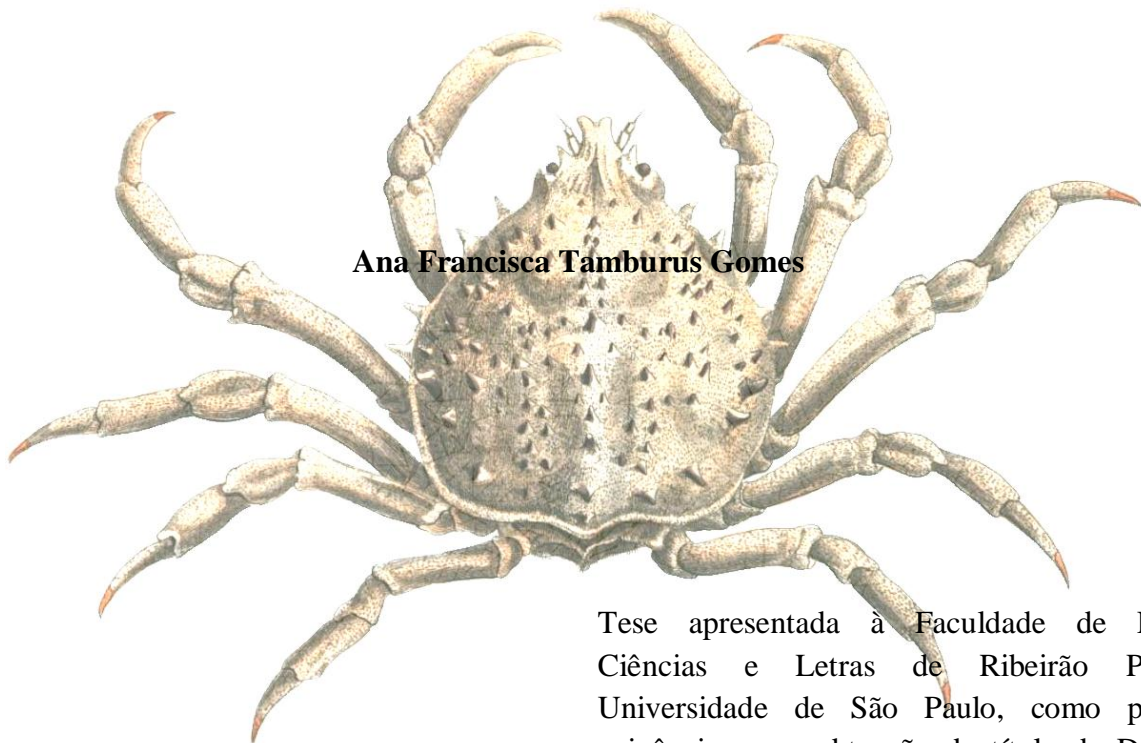


UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Revisão taxonômica e relações filogenéticas dos caranguejos aranha
Libinia Leach, 1815 (Majoidea: Epialtidae) com base em caracteres
morfológicos e moleculares**



Ana Francisca Tamburus Gomes

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
Universidade de São Paulo, como parte das
exigências para obtenção do título de Doutor em
Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação
em Biologia Comparada

Ribeirão Preto - SP

(2019)

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Revisão taxonômica e relações filogenéticas dos caranguejos aranha *Libinia* Leach,
1815 (Majoidea: Epialtidae) com base em caracteres morfológicos e moleculares

Ana Francisca Tamburus Gomes

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências
e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São
Paulo, como parte das exigências para obtenção do
título de Doutor em Ciências, obtido no Programa de
Pós-Graduação em Biologia Comparada

Ribeirão Preto - SP
(2019)

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Revisão taxonômica e relações filogenéticas dos caranguejos aranha *Libinia* Leach,
1815 (Majoidea: Epialtidae) com base em caracteres morfológicos e moleculares

Ana Francisca Tamburus Gomes

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Orientador: Fernando Luis Medina Mantelatto

Ribeirão Preto - SP
(2019)

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

Foto da capa: modificada de Leach (1815).

Gomes, Ana Francisca Tamburus

Revisão taxômica e relações filogenéticas dos caranguejos aranha *Libinia* Leach, 1815 (Majoidea: Epialtidae) com base em caracteres morfológicos e moleculares. Ribeirão Preto, 2019.

127 p. : il. ; 30 cm

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

Orientador: Fernando Luis Medina Mantelatto.

1. Taxonomia. 2. Filogenia. 3. Epialtidae. 4. COI e 16S mtDNA. 5. Caranguejo aranha.

“The most beautiful experience we can have is the mysterious. It is the fundamental emotion that stands at the cradle of true art and true science”

Albert Einstein

“Não interessa o que você faz, e sim como você faz”

Joseph Pilates

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto pela oportunidade de conhecer e fazer parte do LBSC (Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos) desde a Iniciação Científica até o Doutorado. Sobretudo pelas discussões, conselhos, e incentivo, tão fundamentais na minha formação profissional e crescimento pessoal, além de ter oferecido todas as condições de infraestrutura, logística e financeira para que o projeto de DR fosse concluído em sua plenitude.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por meio do projeto Ciências do Mar II – Código de Financiamento 001 (Proc. 2005/2014 - 23038.004308/201414) pelo suporte financeiro durante todo o projeto concedido ao Prof. Mantelatto e apoio inicial por meio de bolsa de estudo, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - Proc. 142082/2015-5) pelo restante do suporte por meio de bolsa de estudo, e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP - Biota 2010/50188-8; Coleções Científicas 2009/54931-0; PROTAX 2016/50376-5) pelo suporte financeiro para o desenvolvimento desta pesquisa concedidos ao Prof. Mantelatto. À CAPES pela concessão da bolsa PDSE 2016 - Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (Proc. 88881.135495/2016-01) para o National Museum of Natural History (NMNH), Smithsonian Institution (Washington, DC - EUA).

À Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP/USP), ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada pela infraestrutura e ensino de qualidade. E aos seus funcionários pela eficiência e atenção no modo de tratar os alunos, especialmente às secretárias Vera Cassia Cicilini de Lucca, Renata Aparecida de Andrade Cavallari e ao técnico Ricardo Fernandes Alarcon.

Agradeço todos aqueles que contribuíram com coleta, doação ou empréstimo de exemplares e/ou transporte dos lotes, de fundamental importância para que esse trabalho fosse realizado: Álvaro Costa (FFCLRP/USP), Dra. Edvanda Andrade Souza de Carvalho, Dr. Fabrício Lopes de Carvalho (Universidade Federal do Sul da Bahia - BA), Prof. Dr. Fernando L. Mantelatto (FFCLRP/USP); Dra. Natália Rossi, Dr. Rafael Robles, Dra. Tatiana Magalhães; Dr. Célio Ubirajara Magalhães (Coleção de Invertebrados Não-Insecta do INPA - AM); Dr. Darryl L. Felder (University of Louisiana - Lafayette - USA); Dr. Fernando Álvarez e Dr. Jose Luis Villalobos

(Universidad Nacional Autónoma de México - México); Dr. Jesser Fidelis de Souza Filho (Museu de Oceanografia “Prof. Petrônio Alves Coelho”, Universidade Federal de Pernambuco - PE); Dr. Marcos Tavares e Joana d’Arc de Jesus Pinto (MZUSP/USP).

Agradeço também, pela recepção nas coleções carcinológicas, empréstimos ou informação por meio de fotos ou comunicação eletrônica: Alexandra Cartaxana (curadora, Coleção de História Natural do Museu Nacional de Historia Natural e da Ciência de Lisboa, Portugal); Adam J. Baldinger (“collection manager”, Museum of Comparative Zoology - MCZ, Harvard Museum of Natural History, EUA); Departamento de Coleções do MCZ (Invertebrate Zoology) por meio do MCZ-CRYO; Adam Wall (“collection manager”, Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, Califórnia, EUA); Christina Piotrowski (“collection manager”, Invertebrate Zoology, Marine Invertebrate Collections of California Academy of Science, Califórnia, EUA); John D. Slapcinsky (Florida Museum of Natural History, University of Florida, EUA); Paul Callomon e Gary Rosenberg (Museum of the Philadelphia Academy of Natural Sciences - ANSP Collection, Filadélfia, EUA); Dr. Paul Clark e Harry Taylor, NHM Photo Unit (Natural History Museum, Londres, Inglaterra); Paula Martin-Lefevre (Muséum national d'Histoire naturelle - MNHN, Paris, França).

Agradeço ao Dr. Rafael Lemaitre pela coorientação durante o Dr. Sanduíche no Museum Support Center - NMNH, Smithsonian Institution e sua equipe pela recepção e auxílio com a logística, funcionamento da coleção e empréstimos de tecido, especialmente Chad Walter, Courtney Wickel e Karen Reed.

Ao Dr. Marcos Tavares pela assessoria nos relatórios científicos.

Às amigas Dra. Tatiana Magalhães e Dra. Edvanda Souza-Carvalho pelas fotos dos exemplares do Museu de Paris e Berlin, respectivamente; à Dr. Andressa Maria Cunha, Dr. Flavio de Almeida Alves Júnior e Vanda pela separação, envio de fotos e tecidos da coleção de Pernambuco (MOUFPE).

Às Dras. Mariana Negri, Raquel Buranelli, Mariana Terossi e Dr. Rafael Robles, meu agradecimento pelo preenchimento das placas para PCRs de sequenciamento, pelo cuidado e atenção exigidos nesses procedimentos. Posteriormente, à Dr. Ivana Miranda e ao doutorando Pedro Peres pela parceria nesta mesma etapa. E ao técnico Ricardo Alarcon pelo transporte das amostras até Jaboticabal (FCAV).

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

Aos amigos Natália Rossi, Rafael Robles, Vanda Carvalho e Sabrina Simões pelas sugestões, discussões e esclarecimento de dúvidas tanto na metodologia como nas análises.

Ao doutorando Pedro Peres por desenhar os primers, pelos artigos sugeridos, discussões e parceria nas atividades do lab.

Ao meu amigo e colega de trabalho Daniel Cavallari, o Pangas, pela parceria desde a graduação, sugestões e discussões; por parte dos ensinamentos e esclarecimentos de dúvidas em taxonomia e sistemática como um todo.

Aos membros egressos do LBSC, importantes em grande parte da minha formação: Dr. Douglas Peiró, Dr. Emerson Mossolin, Dr. Emiliano Ocampo, Fernanda Vasconcelos, Msc. Fernanda Vergamini, Dra. Gabriela Zanarotti, Msc. Isabela Leone, Dr. Leonardo Pileggi, Msc. Lucas Torati, Msc. Marina Fantucci, Nathália Moreira, Dra. Nicole Olguín.

Aos colegas do LBSC, agradeço pelo agradável ambiente de trabalho e companheirismo: Abner Batista, Bárbara Matos, Caio, Carla, Fabrício, Jéferson, Juliana, Kana (Mariana Negri), Keity, Kim, Ligeira (Natalia Grilii), Lucas Zupolini, Mateus, Mari, Mayara, Nati, Rafa, Raquel, Sá (Sabrina Simões), Sarah, Silvia, Suzana, Tati e Vanda. E aos colegas atuais, pela parceria diária: Ana Luiza, Bárbara, Bia, Gabriel, Ivana, Nielson, Pedro, Raini.

À Dra. Paola Lima, pela ajuda e dicas relacionadas à burocracia, formulários e visto dos EUA antes da ida para o doutorado sanduíche.

Aos amigos Manuela Dal Forno, Murilo Pastana, Rodolpho Menezes e Verônica Slobodian pelas dicas de moradia, logística e vivência em Washington, DC; Rafael Polidoro (Pomarola) pela hospedagem em Boston, EUA.

Meu muito obrigado aos “brazucas do Museu” por todas as dicas, diversão, POETS, passeios e convivência; pelo ambiente agradável e dias mais leves: Cris, Guerreiro (Alexandre), Igor, Ismael, Lucy, Manu, Rodrigo, Rodolpho, Vaca (Murilo) e Verônica.

À minha prof/amiga Camila Zanardo pelas sugestões e opiniões fora do mundo dos biólogos e por manter meus ombros “soltos” em momentos de estresse e tensão.

Aos meus pais e à minha irmã pelo amor, paciência e apoio constante.

SUMÁRIO	
RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
ASPECTOS GERAIS	3
GÊNERO <i>Libinia</i> Leach, 1815	4
OBJETIVOS	8
MATERIAL & MÉTODOS	9
REVISÃO TAXONÔMICA DE <i>Libinia</i> Leach, 1815	9
OBTENÇÃO DOS DADOS MOLECULARES	13
ANÁLISES DOS DADOS MOLECULARES	15
RESULTADOS	22
REVISÃO TAXONÔMICA DE <i>Libinia</i> Leach, 1815	22
SISTEMÁTICA	23
<i>Libinia cavirostris</i> Chace, 1942	26
<i>Libinia dubia</i> H. Milne Edwards, 1834	31
<i>Libinia emarginata</i> Leach, 1815	39
<i>Libinia erinacea</i> (A. Milne-Edwards, 1879)	46
<i>Libinia ferreirae</i> Brito Capello, 1871	54
<i>Libinia mexicana</i> Rathbun, 1892	61
<i>Libinia peruana</i> Garth, 1983 in Garth & Mendez, 1983	67
<i>Libinia rhomboidea</i> Streets, 1870	72
<i>Libinia setosa</i> Lockington, 1877	78
<i>Libinia spinosa</i> H. Milne Edwards in Guérin, 1832	84
<i>Stratiolibinia bellicosa</i> (Oliveira, 1844)	91
<i>Stratiolibinia rostrata</i> (Bell, 1835)	94
ANÁLISE FILOGENÉTICA MOLECULAR	99
DISCUSSÃO	110
GÊNERO <i>Libinia</i> Leach, 1815: ASPECTOS GERAIS	110
ESPÉCIES DO PACÍFICO ORIENTAL versus ATLÂNTICO OCIDENTAL	111
ESPÉCIES BRASILEIRAS: <i>L. ferreirae</i> e <i>L. spinosa</i>	113
ESPÉCIES DO GOLFO DO MÉXICO: <i>L. dubia</i> , <i>L. emarginata</i> e <i>L. erinacea</i>	115
ESPÉCIES DO PACÍFICO ORIENTAL: <i>L. mexicana</i> , <i>L. setosa</i> e <i>L. peruana</i>	117
CONSIDERAÇÕES FINAIS	118
REFERÊNCIAS	119

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AHF: Allan Hancock Foundation

ANSP CA: Museum of the Philadelphia Academy of Natural Sciences

BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees ou “Análise evolutiva bayesiana por amostragem de árvores”

BIC: Bayesian Information Criterion

BioEdit: Biological sequence alignment editor and analysis program

BLAST: Basic Local Alignment Search Tool

BP: bootstrap

CASIZ: Invertebrate Zoology Collection of California Academy of Science

CC: Comprimento da carapaça

CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto

CHELEX: Chelating Ion Exchange Resin

CIPRES: Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research

CNCR-UNAM: Colección de Carcinología del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

COI: Citocromo Oxidase I

col.: coletor

DNA: ácido desoxirribonucleico

ESS: Estimated Sample Size

FCAV: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal

FFCLRP: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto

Fig.: Figura

FLMNH: Florida Museum of Natural History

GenBank: Genetic sequence database

HPD: interval de credibilidade de 95%

IB: Inferência Bayesiana

LACM: Natural History Museum of Los Angeles County

Ma: Milhões de anos atrás

MAFFT: Multiple alignment program for amino acid or nucleotide sequences

MCZ IZ CRU: Invertebrate Zoology, Crustacea Collection, Museum of Comparative Zoology

MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis

ML: Máxima Verossimilhança ou Maximum Likelihood

NHMLAC-CR: Natural History Museum of Los Angeles County Crustacean

NHMUK: The Natural History Museum

MNHN: Muséum National D'Histoire Naturelle

MOUFPE: Coleção Carcinológica do Museu de Oceanografia Prof. Petrônio Alves Coelho da Universidade Federal de Pernambuco

MZUSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

NCBI: National Center for Biotechnology Information

NMNH: National Museum of Natural History

P2-P4: pereópodos dois ao quatro

PCR: Polymerase Chain Reaction

PP: probabilidade posterior

pr.: prancha

RAxML: Randomized Accelerated Maximum Likelihood

TE: Tampão tris HCl-EDTA

ULLZ: Zoological Collections, University of Louisiana-Lafayette

UNAM: Universidad Nacional Autónoma de Mexico

UNESP: Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho

USNM: National Museum of Natural History

USP: Universidade de São Paulo

ZMB: Collection Crustacea, Museum für Naturkunde Berlin

RESUMO

RESUMO

Majoidea contém os caranguejos conhecidos popularmente como aranha, encontrados em ambientes marinhos, costeiros, em áreas intermareais rochosas, de recifes, profundidades variadas. Atualmente são aceitas seis famílias: Epialtidae, Inachidae, Inachoididae, Majidae, Mithracidae e Oregoniidae. Epialtidae contém 87 gêneros, dentre eles *Libinia* com 10 espécies válidas, das quais três ocorrem no Pacífico Oriental e sete no Atlântico Ocidental. Considerando diferentes hipóteses filogenéticas com dados moleculares e morfologia larval, o gênero posiciona-se com grupos-irmãos distintos (*Herbstia*, *Leucippa*, *Notolopas*, *Pisa*, *Rochinia*, *Taliepus*, *Stenocionops*, *Picroceroides*) que pertencem a subfamílias diferentes, sugerindo relações pouco esclarecidas. O presente estudo investigou as relações de parentesco entre as 10 espécies de *Libinia* e avaliou a hipótese de monofilia do grupo; comparou a morfologia das mesmas e realizou a revisão taxonômica do gênero, levantando caracteres morfológicos de adultos e jovens de diferentes localidades. Árvores filogenéticas foram construídas usando os métodos de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana a partir de sequências de DNA dos fragmentos do genoma mitocondrial 16S rDNA (16S) e Citocromo oxidase I (COI) alinhados individualmente e concatenados. A análise de datação foi feita para avaliar o tempo de divergência do gênero e entre as espécies que o compõe. As análises filogenéticas suportaram a monofilia de *Libinia*, indicando pouca proximidade com *Stratiolibinia*, criado para ajustar *S. bellicosa* e *S. rostrata*, antes incluídas em *Libinia*. A morfologia das espécies que ocorrem no Pacífico Oriental é similar e as distinguem das espécies que ocorrem no Atlântico Ocidental. Ainda sim, não houve clados monofiléticos para estes grupos geográficos. No Pacífico Oriental, há pouca proximidade filogenética entre *L. mexicana* e *L. setosa*; *L. mexicana* possui morfologia mais próxima à *L. peruana*, que teve apenas seu holótipo analisado pois não há registros recentes. *Libinia spinosa* posicionou-se externamente às demais espécies; *L. mexicana* é próxima à *L. cavirostris*, e *L. ferreirae* tem proximidade filogenética com *L. dubia* e *L. rhonboidea*, que ocorrem no Golfo do México e Caribe, respectivamente. No Golfo do México, *L. dubia*, *L. emarginata* e *L. erinacea* são filogeneticamente próximas, embora *L. erinacea* e *L. dubia* tenham relações de parentesco pouco esclarecidas. No presente estudo, todas as espécies de *Libinia* são válidas e a hipótese filogenética confirmou sua monofilia, com surgimento no final do Mioceno, e esclareceu as relações internas dentro do gênero.

ABSTRACT

ABSTRACT

Majoidea contains the popularly known spider crabs, found in marine and coastal environments on rocky and reef intertidal areas, in different depths. Currently, six families are accepted: Epialtidae, Inachidae, Inachoididae, Majidae, Mithracidae and Oregoniidae. Epialtidae consists of 87 genera among them *Libinia* with 10 valid species, three of them occur in the Eastern Pacific and seven in the Western Atlantic. According to distinct phylogenetic hypotheses based on molecular and larval morphological data, it is related to distinct groups (*Herbstia*, *Leucippa*, *Notolopas*, *Pisa*, *Rochinia*, *Taliepus*, *Stenocionops*, *Picroceroides*) each belonging to different subfamilies, suggesting unclarified intern relationships. This study aims to investigate the phylogenetic relationship among the 10 species of *Libinia* and evaluated the hypothesis of monophyly; compared their morphology and performed the taxonomic revision of the genus, proposing morphological characters for adults and juveniles. Phylogenetic trees were obtained through the Maximum Likelihood and Bayesian Inference approaches from DNA sequences of 16S rDNA (16S) and Cytochrome oxidase I (COI) fragments of the mitochondrial genome separated and concatenated. Molecular dating methods were used to estimate the relative timing of origin and diversification of *Libinia* and among its species. Phylogenetic hypotheses supported the monophyly of *Libinia* and indicated low proximity with *Stratiolibinia*, created to adjust *S. bellicosa* and *S. rostrate*, previously included in *Libinia*. The morphology of the species that occur in the Eastern Pacific is similar and distinguish them from the ones in the Western Atlantic. Moreover, there were no suggest monophyletic clades for these geographic groups. In the Eastern Pacific, there is low phylogenetic proximity between *L. mexicana* and *L. setosa*. *Libinia mexicana* is morphologically closer to *L. peruana*, which had only its holotype analyzed since there are no recent records. *Libinia spinosa* was positioned externally to the other species, *L. mexicana* was sister group of *L. cavirostris*, and *L. ferreirae* was close related with *L. dubia* and *L. rhonboidea* that occur in the Gulf of Mexico and the Caribbean, respectively. In the Gulf of Mexico, *L. dubia*, *L. emarginata* and *L. erinacea* are close related, although *L. erinacea* and *L. dubia* have unclear relationships. Finally, all the species of *Libinia* are valid and the phylogenetic hypothesis suggested its monophyly, with its origins at the late Miocene, and clarified the internal relationship among the genus.

INTRODUÇÃO

INTRODUÇÃO

ASPECTOS GERAIS

Pertencem a superfamília Majoidea Samouelle, 1819 os caranguejos popularmente conhecidos como “aranha” ou decoradores devido às pernas longas e ao hábito de camuflarem-se aderindo detritos, algas, conchas, esponjas, anêmonas e outros organismos sésseis à sua carapaça (Wicksten, 1993; Poore, 2004). O comportamento de decoração é peculiar dentro de Brachyura e nos majóideos tal característica é favorecida pela presença de cerdas em forma de gancho (Davie *et al.*, 2015b). Estão presentes nos sistemas marinhos, costeiros a oceânicos, representando uma importante parcela dos braquiúros nas áreas intermareais rochosa, de recifes, em profundidades variadas, distribuindo-se por todos os mares do mundo (Wicksten, 1993; Hendrickx, 1999).

O conhecimento prévio e incompleto sobre a diversidade de Majoidea, reconhecia 7 famílias, a saber: Majidae Samouelle, 1819, Epialtidae MacLeay, 1838, Inachidae MacLeay, 1838, Inachoididae Dana, 1851, Pisidae Dana, 1851, Tychidae Dana, 1851 e Mithracidae Balss, 1929 (Martin & Davis, 2001). Apesar de avanços, ainda persistem inconsistências na classificação, com reconhecimento das seis famílias: Epialtidae; Hymenosomatidae MacLeay, 1838; Inachidae; Inachoididae; Majidae e Oregoniidae Garth, 1958 (Ng *et al.*, 2008) ou então as sete famílias aceitas por Martin & Davis (2001) com acréscimo de Oregoniidae (Hultgren *et al.*, 2009). Com a incorporação de novas propostas taxonômicas (Windsor & Felder, 2014; Davie *et al.*, 2015a), tem-se a seguinte classificação vigente: Epialtidae, Inachidae, Inachoididae, Majidae, Mithracidae e Oregoniidae.

A monofilia de Majoidea é recuperada (Hultgren & Stachowicz, 2008; Hultgren *et al.*, 2009; Tsang *et al.*, 2014), corroborando como sinapomorfias do grupo a muda terminal e o desenvolvimento larval altamente abreviado (Tsang *et al.*, 2014). O alto grau de concordância entre dados sobre morfologia larval e moleculares sugere que, para os majóideos, tais caracteres podem ser mais informativos do que apenas caracteres morfológicos dos adultos (Hultgren & Stachowicz, 2008; Hultgren *et al.*, 2009), tradicionalmente usados de forma isolada para agrupar estes caranguejos em

famílias, e considerando que até o momento não existe uma filogenia com base na morfologia dos adultos (Hultgren *et al.*, 2009).

Sabe-se pouco sobre as relações internas dentro de cada família e menos sobre o grau de parentesco de táxons em níveis inferiores, como por exemplo subfamília e gêneros. Em nível de família, a proposta mais recente ocorre para Mithracidae (Windsor & Felder, 2014) e Epialtidae (Colavite *et al.*, 2019).

A família Epialtidae possui quatro subfamílias, Epialtinae MacLeay, 1838; Tychinae Dana, 1851; Pisinae Dana, 1851; e Pliosomatinae Števíč, 1994 (Ng *et al.*, 2008; Davie *et al.*, 2015b); e é composta por 87 gêneros (Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009; Colavite *et al.*, 2019). A monofilia de Epialtidae não é recuperada já que as relações tanto dentro da família como com as demais famílias são pouco esclarecidas (Hultgren *et al.*, 2009; Tsang *et al.*, 2014). Ainda que a reclassificação das subfamílias Epialtinae e Pisinae dentro de Epialtidae tenha aparentemente acomodado bem os membros deste grupo (Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009).

GÊNERO *Libinia* Leach, 1815

Libinia Leach, 1815 pertence a subfamília Pisinae e contém 10 espécies válidas (Tavares & Santana, 2011), cuja espécie-tipo é *Libinia emarginata* Leach, 1815, de localidade tipo desconhecida (Leach, 1815; Rathbun, 1925; Williams 1984; Ng *et al.*, 2008). De forma geral, as espécies deste gênero são encontradas no oceano Pacífico Oriental, na Baixa Califórnia, em algumas regiões do Golfo da Califórnia, no México; em Paita no Peru até o Chile e em profundidades de até 93 metros (Rathbun, 1925; Garth, 1958). No oceano Atlântico Ocidental ocorre de Windsor (Nova Scotia, Canadá) até o Golfo de San Matias (Patagônia, Argentina), em profundidade de até 124 metros (Garth, 1958).

Diferentes estudos filogenéticos (Pohle & Marques, 2000; Marques & Pohle, 2003; Hultgren & Stachowicz, 2008; Hultgren *et al.*, 2009; Colavite *et al.*, 2019) posicionaram *Libinia* com distintos grupos-irmãos que também pertencem a Pisinea, *Herbstia* H. Milne Edwards, 1834, *Notolopas* Stimpson, 1871, *Picroceroides* Miers, 1886, *Pisa* Leach, 1814, *Rochinia* A. Milne-Edwards, 1875 e *Stenocionops* Desmarest, 1823; ou que estão incluídos em Epialtinae, *Leucippa* H. Milne Edwards, 1833 e *Taliepus* A. Milne-Edwards, 1878 (Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009). Estudos

filogenéticos baseados em caracteres larvais, posicionaram o gênero *Libinia* como grupo-irmão de *Taliepus* e *Pisa* no ramo externo a eles (Pohle & Marques, 2000); outra hipótese com morfologia larval agrupa *Libinia* com *Leucippa*, com *Taliepus* externo a este ramo ou *Libinia* com *Notolopas* grupo-irmão de um clado formado por *Pisa* mais *Rochinia* (Marques & Pohle, 2003). Por outro lado, na análise filogenética com base em dados larvais e moleculares, *Libinia* agrupa-se com outros gêneros da mesma subfamília, *Herbstia* (Hultgren & Stachowicz, 2008; Hultgren *et al.*, 2009) ou grupo-irmão de um clado formado por *Stenocionops* mais *Picroceroides* (Colavite *et al.*, 2019). Sendo assim, sugere-se que as relações internas em Epialtidae não estão claras tanto para as subfamílias como entre os gêneros (Hultgren & Stachowicz, 2008; Hultgren *et al.*, 2009; Tsang *et al.*, 2014).

O gênero *Libinia* possuía 12 espécies válidas (Ng *et al.*, 2008). No entanto, a redescoberta do holótipo de *S. bellicosa*, a análise adicional de fêmeas e machos de diferentes localidades do Atlântico Ocidental, mais a comparação com espécimes de *S. rostrata* deu suporte para o reajuste destas duas espécies em um novo gênero, *Stratiolibinia* Tavares & Santana, 2011 e, com isso, *Libinia* passou a ter 10 espécies (Tavares & Santana, 2011).

Atualmente, entre as 10 espécies de *Libinia* (Tavares & Santana, 2011), sete ocorrem no Atlântico Ocidental (Ng *et al.*, 2008): *L. cavirostris* Chace, 1942; *L. dubia* H. Milne Edwards, 1834; *L. emarginata* (espécie-tipo do gênero); *L. erinacea* (A. Milne- Edwards, 1879); *L. ferreirae* Brito Capello, 1871; *L. rhomboidea* Streets, 1870; *L. spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832; e três no Pacífico Oriental: *L. mexicana* Rathbun, 1892; *L. peruana* Garth & Méndez, 1983; *L. setosa* Lockington, 1877. Com base na morfologia dos adultos, as espécies podem ser diferenciadas umas das outras pela distribuição de espinhos nas regiões da carapaça, do rostro, por meio do mero do quelípodo, e pela presença ou ausência de tubérculos e espinhos no artícuo basal da antena (Rathbun, 1925)

Libinia dubia, *L. emarginata*, *L. erinacea*, podem ser encontradas no Golfo do México (Rathbun, 1925; Williams *et al.*, 1977; Williams, 1984; Carmona-Osalde & Rodríguez-Serna, 2012) e possuem hábitos semelhantes, sendo encontrados em margens lamacentas ou em diferentes tipos de fundo e também em profundidades variadas desde águas rasas até aproximadamente 45 metros (Rathbun, 1925; Williams, 1984; Carmona-Osalde & Rodríguez-Serna, 2012). Além disso, apresentam diferenças morfológicas

bastante sutis, justificando o estudo comparativo das mesmas e das relações de parentesco entre elas.

A espécie *L. rhomboidea* tem distribuição limitada à Península de Yacatan (México) e Cuba (Rathbun, 1925; Tavares & Santana, 2011), sua localidade-tipo, Índias Orientais, segundo Rathbun (1925) trata-se de um erro da descrição original, instigando o exame detalhado de outros espécimes e suas localidades.

Já *Libinia cavirostris* ocorre apenas na Flórida, EUA e, ainda que os espécimes descritos originalmente fossem indivíduos imaturos, suas características justificaram sua descrição como nova espécie (Chace, 1942). Foi sinonimizada com *Coelocerus spinosus* A. Milne-Edwards, 1875, destacando semelhanças entre *C. spinosus*, *L. dubia* e *L. emarginata* (Williams, 1984), mas sem justificativas para a sinonimização apenas com *L. cavirostris* e não com as demais. Atualmente, *L. cavirostris* é considerada uma espécie válida (Ng *et al.*, 2008; Tavares & Santana, 2011), mesmo que outros exemplares não tenham sido coletados ou analisados recentemente.

No Brasil são encontradas duas espécies, *L. ferreirae* e *L. spinosa*, a primeira ocorre nas Guianas, Venezuela e Brasil (do Amapá ao Rio Grande do Sul) e a segunda do Espírito Santo ao Rio Grande do Sul, Uruguai e Argentina (Rathbun, 1925; Holthuis, 1959; Melo, 1996). Ambas vivem em ambientes e profundidades similares, suas distribuições geográficas sobrepõem-se do Espírito Santo ao Uruguai (Tavares & Santana, 2012), sendo este um aspecto adicional considerado importante que poderia explicar suas relações de parentesco.

Por fim, das três espécies que ocorrem no Pacífico Oriental, *L. mexicana* ocorre apenas no Golfo da Califórnia, *L. setosa* é restrita à costa oeste da Baixa Califórnia Sul, México (Rathbun, 1925; Garth, 1958; Hendrickx, 1999; Tavares & Santana, 2011) e, *L. peruana* é endêmica do Peru (Garth & Méndez, 1983; Moscoso, 2012). *Libinia mexicana* é congênere de *L. setosa* que, apesar da distribuição restrita, pode apresentar proximidade morfológica com *L. cavirostris*, que ocorre apenas na costa Atlântica (Chace, 1942); *L. peruana* é encontrada em areia e fundos lodosos na parte norte do Peru (Kameya *et al.* 1998) e apesar dos registros recentes (Moscoso, 2012) pouco se sabe sobre esta espécie.

Como foi exposto acima, sabe-se que apesar das propostas filogenéticas utilizando dados de morfologia larval e moleculares para majóideos (Hultgren & Stachowicz, 2008; Windsor & Felder, 2014) e para as famílias Mithracidae (Windsor & Felder, 2014) e Epialtidae (Colavite *et al.*, 2019), até o momento não há uma filogenia

com base na morfologia de adultos (Hultgren *et al.*, 2009) nem para táxons em níveis inferiores, no caso, o gênero *Libinia*. Ademais, por já terem pertencido ao gênero *Libinia* (Melo, 1996; Hendrickx, 1999; Ng *et al.* 2008) e serem intimamente relacionadas com este gênero (Tavares & Santana, 2011), *Stratiolibinia bellicosa* e *S. rostrata* foram inclusas no presente estudo para auxiliar no entendimento das relações de parentesco e complementar a comparação morfológica com as demais espécies de *Libinia*.

Constata-se que há vários grupos de espécies que compartilham características morfológicas, distribuição geográfica, batimetria e hábitos em comum, porém os grupos são pouco estudados devido à falta de registros e coletas recentes. Tais aspectos instigaram a investigação desses grupos a fim de verificar tanto a falta de informações como a natureza desta coexistência para fins taxonômicos e biogeográficos, usando como ferramentas dados morfológicos e moleculares. Portanto, foram investigadas a validade taxonômica e o grau de parentesco dentro do gênero, como forma de contribuir para a elucidação do padrão evolutivo do grupo.

OBJETIVOS

OBJETIVOS

O presente estudo visou investigar as relações de parentesco entre as 10 espécies válidas e que compõe *Libinia* Leach, 1815, avaliar a hipótese de monofilia do grupo e fazer uma revisão taxonômica das espécies do gênero. Especificamente, a morfologia das espécies foi comparada e tal resultado confrontados com a hipótese filogenética obtida com os genes concatenados.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O gênero *Libinia* teve sua monofilia suportada por meio dos dados moleculares tanto dos genes separados quanto concatenados, sendo o melhor suporte na análise conjunta. As espécies que ocorrem no Pacífico Oriental (*L. mexicana*, *L. setosa*, *L. peruana*) apresentam características morfológicas comuns que as diferem das demais espécies do gênero que ocorrem no Atlântico Ocidental (*L. cavirostris*, *L. dubia*, *L. emarginada*, *L. erinacea*, *L. ferreirae*, *L. rhomboidea*, *L. spinosa*). No entanto, não temos clados distintos para cada oceano. Sugere-se que o gênero *Libinia* seja mais antigo que eventos de separação pelo continente americano, como por exemplo, o fechamento do Istmo do Panamá. A idade posterior pode ser evidenciada pela idade mais antiga dos fósseis encontrados. Tanto os resultados moleculares quanto morfológicos corroboraram estudos morfológicos anteriores (Melo, 1996; Tavares & Santana, 2012) no que se refere à validade taxonômica de *L. ferreirae* e *L. spinosa*. As espécies que habitam o Golfo do México são filogeneticamente próximas, morfológicamente distintas e válidas; as relações de parentesco entre *L. erinacea* e *L. dubia* não estão muito claras, sugere-se que ambas pertencem a linhagens que evoluíram recentemente e que haja maior amostragem genética da primeira. Quanto às espécies que ocorrem no Pacífico Oriental, apesar de compartilharem características gerais similares e de haver apenas o holótipo de *L. peruana*, todas continuam sendo válidas, sendo *L. mexicana* pouco relacionada com *L. setosa*.

REFERÊNCIAS

REFERÊNCIAS

- Abele, L.G. & Kim, W. (1986) An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. *Technical Series* 8, 1–760.
- Artimo, P., Jonnalagedda, M., Arnold, K., Baratin, D., Csardi, G., Castro, E., Duvaud, S., Flegel, V., Fortier, A., Gasteiger, E., Grosdidier, A., Hernandez, C., Ioannidis, V., Kuznetsov, D., Liechti, R., Moretti, S., Mostaguir, K., Redaschi, N., Rossier, G., Xenarios, I. & Stockinger, H. (2012) ExPASy: SIB bioinformatics resource portal. *Nucleic Acids Research* 40, 597–603.
- Bell, T. (1835) Some account of the Crustacea of the coasts of South America, with descriptions of new genera and species: founded principally on the collections obtained by Mr. Cuming and Mr. Miller. *Transactions of the Zoological Society of London* 2, 39–66.
- Ben Amor, K.O., Rifi, M., Ghanem, R., Draief, I., Zaouali, J. & Souissi, J. (2016) Update of alien fauna and new records from Tunisian marine waters. *Mediterranean Marine Science* 17, 124–143.
- Bertini, G. & Fransozo, A. (2004) Bathymetric distribution of brachyuran crab (Crustacea, Decapoda) communities on coastal soft bottoms off southeastern Brazil. *Marine Ecology Progress Series* 279, 193–200.
- Boos, H., Buckup, G.B., Buckup, L., Araujo, P.B., Magalhães, C., Almerão, M.P., Santos, R.A. & Mantelatto, F.L. (2012) Checklist of the Crustacea from the state of Santa Catarina, Brazil. *Check List* 8, 1020–1046.
- Bordin, G. (1987) Brachyura da plataforma continental do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil e áreas adjacentes (Crustacea, Decapoda). *Iheringia* 66, 3–32.
- Boschi, E.E. (1964) Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense. *Boletín Instituto de Biología Marina* 6, 1–97.
- Braga, A.A., Fransozo, A., Bertini, G. & Fumis, P.B. (2005) Composition and abundance of the crabs (Decapoda, Brachyura) off Ubatuba and Caraguatatuba, northern coast of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 5(2), 1–34.
- Brito Capello, F. (1871) Descrição de algumas espécies novas de Crustáceos. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes* 3, 262–265.
- Bouckaert, R.R., Heled, J., Kuehnert D., Vaughan T.G., Wu C-H, X.D., Suchard, M.A., Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2014) BEAST 2: A software platform for

- Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology* 10(4), e1003537.
- Burton, T.E. & Davie, P.J.F. (2007) A revision of the shovel-nosed lobsters of the genus *Thenus* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae), with descriptions of three new species. *Zootaxa* 1429, 1–38.
- Carmona-Osalde, C. & Rodríguez-Serna, M. (2012) Reproductive aspects of the spider crab *Libinia dubia* under laboratory conditions. *Hidrobiológica* 22, 58–61.
- Carmona-Suárez, C. & Poupin, J. (2016) Majoidea crabs from Guadeloupe Island, with a documented list of species for the Lesser Antilles (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea). *Zoosystema* 38, 353–387.
- Castresana, J. (2000) Selection of conserved clocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 17, 540–552.
- Chace, F. (1942) Six new species of decapod and stomatopod Crustacea from the Gulf of Mexico. *Proceedings of the New England Zoological Club* 9, 97–102.
- Coelho, . & Ramos, M. (1972) A constituição e a distribuição da fauna de decapodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes 5°N e 39°S. *Trabalhos Oceanograficos da Universidade Federal de Pernambuco* 13, 133–236.
- Colavite, J., Windsor, A. & Santana, W. (2019) Three new species and a new genus of majoid crabs from the eastern Pacific (Decapoda, Brachyura). *Zookeys* 825, 1–24.
- Collins, J.S.H., Garvie, C.L. & Mellish, C.J.T. (2014) Some decapods (Crustacea; Brachyura and Stomatopoda) from the Pleistocene Beaumont Formation of Galveston, Texas. *Scripta Geologica* 147, 309–329.
- Cruz-Castaño, N. & Campos, N.H. (2003) Los cangrejos araña (Decapoda: Brachyura: Majoidea) del Caribe comlombiano. *Biota Comlombiana* 4, 261–269.
- Davie, P., Guinot, D. & Ng, P. (2015a) Phylogeny of Brachyura. In: P. Castro, P. Davie, D. Guinot, F. Scharan, & C. von Vaupel Klein (Eds), *Decapoda: Brachyura (Part 2), Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology*, pp. 921–979.
- Davie, P., Guinot, D. & Ng, P. (2015b) Systematics and classification of Brachyura. In: P. Castro, P. Davie, D. Guinot, F. Schram, & J. von Vaupel Klein (Eds), *Decapoda Brachyura (Part 2), Treatise on Zoology–Anatomy, Taxonomy, Biology*, pp. 1049–1130.
- Diez Gracia, Y.L. (2014) Lista actualizada de los cangrejos braquiuros (Decapoda: Brachyura) de Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 34, 74–93.
- Drummond, A.J. & Rambaut, A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7, 214.

- Edgar, R.C. (2004) MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32, 1792–1797.
- Felder, D.L., Álvarez, F., Goy, J.W. & Lemaitre, R. (2009) Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with Comments on the Amphionidacea. *Gulf of Mexico Waters and Biota - Volume*, 1019–1104.
- Feldmann, R.M. & Schweitzer, C.E. (2016) Giant spider crab from the St. Marys Formation (Miocene) in Calvert County, Maryland, USA. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 42: 23–28.
- Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E. & Bohaska, D.J. (2018) *Libinia marylandicus* Palmer, 1935: discovery of a forgotten specimen from the Maryland Miocene, USA, and reevaluation of *Libinia* spp. from the Maryland Miocene. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 44: 1–8.
- Felsenstein, F. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783–791.
- Fowler, H.W. (1912) The Crustacea of New Jersey. *Annual Report of the New Jersey State Museum* part II, 29–650, pl. 1–150.
- Fransozo, A., Souza, A.N., Rodrigues, G.F.B., Telles, J.N., Fransozo, V. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2016). Crustáceos decápodes capturados na pesca do camarão-sete-barbas no sublitoral não consolidado do litoral norte do estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca* 42(2), 369–386.
- Garth, J. & Méndez, M. (1983) A new species of spider crab of the genus *Libinia* from Peru, and the first known male of *Delsolaria enriquei* Garth, 1973 (Crustacea, Brachyura, Majidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 82, 125–130.
- Garth, J.S. (1957) The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. *Reports of The Lund University Chile Expedition 1948-49*, 53, 1–127.
- Garth, J.S. (1958) Brachyura of the Pacific coast of America. Oxyrhyncha. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 21, 854.
- Gonçalves, G.R.L., Wolf, M.R., Costa, R.C. & Castilho, A.L. (2016) Decapod crustacean associations with scyphozoan jellyfish (Rhizostomeae: Pelagiidae) in the Southeastern Brazilian coast. *Symbiosis* 69, 193–198.
- De Grave, S., Pentcheff, N.D., Ah Yong, S.T., Chan, T.-Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Fransen, C.H.J.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H.,

- Tshudy, D. & Wetzer, R. (2009) A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology* 21, 1–109.
- Guinot-Dumortier, D. (1960) Sur une collection de Crustacés (Decapoda Reptantia) de Guyane Française. II. Brachyura Oxyrhyncha et Macrura. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle, 2e Série* 32, 177–187.
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41, 95–98.
- Hay, W.R. & Shore, C.A. (1918) The decapod crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries*, 35: 369–475.
- Hendrickx, M. (1999) Los cangrejos braquiúros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano, XIV-274.
- Hendrickx, M.E. (1995) Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 65, 125–150.
- Holthuis, L.B. (1959) The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). *Zoologische Verhandelingen* 44, 187–190.
- Huelsenbeck, J.P. & Crandall, K.A. (1997) Phylogeny estimation and hypothesis testing using Maximum Likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 437–466.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. (2001) Mr. Bayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17, 754–755.
- Hultgren, K., Guerao, G., Marques, F.P.L. & Palero, F. (2009) Assessing the contribution of molecular and larval morphological characters in a combined phylogenetic analysis of the Superfamily Majoidea. *Crustacean Issues* 18, 437–455.
- Hultgren, K.M. & Stachowicz, J.J. (2008) Molecular phylogeny of the brachyuran crab superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48, 986–996.
- Iamsuwansuk, A., Denduangboripant, J. & Davie, P.J.F. (2012) Molecular and morphological investigations of shovel-nosed lobsters *Thenus* spp. (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae) in Thailand. *Zoological Studies* 51(1), 108–117.
- Kameya, A., Moscoso, V. & Llellish, M. (1998) Los crustáceos decápodos y estomatópodos del Perú. *Informe de Instituto del Mar del Perú* 136, 80–109.

- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markwitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P. & Drummond, A. (2012) Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics Applications Note* 28, 1647–1649.
- Kumar, S., Stecher, G. & Tamura, K. (2016) MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution* 33, 1870–1874.
- Katoh, K., Rozewicki, J. & Yamada, K.D. (2017) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics* bbxx108, 1–7.
- Leach, W. (1815) The zoological miscellany : being descriptions of new, or interesting animals. 2, 1–296.
- Lemaitre, R. (1981) Shallow-Water Crabs (Decapoda, Brachyura) Collected in the Southern Caribbean Near Cartagena, Colombia. *Bulletin of Marine Science* 31, 234–266.
- Lockington, W.N. (1877) Remarks on the Crustacea of the Pacific Coast of North America, including a catalogue of the species in the Museum of the California Academy of Sciences, San Francisco. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 7, 63–78.
- Luque, J., Schweitzer, C.E., Santana, W., Portell, R.W., Vega, F.J. & Klompmaker, A.A. (2017) Checklist of fossil decapod crustaceans from tropical America. Part I: Anomura and Brachyura. *Nauplius* 25, e2017025.
- Mantelatto, F.L., Robles, R. & Felder, D.L. (2007) Molecular phylogeny of the western Atlantic species of the genus *Portunus* (Crustacea , Brachyura, Portunidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 150, 211–220.
- Mantelatto, F.L., Bernardo, C.H., Silva, T.E., Bernardes, V. P., & Fransozo, A. (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), 307–326.
- Mantelatto, F.L., Terossi, M., Negri, M., Buranelli, R.C., Robles, R., Magalhães, T., Tamburus, A.F., Rossi, N. & Miyazaki, M.J. (2018) DNA sequence database as a tool to identify decapod crustaceans on the São Paulo coastline. *Mitochondrial DNA Part A* 29(5), 805–815.

- Marques, F. & Pohle, G. (2003) Searching for larval support for majoid families (Crustacea: Brachyura) with particular reference to Inachoididae Dana, 1851. *Invertebrate Reproduction and Development* 43, 71–82.
- Martin, J.W. & G.E. Davis (2001) An Update classification of the recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, *Science Series* 39, 1–124.
- Melo, G.A.S. (1996) *Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do Litoral Brasileiro*. São Paulo: Editora Plêiade/Fapesp. 604p.
- Melo, G. (1998) Malacostraca-Eucarida. Brachyura. Oxyrhyncha and Brachyrhyncha. In: *Catalogue of Crustacea of Brazil*, pp. 455–515.
- Melo, G.A.S. (2008) The Brachyura (Decapoda) of Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Nauplius* 16, 1–22.
- Melo, G. (2010) The Brachyura collected by the Gedip project between Torres, Rio Grande Do Sul (Brazil) and Maldonado (Uruguay). *Atlântica, Rio Grande* 32, 39–57.
- Melo, G.A.S., Veloso, V.G. & Oliveira, M.C. (1989) A fauna de Brachyura (Crustacea: Decapoda) do litoral do Estado do Paraná. Lista Preliminar. *Nerítica* 4(1/2), 1–31.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop* 14, 1–8.
- Milne-Edwards, A. (1879) Études sur les Crustacés Podophtalmaires de la région mexicaine. In: Mission Scientifique Du Mexique et dans l'Amérique Centrale. *Recherches zoologiques pour servir à l'Histoire de la faune de l'Amérique Centrale et Du Mexique*. Paris, Ministère de l'Instruction Publique 5, 45–368.
- Milne Edwards, H. (1834) Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux 1, 468p.
- Miranda, I. & Mantelatto, F.L. (2016) Porcelain crabs of the genera *Pachycheles* Stimpson and *Neopisosoma* Haig (Decapoda: Anomura: Porcellanidae): new premises based on molecular data and comments on phylogenetic relationships in the family. *Invertebrate Systematics* 30(5), 509–520.
- Moreira, C. (1901) Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. Crustáceos do Brazil. *Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 11, 1–151.
- Moscoso, V. (2012) Catálogo de crustáceos decápodos y estomatópodos del Peru. *Boletín Instituto del Mar del Peru* 27, 1–209.
- Ng, P., Guinot, D. & Davie, P. (2008) Systema Brachyurorum: Part I. an annotated

- checklist of extant brachyuran crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology* 17, 1–286.
- O’Dea, A., Lessios, H.A., Coates, E.R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L., Collins, L.S., De Queiroz, A., Farris, D.W., Norris, R.D., Stallard, R.F., Woodburne, M.O., Aguilera, O., Aubry, M., Berggren, W.A., Budd, A.F., Cozzuol, M.A., Coppard, S.E., Duque-Caro, H., Finnegan, S., Gasparini, G.M., Grossman, E.L., Johnson, K.G., Keigwin, L.D., Knowlton N., Leigh, E.G., Leonard-Pingel, J.S., Marko, P.B., Pyenson, N.D., Rachello-Dolmen, P.G., Soibelzon, E., Soibelzon, L., Todd, J.A., Vermeij, G.J. & Jackson, J.B.C. (2016) Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2, e1600883.
- Oliveira, L. (1944) Sobre a existência na baía do Rio de Janeiro de uma aranha originária do Oceano Pacífico: *Libinia rostrata* Bell, 1835 (Majidae: Decapoda). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 40, 87–90.
- Pachelle, P.P.G., Anker, A., Mendes, C.B. & Bezerra, L.E.A. (2016) Decapod crustaceans from the state of Ceará, northeastern Brazil: an updated checklist of marine and estuarine species, with 23 new records. *Zootaxa* 4131, 1–63.
- Paulmier, F.C. (1905) Higher Crustacea of New York City. *Bulletin of the New York State Museum*, 91: 118–186.
- Pohle, G. & Marques, F. (2000) Larval stages of *Paradasygius depressus* (Bell, 1835) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) and a phylogenetic analysis for 21 genera of Majidae. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 113, 739–760.
- Poore, G.C.B. (2004) *Marine decapod Crustacea of Southern Australia: a guide to identification*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Powers, L.W. (1977) A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contributions in Marine Science* 20, 1–190.
- Rambaut, A. (2018). FigTree 1.4.4. Disponível em: <http://github.com/rambaut/figtree/>
- Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D., & Drummond, A.J. (2014). Tracer v1.6. Disponível em: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Randall, J.W. (1840) Catalogue of the Crustacea brought by Thomas Nuttall and J.K. Townsend, from the west coast of North America and the Sandwich Islands, with descriptions of such species as are apparently new, among which are included several species of different localities, previously existing in the collection of the Academy. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8(1), 106–

- 147.
- Rathbun, M.J. (1892) Catalogue of the crabs of the family Periceridae in the U. S. National Museum. *Proceedings of the United States National Museum* 15, 231–277.
- Rathbun, M.J. (1925) The spider crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum* 129, 1–613.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., H'Ohna, A., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61(3), 539–542.
- Ruiz-Arreola, H.J., Sánchez-Vargas, D.P. & Díaz-Gaxiola, J. (2014) Crustáceos decápodos de la colección de invertebrados marinos del Laboratorio de Ecología del Instituto Tecnológico de los Mochis (ITLM). *Juyyaania* 2, 137–155.
- Schneider, H. (2017). *Métodos de análise filogenética*. 4ª edição. Chiado Editora 354p.
- Schubart, C.D. (2011) Reconstruction of phylogenetic relationships within Grapsidae (Crustacea: Brachyura) and comparison of trans-isthmian versus amphi-atlantic gene flow based on mtDNA. *Zoologischer Anzeiger* 250, 472–478.
- Schubart, C.D. & Huber, M.G.J. (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.
- Souza, J.A.F. (1997) Brachyura da plataforma meridional do Rio Grande do Sul, Brasil (Crustacea, Decapoda). *Nauplius* 5(2), 33–58.
- Stamatakis, A. (2014) RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 30(9), 1312–1313.
- Streets, T. (1870) Notice of some Crustacea of the genus *Libinia*, with descriptions of four new species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 22, 104–107.
- Tabb, D. & Manning, R. (1961) A checklist of the flora and 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, 552–649.
- Talavera, G. & Castresana, J. (2007) Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology* 56, 564–577.
- Tavares, M. & Santana, W. (2011) A new genus for *Libinia rostrata* Bell, 1835, with

- comments on the validity of *Libinia bellicosa* Oliveira, 1944 (Crustacea, Brachyura, Majoidea, Epialtidae). *Zootaxa* 68, 61–68.
- Tavares, M. & Santana, W. (2012) On the morphological differentiation between *Libinia spinosa* and *L. ferreirae* (Crustacea: Brachyura: Majoidea: Epialtidae). *Zoologia* 29, 577–588.
- Tsang, L.M., Schubart, C.D., Ahyong, S.T., Lai, J.C.Y., Au, E.Y.C., Chan, T.Y., Ng, P.K.L. & Chu, K.H. (2014) Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. *Molecular Biology and Evolution* 31, 1173–1187.
- Untergasser, A., Cutcutache, I., Koressaar, T., Ye, J., Faircloth, B.C., Remm, M. & Rozen, S.G. (2012) Primer3-new capabilities and interfaces. *Nucleic Acids Research* 40, 1–12.
- Vargas, R. & Wehrtmann, I. (2009) Decapod Crustaceans. In: I. Wehrtmann and J. Cortéz (Eds), *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*, pp. 538.
- White, A. (1847) *List of the specimens of Crustacea in the collection of the British Museum*. British Museum, Londres.
- Wicksten, M.K. (1993) A review and a model of decorating behavior in spider crabs (Decapoda, Brachyura, Majidae). *Crustaceana* 64(3), 314–325.
- Williams, A. (1965) Marine decapod crustaceans of the Carolinas. *Fishery Bulletin*, 65, 1–298.
- Williams, A.B. (1984) *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Williams, A.B, Shaw, J. & Hopkins, T. (1977) *Stilbomastax*, a new genus of spider crab (majidae: Tychinae) from the west indies region, with notes on american relatives. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 90, 884–893.
- Windsor, A.M. & Felder, D.L. (2014) Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae MacLeay (Decapoda:Brachyura:Majoidea). *Invertebrate Systematics* 28, 145–173.
- Windsor, A.M. & Felder, D.L. (2017) Corrigendum to: Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae MacLeay (Decapoda:Brachyura:Majoidea). *Invertebrate Systematics* 31, 232.