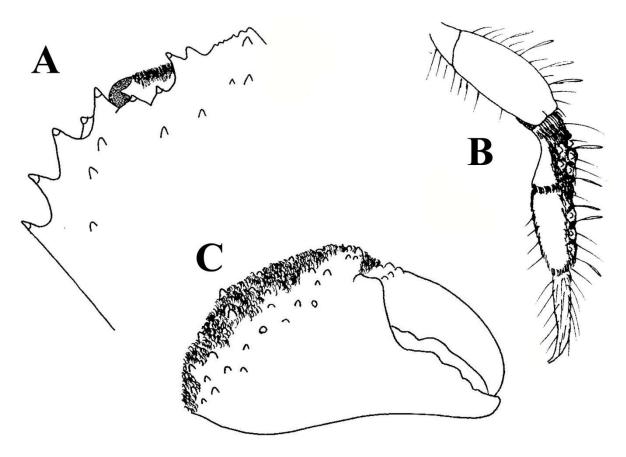


Figura 49. Pilumnus pannosus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

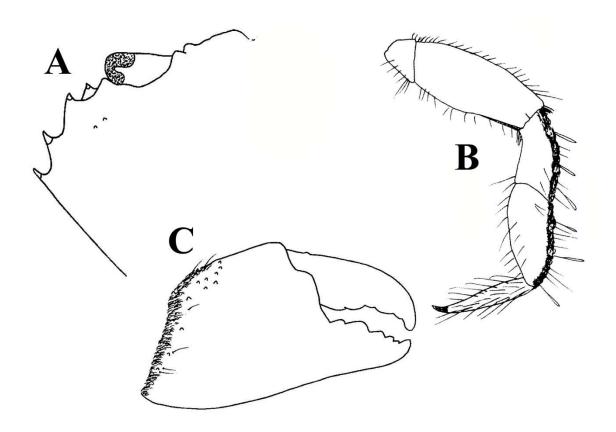


Figura 50. Pilumnus lacteus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

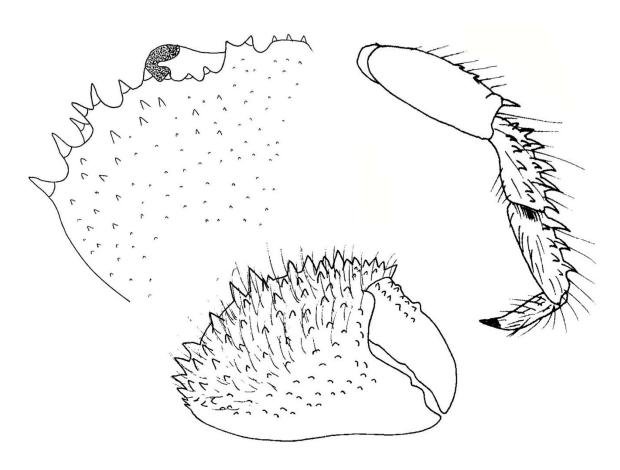


Figura 51. Pilumnus longleyi. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

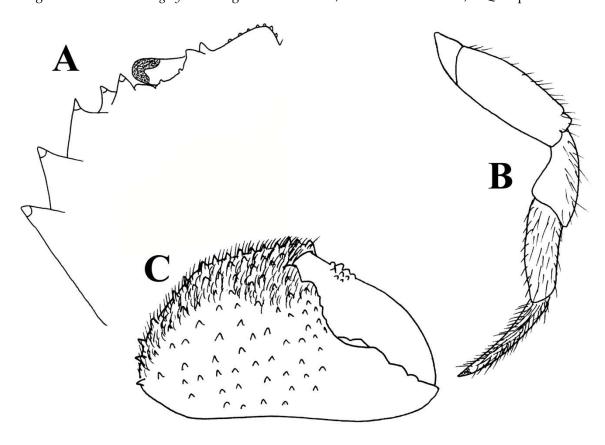


Figura 52. Pilumnus quoii. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

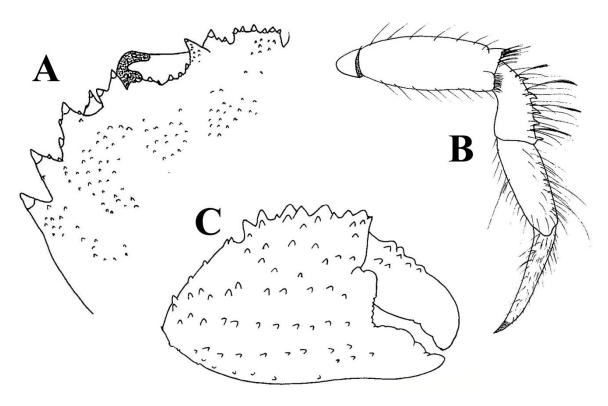


Figura 53. Pilumnus caribaeus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

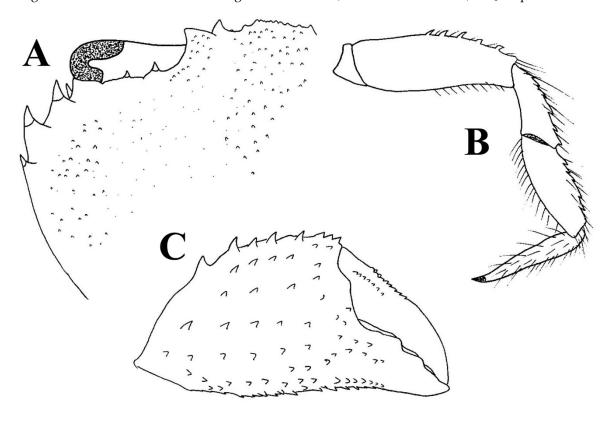


Figura 54. Pilumnus marshi. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

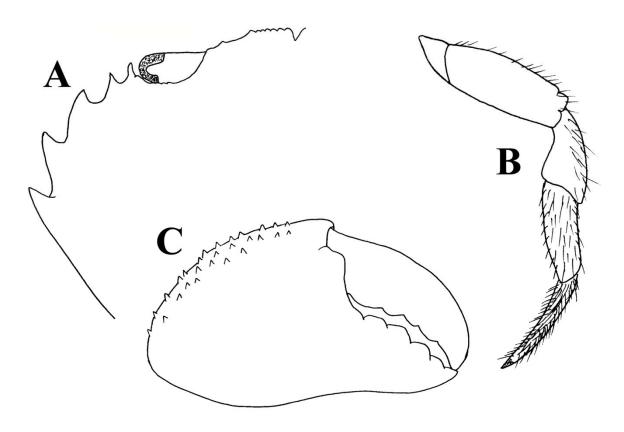


Figura 55. Pilumnus miersii. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

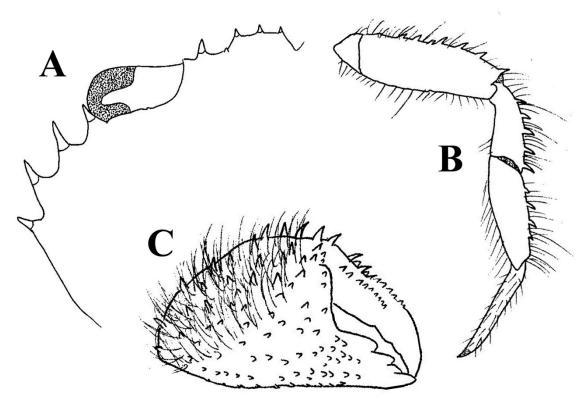


Figura 56. Pilumnus gracilipes. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

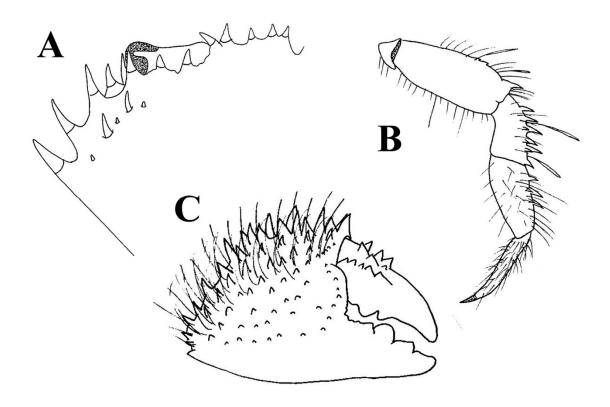


Figura 57. Pilumnus sayi. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

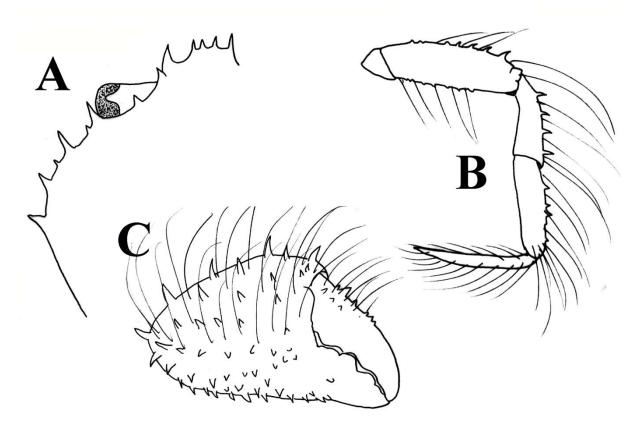


Figura 58. Pilumnus diomedeae. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

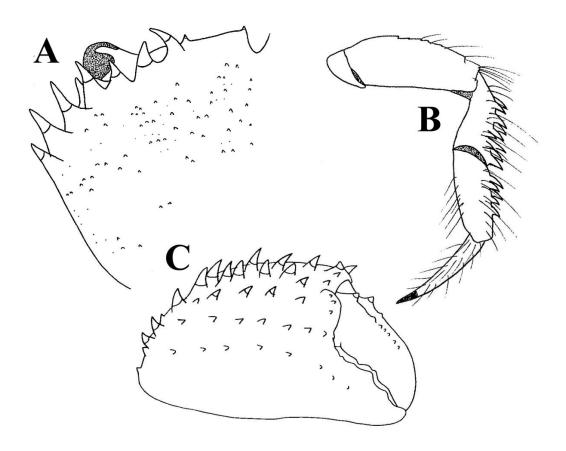


Figura 59. Pilumnus spinosissimus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

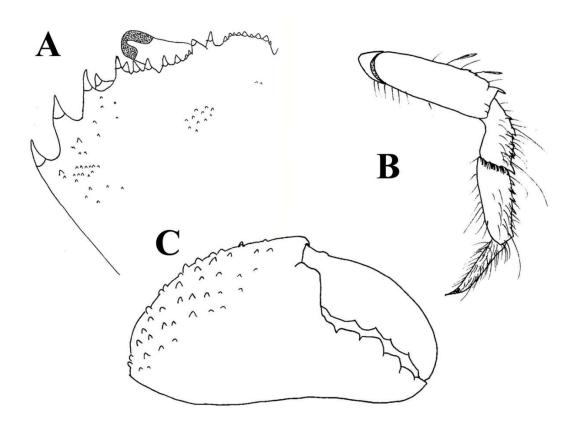


Figura 60. Pilumnus vinaceus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.

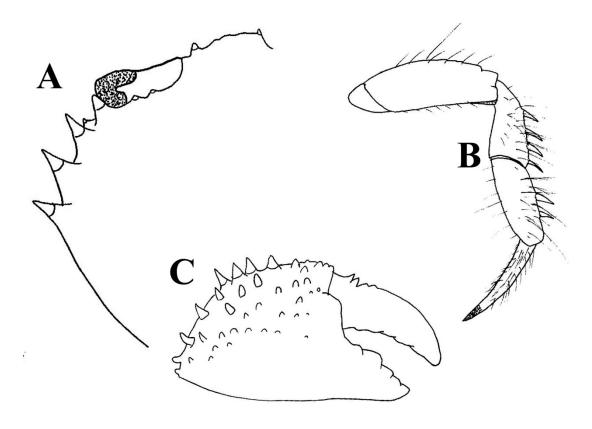


Figura 61. Pilumnus dasypodus. A-Margem anterolateral; B-Perna ambulatória; C-Quelípodo maior.



ANEXO

Tabela 3. Espécimes de caranguejos usados nas análises moleculares com respectivo local de coleta, número de catálogo de coleção e número de acesso do banco de dados genético (Genbank) para os genes COI e 16S. (CCDB – Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, FFCLRP, USP; CNCR – Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, UNAM; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; UF– University of Florida; ULLZ – University of Louisiana at Lafayette's Zoology Collection; USNM - United States National Museum - Smithsonian, Washington DC/USA); ZRC – Zoological Reference Collection, The Raffles Museum of Biodiversity, National University of Singapore. BRA – Brasil; COL – Colômbia; CRI – Costa Rica; EUA – Estados Unidos; HON – Honduras; MAR – Marrocos; MEX – México; PAN – Panamá; VNZ – Venezuela.

Espécie	Localidade	Nº de catálogo	Nº de acesso GenBank	
	Localidade	1. uc camiogo	COI	16S
Pilumnus aestuarii Nardo, 1869	Bulgária	-	HG328358	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Belize	ULLZ 11140	-	MF504045
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Guadalupe	MNHN-IU-2013-14497	MF504082	MF504043
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Panamá	ULLZ 13393	MF504087	MF504044
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Guiana Francesa	MNHN-IU-2014-9442	MF504088	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Guiana Francesa	MNHN-IU-2014-18494	MF504084	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Pernambuco, Brasil	UFPE 15331	MF504094	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Pernambuco, Brasil	UFPE 15329	MF504085	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	São Paulo, Brasil	CCDB 4595	MF504081	MF504074
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	São Paulo, Brasil	CCDB 5180	MF504093	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	São Paulo, Brasil	CCDB 3717	MF504080	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	São Paulo, Brasil	CCDB 3615	MF504090	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	São Paulo, Brasil	CCDB 3717	MF504083	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	São Paulo, Brasil	CCDB 3615	MF504089	MF504041
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	São Paulo, Brasil	CCDB 3615	MF504079	-
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Flórida, EUA	ULLZ 14342	MF504086	MF504042
Pilumnus caribaeus Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867	Ilhas Virgens Britânicas	ULLZ 4346	MF504102	-
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Panamá	CCDB 3550	MF504097	MF504047
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Flórida, EUA	ULLZ 17141	MF504095	-
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Flórida, EUA	AMNH 17848	MF504101	-
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Ilhas Virgens Britânicas	ULLZ 16263	MF504098	MF504046
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Belize	USNM 1277893	MF504096	-
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Guadalupe	MNHN-IU-2014-7412	MF504100	MF504048
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879	Bahia, Brasil	MZUSP 29171	MF504099	-
Pilumnus fernandezi Garth, 1973	Panamá	ULLZ 12000	MF504103	MF504049
Pilumnus floridanus Stimpson, 1871	Belize	ULLZ 12563	MF504105	MF504051
Pilumnus floridanus Stimpson, 1871	Golfo do México	ULLZ 14354	MF504106	-

Espécie	Localidade	Nº de catálogo	Nº de acesso GenBank	
			COI	16S
"Pilumnus floridanus" Stimpson, 1871	Golfo do México	ULLZ 7343	-	EU863403
Pilumnus floridanus Stimpson, 1871	México	ULLZ 7317	-	HM637980
Pilumnus floridanus Stimpson, 1871	Guiana Francesa	MNHN-IU-2013-2502	MF504108	-
Pilumnus floridanus Stimpson, 1871	São Paulo, Brasil	CCDB 5919	MF504104	MF504050
Pilumnus floridanus Stimpson, 1871	Rio de Janeiro, Brasil	MNRJ 17257	MF504107	-
Pilumnus gemmatus Stimpson, 1860	Guadalupe	MNHN-IU-2013-14558	MF504110	MF504052
Pilumnus gemmatus Stimpson, 1860	Panamá	ULLZ 13462	MF504109	MF504053
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	Mar do Norte	MT03177	KT209207	-
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	França	USNM 1277896	MF504111	MF504054
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	França	-	-	AM946023
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	Portugal	-	HG328360	-
Pilumnus holosericus Rathbun, 1898	Belize	ULLZ 9921	MF504114	-
Pilumnus holosericus Rathbun, 1898	Panamá	CCDB 3552	MF504112	-
Pilumnus holosericus Rathbun, 1898	Panamá	ULLZ 13578	MF504113	MF504055
Pilumnus lacteus Stimpson, 1871	Belize	ULLZ 15465	MF504115	MF504056
Pilumnus longicornis Hilgendorf, 1878	Persia	USNM 1277904	MF504116	-
Pilumnus longicornis Hilgendorf, 1878	-	-	-	KJ132612
Pilumnus longleyi Rathbun, 1930	Belize	ULLZ 11154	MF504117	MF504057
Pilumnus marshi Rathbun, 1901	Belize	ULLZ 17643	MF504118	MF504059
Pilumnus marshi Rathbun, 1901	Guadalupe	MNHN-IU-2014-7461	MF504119	MF504058
Pilumnus minutus De Haan, 1835	Coréia	USNM 1277854	MF504120	MF504060
Pilumnus nudimanus Rathbun, 1901	Panamá	ULLZ 13466	MF504121	MF504061
Pilumnus orbitospinis Rathbun, 1911	Japão	USNM 120711	MF504122	-
Pilumnus pannosus Rathbun, 1896	Texas, EUA	ULLZ 11213	MF504123	-
Pilumnus pannosus Rathbun, 1896	Flórida, EUA	ULLZ 8637	MF504124	MF504062
Pilumnus pannosus Rathbun, 1896	Flórida, EUA	ULLZ 8373	MF504125	MF504063
Pilumnus pannosus Rathbun, 1896	Panamá	USNM 1277859	MF504126	-

Espécie	Localidade	NO 1 4/1	Nº de acesso GenBank	
		Nº de catálogo	COI	16S
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Belize	ULLZ 12562	MF504140	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Panamá	ULLZ 13589	MF504141	MF504070
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Pernambuco, Brasil	UFPE 13508	MF504127	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Rio de Janeiro, Brasil	MNRJ 21462	MF504134	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 3617	MF504142	MF504065
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 3617	MF504129	MF504066
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 3617	MF504139	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 5391	MF504135	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 5391	MF504137	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 4323	MF504128	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	São Paulo, Brasil	CCDB 4323	MF504136	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Santa Catarina, Brasil	MZUSP 23490	MF504133	-
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Argentina	CCDB 5379	MF504130	MF504067
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Argentina	CCDB 5379	MF504132	MF504068
Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	Argentina	CCDB 5379	MF504131	MF504069
Pilumnus sayi Rathbun, 1897	Flórida, EUA	ULLZ 14405	-	MF504072
Pilumnus sayi Rathbun, 1897	Flórida, EUA	ULLZ 6938	-	GU144435
Pilumnus sp1	Belize	ULLZ 10033	MF504143	-
Pilumnus sp 2	Guadalupe	MNHN-IU-2013-16321	MF504144	MF504071
Pilumnus spinifer H. Milne Edwards, 1834	Croácia	-	HG328359	-
Pilumnus stebbingi Capart, 1951	Ilha de Ano-Bom, Guiné Equatorial	USNM 1277872	MF504146	-
Pilumnus thaitensis de Man, 1890	Moorea, Polinésia Francesa	USNM 266710	MF504147	-
Pilumnus vespertilio (Fabricius, 1793)	-	-	-	KJ132627
Pilumnus villosissimus (Rafinesque, 1814)	Espanha		HG328357	-
Pilumnus villosissimus (Rafinesque, 1814)	Tunisia	USNM 1277963	MF504145	-
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	) São Paulo, Brasil	CCDB 4598	-	MF504078
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	) Rio de Ianeiro. Brasil	MNRJ 17249	MF504092	_

Espécie		NO. 1 / 1	Nº de acesso GenBank	
	Localidade	Nº de catálogo	COI	16S
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	0 Texas, EUA	ULLZ 4432	MF504155	MF504076
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	0 Ceará, Brasil	CCDB 5383	MF504152	-
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	0 Ceará, Brasil	CCDB 5383	MF504154	-
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	0 Ceará, Brasil	CCDB 5383	MF504156	-
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	0 Espírito Santo, Brasil	MZUSP 32326	MF504153	-
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	O Rio de Janeiro, Brasil	MNRJ 18367	MF504151	-
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	O São Paulo, Brasil	CCDB 5382	MF504148	MF504075
Pilumnus vinaceus A. Milne-Edwards, 1880	O São Paulo, Brasil	CCDB 4593	MF504150	-
Grupo externo				
Chaceon ramosae Manning, Tavares & Albuquerque, 1989	Brasil	-	KC676779	KC676756
Dacryopilumnus rathbunae Balss, 1932	Japão	ZRC 1999.1291	HM638027	HM637971
Dairoides kusei (Sakai, 1938)	Hawaii, EUA	ULLZ 9183	HM638030	HM637979
Eriphia gonagra (Fabricius, 1781)	Flórida, EUA	ULLZ 5463	HM638035	HM637964
Eupilumnus africanus (A. Milne-Edwards, 1867)	Cabo Verde	ULLZ 11966	KC771025	KC771007
Menippe nodifrons Stimpson, 1859	México	ULLZ 4351	HM638050	HM637975