



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA

**TAXONOMIA, FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DAS ESPÉCIES DE
CARANGUEJOS DO GÊNERO *Uca* Leach, 1814 (DECAPODA:
OCYPODIDAE) NO OCEANO ATLÂNTICO E PACÍFICO ORIENTAL**

LUIS ERNESTO ARRUDA BEZERRA

RECIFE – PE

2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA

**TAXONOMIA, FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DAS ESPÉCIES DE
CARANGUEJOS DO GÊNERO *Uca* Leach, 1814 (DECAPODA:
OCYPODIDAE) NO OCEANO ATLÂNTICO E PACÍFICO ORIENTAL**

LUIS ERNESTO ARRUDA BEZERRA

Tese submetida à coordenação do Programa de
Pós-Graduação em Oceanografia do Departamento de
Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco
como parte dos requisitos necessários para obtenção
do título de doutor em Oceanografia.

ORIENTADOR: Prof. Dr. PETRÔNIO ALVES COELHO

RECIFE – PE

2009

B574t

Bezerra, Luis Ernesto Arruda.

Taxonomia, filogenia e biogeografia das espécies de caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) no Oceano Atlântico e Pacífico Oriental / Luis Ernesto Arruda Bezerra. - Recife: O Autor, 2009.

xx, 361 folhas, il : tabs.,grafs.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, 2009.

Inclui Referências Bibliográficas e Apêndices.

1. Oceanografia. 2. Gênero *Uca*. 3. Revisão Taxonômica. 4. Filogenia. 5. Distribuição. 6. PAE. I. Título.

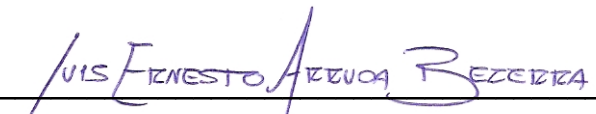
UFPE

551.46

BCTG/ 2009-048

Esta tese foi submetida à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Oceanografia como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Doutor em Oceanografia, outorgado pela Universidade Federal de Pernambuco, e encontra-se à disposição dos interessados na Biblioteca do Centro de Tecnologia e Geociências da referida Universidade.

A transcrição de qualquer trecho desta tese é permitida, desde que seja feita de conformidade com as normas da ética científica.


LUIS ERNESTO ARRUDA BEZERRA

Tese Aprovada em: 19 de fevereiro de 2009



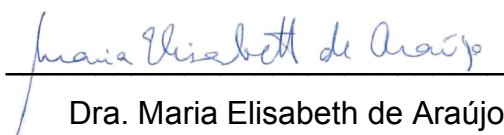
Dr. Petrônio Alves Coelho
Departamento de Oceanografia
Universidade Federal de Pernambuco
Orientador



Dr. Marcos Domingos S. Tavares
Museu de Zoologia
Universidade de São Paulo
Examinador



Dr. Célio Ubirajara Magalhães Filho
Componente Coleções Biológicas
Instituto de Pesquisas da Amazônia
Examinador



Dra. Maria Elisabeth de Araújo
Departamento de Oceanografia
Universidade Federal de Pernambuco
Examinadora



Dr. Martin Lindsey Christoffersen
Departamento de Sistemática e Evolução
Universidade Federal da Paraíba
Examinador

“À terra natal,
um filho ausente”

José de Alencar (1829 – 1877)
Escritor cearense

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Petrônio Alves Coelho, por ter me convidado para realizar o doutorado sob sua orientação, permitindo a convivência diária, conversas e ensinamentos, sempre com toda calma e paciência que lhe são características no trato das mais diversas questões e, principalmente, por estar sempre disposto a me ajudar e apoiar nas diferentes situações que apareceram ao longo desses anos.

Ao grande amigo Alexandre Oliveira de Almeida (Parla, Moisés!!), não só por todo o apoio, ajuda e estímulo, sem os quais este e outros trabalhos não teriam sido realizados mas, principalmente, pela amizade consolidada ao longo desses anos em Recife, e que fez esse doutorado ter valido a pena.

Às Profas. Dra. Helena Matthews-Cascon e Dra. Vânia Maria Maciel Melo, da Universidade Federal do Ceará, por todo o apoio que têm me dado, desde a minha graduação até hoje; apoio este que foi fundamental para que eu chegasse até aqui.

Ao Dr. Rafael Lemaitre, curador da coleção de crustáceos do National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), Washington DC, por ter me recebido em seu laboratório e por todas as facilidades dadas à mim quando da minha estada no USNM.

Ao Dr. Mark Siddall, curador da coleção de crustáceos do American Museum, New York, por ter me recebido no museu e permitido o acesso irrestrito à coleção.

Ao Prof. Dr. Gustavo Augusto Schmidt de Melo pela maneira como me recebeu no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, por ter permitido livre acesso à coleção e pelas animadas e engrandecedoras conversas durante o horário de almoço.

Ao Prof. Dr. Marcos Domingos Siqueira Tavares, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, por ter permitido o acesso à coleção e por ter aceito participar dessa banca.

À Profa. Dra. Maria Elisabeth Araújo, da Universidade Federal de Pernambuco, pela imensurável ajuda com a parte de filogenia e por ter aceito participar dessa banca.

Aos Profs. Dr. Célio Magalhães, do Instituto de Pesquisas da Amazônia e Dr. Martin Christoffersen da Universidade Federal da Paraíba, por terem aceito participar dessa banca.

Ao grande amigo Carlos David de Santana, pela ajuda com as análises filogenéticas, pela força em Washington DC e pelas boas farras dos fins de semana, que ajudaram a tornar a vida em DC mais animada.

A Giovanna Gondin Montingelli (Loirinha gotinha d'água!!) pelos bons momentos vividos em Washington DC e em New York, pelas animadas conversas sobre filogenia e por todo apoio e estímulo.

À toda a turma do Smithsonian Institution, Omar Carvajal, Sônia Andrade, Joana Zanol, Sarah Truenell, Owen Lonsdale, Suresh Benjamim, Rosario Castaneda, Vinita Gowda e em especial à Carla Piantoni, pelos bons momentos vividos em Washington DC, especialmente as sextas-feiras, no POETS e no Fadó, em Chinatown.

Ao amigo T. Chad Walter, pela forma como me recebeu no Smithsonian, por ter se colocado à disposição em me ajudar com as mais diversas questões que se apresentaram nos 6 meses em que fiquei nos EUA e, em especial, pela ajuda incondicional, sem a qual grande parte deste trabalho não teria sido realizada.

A Karen Reed, do Departamento de Invertebrados do Smithsonian Institution, por toda a ajuda e atenção dispensada, especialmente com a localização de vários lotes da coleção.

À todos do Laboratório de Carcinologia da Universidade Federal de Pernambuco, Catarina Silva, Débora Lucateli, Jesser Fidelis (Jeseeeeeeeeerrrr!!!), Cileide Soares, Daniela Castiglioni, Filipe Souza (IC), Bruno Giraldes e Ricardo Paiva pela amizade e apoio constantes.

Aos meus irmãos pernambucanos Alan Oliveira (Mago) e Gustavo Queiroz (Joselito). Agradecer pelo apoio e dizer que somos amigos é muito pouco pra traduzir o que esses quase 4 anos de convivência diária juntos representaram. Grande parte do meu amadurecimento pessoal e profissional eu devo a vocês. Não sei o que o futuro reserva, mas sei que vocês estarão sempre presentes e serão importantes para mim.

À minha "família" em Pernambuco, José Vitor, Flávia Marques, Ian e Lucas, pela amizade e carinho com o quais sempre me trataram, e por terem me recebido em sua casa quando da minha chegada em Recife. Sem o apoio de vocês, dificilmente eu estaria aqui hoje, redigindo estas linhas.

À Rosilane Salazar, pelo carinho, apoio e estímulo. Embora distante, nossa amizade e o carinho que sentimos um pelo outro sempre existirão.

A Renata Costa, pelo carinho e compreensão durante boa parte dessa caminhada.

Aos amigos de Recife, Gustavo Monteiro (Dom Gugu), Java Araújo, Tiago Melo (Semoguinho), Eduardo Duarte e Elyne Peixoto, pelos bons momentos vividos e que tornaram a vida em Recife mais animada e, em especial, à Germana Sousa, pelo fundamental apoio quando da minha chegada em Recife.

À minha tia Ana Margarida Arruda Rosenberg, por ter me recebido em seu apartamento e por toda atenção à mim dedicada quando da minha estada em São Paulo.

Aos meus pais Francisco Luiz dos Santos Bezerra e Maria Goretti Arruda Bezerra, e ao meu irmão Gustavo Arruda Bezerra, pelo apoio incansável, incontestado e incondicional, sem os quais seria impossível chegar até aqui.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	xiii
LISTA DE TABELAS	xviii
LISTA DE ABREVIATURAS	xix
RESUMO	xx
ABSTRACT	xxi
CONSIDERAÇÕES INICIAIS	1
CAPÍTULO I – O Gênero <i>Uca</i> (Decapoda: Ocypodidae)	2
1. Considerações gerais	3
2. Sistemática e taxonomia	7
2.1. Histórico da designação <i>Uca</i>	7
2.2. Designação da espécie-tipo do gênero <i>Uca</i>	10
2.3. Classificação genérica e subgenérica para o gênero <i>Uca sensu lato</i>	12
3. Biogeografia	20
CAPÍTULO II – Revisão taxonômica das espécies de caranguejos do gênero <i>Uca</i> Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) do Atlântico e Pacífico Oriental	24
1. Introdução	25
2. Metodologia	27
3. Resultados	30
Chave de identificação para os subgêneros americanos de <i>Uca</i>	32
Diagnose para os subgêneros americanos do gênero <i>Uca</i>	32
Subgênero <i>Uca</i> s. str. Leach, 1814	32
Subgênero <i>Minuca</i> Bott, 1954	32
Subgênero <i>Leptuca</i> Bott, 1973	32
Chave de identificação para as espécies atlânticas do Subgênero <i>Uca</i> s. str.	33
Diagnose para as espécies atlânticas do Subgênero <i>Uca</i> s. str.	34
<i>Uca (Uca) major</i> (Herbst, 1782)	34

<i>Uca (Uca) maracoani</i> (Latreille, 1802)	37
<i>Uca (Uca) tangeri</i> (Eydoux, 1835)	41
Chave de identificação para as espécies do Atlântico Ocidental do Subgênero <i>Minuca</i>	44
Diagnose para as espécies do Atlântico Ocidental do Subgênero <i>Minuca</i>	46
<i>Uca (Minuca) burgersi</i> Holthuis, 1967	46
<i>Uca (Minuca) longisignalis</i> Salmon & Atsides, 1968	50
<i>Uca (Minuca) marguerita</i> Thurman, 1981	53
<i>Uca (Minuca) minax</i> (Le Conte, 1855)	56
<i>Uca (Minuca) mordax</i> (Smith, 1870)	59
<i>Uca (Minuca) pugnax</i> (Smith, 1870)	62
<i>Uca (Minuca) rapax</i> (Smith, 1870)	64
<i>Uca (Minuca) thayeri</i> Rathbun, 1900	68
<i>Uca (Minuca) victoriana</i> von Hagen, 1987	71
<i>Uca (Minuca) vocator</i> (Herbst, 1804)	74
Chave de identificação para as espécies do Atlântico Ocidental do Subgênero <i>Leptuca</i>	77
Diagnose para as espécies do Atlântico Ocidental do Subgênero <i>Leptuca</i>	79
<i>Uca (Leptuca) cumulanta</i> Crane, 1943	79
<i>Uca (Leptuca) leptodactyla</i> Rathbun, 1898	82
<i>Uca (Leptuca) panacea</i> Novak & Salmon, 1974	85
<i>Uca (Leptuca) pugilator</i> (Bosc, 1802)	87
<i>Uca (Leptuca) speciosa</i> (Ives, 1891)	90
<i>Uca (Leptuca) spinicarpa</i> Rathbun, 1900	93
<i>Uca (Leptuca) subcylindrica</i> (Stimpson, 1859)	96
<i>Uca (Leptuca) uruguayensis</i> Nobili, 1901	98
Chave de identificação para as espécies do Subgênero <i>Uca</i> s. str. do Pacífico Oriental	100
Diagnose para as espécies do Subgênero <i>Uca</i> s. str. do Pacífico Oriental	102
<i>Uca (Uca) heteropleura</i> (Smith, 1870)	102
<i>Uca (Uca) insignis</i> (H. Milne Edwards, 1852)	105
<i>Uca (Uca) intermedia</i> von Prael & Toro, 1985	108
<i>Uca (Uca) monilifera</i> Rathbun, 1914	110
<i>Uca (Uca) ornata</i> (Smith, 1870)	112

<i>Uca (Uca) princeps</i> (Smith, 1870)	114
<i>Uca (Uca) stylifera</i> (H. Milne Edwards, 1852)	117
Chave de identificação para as espécies do Subgênero <i>Minuca</i> do Pacífico Oriental	119
Diagnose para as espécies do Subgênero <i>Minuca</i> do Pacífico Oriental	121
<i>Uca (Minuca) argilicola</i> Crane, 1941	121
<i>Uca (Minuca) brevifrons</i> (Stimpson, 1860)	123
<i>Uca (Minuca) ecuadoriensis</i> Maccagno, 1902	125
<i>Uca (Minuca) galapagensis</i> Rathbun, 1902	128
<i>Uca (Minuca) herradurensis</i> Bott, 1954	131
<i>Uca (Minuca) umbratila</i> Crane, 1941	133
<i>Uca (Minuca) zacae</i> Crane, 1941	135
Chave de identificação para as espécies do Subgênero <i>Leptuca</i> do Pacífico Oriental	137
Diagnose para as espécies do Subgênero <i>Leptuca</i> do Pacífico Oriental	142
<i>Uca (Leptuca) batuenta</i> Crane, 1941	142
<i>Uca (Leptuca) beebei</i> Crane, 1941	144
<i>Uca (Leptuca) crenulata</i> (Lockington, 1877)	146
<i>Uca (Leptuca) coloradensis</i> (Rathbun, 1893)	148
<i>Uca (Leptuca) deichmanni</i> Rathbun, 1935	150
<i>Uca (Leptuca) dorothea</i> von Hagen, 1968	152
<i>Uca (Leptuca) festae</i> Nobili, 1902	154
<i>Uca (Leptuca) helleri</i> Rathbun, 1902	156
<i>Uca (Leptuca) inaequalis</i> Rathbun, 1935	158
<i>Uca (Leptuca) latimanus</i> (Rathbun, 1893)	160
<i>Uca (Leptuca) limicola</i> Crane, 1941	162
<i>Uca (Leptuca) musica</i> Rathbun, 1914	164
<i>Uca (Leptuca) oerstedti</i> Rathbun, 1904	166
<i>Uca (Leptuca) panamensis</i> (Stimpson, 1859)	168
<i>Uca (Leptuca) pygmaea</i> Crane, 1941	171
<i>Uca (Leptuca) saltitanta</i> Crane, 1941	173
<i>Uca (Leptuca) stenodactylus</i> (H. Milne Edwards & Lucas, 1843)	175
<i>Uca (Leptuca) tallanica</i> von Hagen, 1968	177
<i>Uca (Leptuca) tenuipedes</i> Crane, 1941	179

<i>Uca (Leptuca) terpsichores</i> Crane, 1941	181
<i>Uca (Leptuca) tomentosa</i> Crane, 1941	183
CAPÍTULO III – Filogenia e biogeografia das espécies de caranguejos do gênero <i>Uca</i> Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae)	185
1. Introdução	186
2. Metodologia	188
3. Resultados	189
4. Discussão	194
5. Conclusão	212
CAPÍTULO IV – Padrões distribucionais das espécies de caranguejos do gênero <i>Uca</i> Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) no Oceano Atlântico e Pacífico Oriental: Análise de Parcimônia de Endemismo	213
1. Introdução	214
2. Metodologia	217
3. Resultados	219
4. Discussão	222
5. Conclusão	230
CONSIDERAÇÕES FINAIS	231
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	232
APÊNDICE I - Estampas	262
APÊNDICE II - Intra-specific variations across preserved specimens of the fiddler crabs <i>Uca panacea</i> and <i>Uca pugilator</i> (Decapoda: Ocypodidae)	322
APÊNDICE III - Redescription of the fiddler crab <i>Uca (Leptuca) spinicarpa</i> (Decapoda: Ocypodidae)	331
APÊNDICE IV - Lista de caracteres utilizados na análise filogenética	343
APÊNDICE V - Matriz de dados utilizada na análise filogenética	353
APÊNDICE VI - Matriz de dados utilizada na análise de PAE	358

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

1. Exemplar macho de chama-maré. *Uca (Minuca) rapax* (Smith, 1898). 3
2. Representações dos chama-marés contidas na obra “Historia Naturalis Brasiliae”. A. Maracoani, Marcgrave, 1648: 184. B. Ciecie Ete, Marcgrave, 1648: 185. Imagens retiradas do original, disponível em: http://pt.pandapedia.com/wiki/Historia_Naturalis_Brasiliae. 8
3. Ilustração de *Cancer Uca una, brasiliensis* feita por Seba (1758). 10
4. Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre 28 espécies de caranguejos do gênero *Uca*, incluindo 9 subgêneros *sensu* Crane (1975), com base na porção 16S do DNA ribossomal. (Modificado de Levinton *et al.*, 1996). 16
5. Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre 88 espécies de caranguejos do gênero *Uca*, incluindo 9 subgêneros *sensu* Crane (1975), com base em 236 caracteres morfológicos (Modificado de Rosenberg, 2001). 17
6. Relações filogenéticas entre os subgêneros de *Uca* com base na análise de apomorfias exclusivas de cada subgênero. Os gêneros *Ocypode* e *Heloecius* são usados como grupo externo (Modificado de Beinlich & von Hagen, 2006). 19
7. Reconstrução da dispersão das espécies do gênero *Uca* utilizando um mapa do terciário (Mioceno). A. Colonização do novo mundo a partir da Austrália pelas espécies de frente estreita, via sul da África. a. *Uca maracoani antiqua*; d. *U. (Gelasimus) dampieri*; e. *U. (Australuca) elegans*; H. *Heloecius*; t. *U. (Uca) tangeri*. B. Segunda invasão do novo mundo, pelas espécies de frente larga, via Mar de Tethys. L. *Leptuca*; M. *Minuca*; i. *U. (Cranuca) inversa*; s. *U. (Paraleptuca) sindensis*. (Modificado de Beinlich & von Hagen, 2006). 23

CAPÍTULO II

1. *Uca (Uca) maracoani*. Lectótipo designado por Crane (1975), o qual se encontra depositado no Muséum National d'Histoire Naturelle, em Paris. 40

2. *Uca (Minuca) marguerita*. A. Quelípodo maior do holótipo com a carena da margem superior da cavidade carpal se voltando em direção ao dátilo (seta) (USNM 180400, 15,1 mm de LC). B. Quelípodo maior de exemplar onde a carena não da margem superior da cavidade carpal se volta em direção ao dátilo (seta) (USNM 180444, 17,2 mm de LC). 55

3. A. Quelípodo maior de *U. (Minuca) mordax* evidenciando a ausência da carena oblíqua na face interna da palma (USNM 138588, 18,3 mm de LC). B. Quelípodo maior de *U. (Minuca) mordax* com a carena oblíqua na face interna da palma (USNM 18430, palma + pólex = 37,07 mm). 61

4. 2º e 3º patas ambulatórias das fêmeas de *U. (Minuca) burgersi* (A) e *U. (Minuca) victoriana* (B). Escala: 0,2 mm. A. MZUSP 14515. B. MZUSP 18571. 73

5. Margem suborbital de *U. (Minuca) victoriana* (A) e *U. (Minuca) rapax* (B). A. ZMH-K 28887, holótipo, 11 mm de LC. B. USNM 170173, 18,3 mm de LC. 73

6. Patas ambulatórias de *U. (Minuca) vocator*, com leve pubescência na margem ventral do própodo (USNM 24545, 27 mm de LC) 76

7. Macho de *U. (Uca) heteropleura* com cerda ocular (seta) menor que a córnea (USNM 138550, 19,3 mm de LC). 104

8. A. Margem dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) insignis* (USNM 138577, 34 mm de LC). B. Margem dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) ornata* (USNM 136616, 38,8 mm de LC). 107

9. A. Superfície dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) princeps* (USNM 14826, 34 mm de LC). B. Superfície dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) monilifera* (USNM 67735, 41 mm de LC). 116

10. Abdome do holótipo de *U. (Leptuca) deichmanni* com os segmentos abdominais não fusionados (USNM 70832, 12 mm de LC). 151

11. *Uca (Minuca) helleri*. A. Quelípodo maior do holótipo (USNM 24829, palma + pólex = 11mm). B. Quelípodo maior utilizado por Crane (1975) (USNM 25666, palma + pólex = 16mm). 157

12. Abdome do parátipo de *U. (Leptuca) limicola* com os segmentos abdominais não fusionados (USNM 137416, 9,45 mm de LC). 159

13. *Uca (Leptuca) musica*. Holótipo com os segmento 3 ao 6 fusionados. As setas indicam os segmentos 1 e 2. (USNM 22081, 12,08 mm de LC). 163

CAPÍTULO III

1. Consenso estrito de 24 árvores mais parcimoniosas ($L = 1,603$; $CI = 0,17$, $RI = 0,64$). Os subgêneros seguem a proposta de Beinlich & von Hagen (2006). 190
2. Subdivisões do Gênero *Uca* sensu lato baseadas na presente filogenia. 200
 - A. Proposta onde 11 gêneros são reconhecidos. B. Todas as espécies de frente larga seriam classificadas no Gênero *Minuca*, o qual seria formado por 6 subgêneros. C. Apenas as espécies de frente larga do Novo Mundo seriam classificadas no Gênero *Minuca*, formado por 2 subgêneros.
3. Carcinólitos de *Uca* (*Uca*) *maracoani* da Formação Pirabas (Eoceno), do Estado do Pará, Brasil. A. Superfície dorsal da carapaça. B. Face externa da palma, pólex e dátilo. Imagens cedidas pelo Prof. Dr. Vladimir Távora (UFPA). 202
4. Mapa com a posição dos continentes e do Mar de Tethys no início do Período Cretáceo (Idade: Aptiano). Modificado de Scotese (1991). 204
5. Mapa do Cretáceo Médio (Idade: Albiano), mostrando a conexão entre os continentes Sul Americano e Africano. As correntes oceânicas de superfície também são evidenciadas. Modificado de Néraudeau & Mathey (2000). 205
6. Mapa do Cretáceo Médio (Idade: Cenomaniano) mostrando o corredor trans-saariano. Os números dizem respeito a espécies de echinoides fósseis e as setas representam paleocorrentes quentes (seta contínuas) e frias (setas interrompidas). Adaptado de Néraudeau & Mathey (2000). 206
7. Porção final do cladograma obtido no presente trabalho, destacando as espécies de *Minuca* e *Leptuca*. Os números indicam os possíveis eventos de soerguimento do Istmo do Panamá. Os asteriscos (*) indicam as espécies Atlânticas. 209
8. Porção final do cladograma obtido no presente trabalho, destacando as espécies de *Uca* s. str. Os números indicam os possíveis eventos de soerguimento do Istmo do Panamá. Os asteriscos (*) indicam as espécies Atlânticas. 210

CAPÍTULO IV

1. Mapa mostrando a distribuição dos quadrados ($10^{\circ} \times 10^{\circ}$) ao longo da costa 218 do Oceano Pacífico Oriental (A) e nas costas leste e oeste do Oceano Atlântico (B).

2. Árvore de consenso estrito de 2 árvores mais parcimoniosas ($L = 31$, $CI = 0,6774$, $RI = 0,8701$) com os quadrados (Q1-Q20) e espécies (numeradas de 1 a 20) do Atlântico. Bolas brancas representam espécies endêmicas para as áreas e bolas pretas representam espécies que ocorrem em áreas divididas. 1. *U. (M.) pugnax*; 2. *U. (L.) pugilator*; 3. *U. (M.) minax*; 4. *U. (L.) subcylindrica*; 5. *U. (M.) longisignalis*; 6. *U. (L.) spinicarpa*; 7. *U. (L.) speciosa*; 8. *U. (L.) panacea*; 9. *U. (M.) marguerita*; 10. *U. (U.) major*; 11. *U. (M.) thayeri*; 12. *U. (M.) rapax*; 13. *U. (M.) burgersi*; 14. *U. (M.) vocator*; 15. *U. (L.) leptodactyla*; 16. *U. (L.) cumulanta*; 17. *U. (M.) mordax*; 18. *U. (U.) maracoani*; 19. *U. (M.) victoriana*; 20. *U. (L.) uruguayensis*; 21. *U. (U.) tangeri*.

3. Árvore mais parcimoniosa ($L = 45$, $CI = 0,7778$, $RI = 0,7500$) com os 221 quadrados (Q1-Q8) e espécies (numeradas de 1 a 35) do Pacífico. Bolas brancas representam espécies endêmicas para as áreas e bolas pretas representam espécies que ocorre em áreas divididas. 1. *U. (L.) crenulata*; 2. *U. (U.) monilifera*; 3. *U. (L.) coloradensis*; 4. *U. (L.) musica*; 5. *U. (U.) princeps*; 6. *U. (L.) latimanus*; 7. *U. (M.) ecuadoriensis*; 8. *U. (M.) argilicola*; 9. *U. (M.) brevifrons*; 10. *U. (L.) oerstedii*; 11. *U. (M.) umbratila*; 12. *U. (M.) zacae*; 13. *U. (M.) herradurensis*; 14. *U. (L.) panamensis*; 15. *U. (L.) tomentosa*; 16. *U. (L.) festae*; 17. *U. (L.) beebei*; 18. *U. (L.) stenodactylus*; 19. *U. (U.) stylifera*; 20. *U. (L.) inaequalis*; 21. *U. (L.) terpsichores*; 22. *U. (U.) ornata*; 23. *U. (L.) tenuipedes*; 24. *U. (L.) limicola*; 25. *U. (U.) intermedia*; 26. *U. (L.) deichmanni*; 27. *U. (L.) dorotheae*; 28. *U. (L.) saltitanta*; 29. *U. (L.) batuenta*; 30. *U. (U.) heteropleura*; 31. *U. (L.) pygmaea*; 32. *U. (U.) insignis*; 33. *U. (L.) tallanica*; 34. *U. (M.) galapagensis*; 35. *U. (L.) helleri*.

4. Correlação entre a distribuição das espécies *Uca* do Atlântico Oeste com 228 as províncias biogeográficas proposta por Spalding *et al.* (2007). A. Cladograma de área resultante da análise de PAE. 1. *U. (M.) pugnax*; 2. *U. (L.) pugilator*; 3. *U. (M.) minax*; 4. *U. (L.) subcylindrica*; 5. *U. (M.) longisignalis*; 6. *U. (L.) spinicarpa*; 7. *U. (L.) speciosa*; 8. *U. (L.) panacea*; 9. *U. (M.) marguerita*; 10. *U. (U.) major*; 11. *U. (M.) thayeri*; 12. *U. (M.) rapax*; 13. *U. (M.) burgersi*; 14. *U. (M.) vocator*; 15. *U. (L.) leptodactyla*; 16. *U. (L.) cumulanta*; 17. *U. (M.) mordax*; 18. *U. (U.) maracoani*; 19. *U. (M.) victoriana*; 20. *U. (L.) uruguayensis*; 21. *U. (U.) tangeri*. B. Divisão da costa atlântica das Américas em províncias feita por Spalding *et al.* (2007). 1- Província Caroliniana. 2- Província Norte do Golfo do México. 3- Província Caribenha. 4- Província da plataforma norte do Brasil. 5- Província Brasileira. 6- Província temperada quente do sudoeste do Atlântico. 7- Província Magalhânica.

5. Correlação entre a distribuição das espécies *Uca* do Pacífico Oriental com 229 as províncias biogeográficas proposta por Spalding *et al.* (2007). A. Cladograma de área resultante da análise de PAE. B. Divisão da costa pacífica das Américas em províncias feita por Spalding *et al.* (2007). 1- Província Californiana. 2- Província Panamenha. 3- Província Peru-Chile. 1. *U. (L.) crenulata*; 2. *U. (U.) monilifera*; 3. *U. (L.) coloradensis*; 4. *U. (L.) musica*; 5. *U. (U.) princeps*; 6. *U. (L.) latimanus*; 7. *U. (M.) ecuadoriensis*; 8. *U. (M.) argilicola*; 9. *U. (M.) brevifrons*; 10. *U. (L.) oerstedii*; 11. *U. (M.) umbratila*; 12. *U. (M.) zacae*; 13. *U. (M.) herradurensis*; 14. *U. (L.) panamensis*; 15. *U. (L.) tomentosa*; 16. *U. (L.) festae*; 17. *U. (L.) beebei*; 18. *U. (L.) stenodactylus*; 19. *U. (U.) styliifera*; 20. *U. (L.) inaequalis*; 21. *U. (L.) terpsichores*; 22. *U. (U.) ornata*; 23. *U. (L.) tenuipedes*; 24. *U. (L.) limicola*; 25. *U. (U.) intermedia*; 26. *U. (L.) deichmanni*; 27. *U. (L.) dorotheae*; 28. *U. (L.) saltitanta*; 29. *U. (L.) batuenta*; 30. *U. (U.) heteropleura*; 31. *U. (L.) pygmaea*; 32. *U. (U.) insignis*; 33. *U. (L.) tallanica*; 34. *U. (M.) galapagensis*; 35. *U. (L.) helleri*.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

1. Divisão do gênero *Uca* em 10 novos gêneros proposta por Bott (1973b). 13
2. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros proposta por Crane (1975). 14
3. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros proposta por Beinlich & von Hagen (2006). 18

LISTA DE ABREVIATURAS

m = macho

f = fêmea

fov = fêmeas ovígeras

j = juvenil

USNM - National Museum of Natural History.

AMNH - American Museum of Natural History.

MZUSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

DOUFPE - Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco.

MZUESC - Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz.

RMNH - Rijksmuseum van Natuurlijke Historie.

ZMH - Zoologischen Museums Hamburg.

MEV - Microscopia eletrônica de varredura.

pl. - prancha

fig. - figura

LC - Largura da carapaça

CC - Comprimento da carapaça

e.g. - *exempli gratia* (por exemplo)

sic - assim; desta forma

s. str. - *sensu stricto*

m.a. - Milhões de anos

com. pess. - Comunicação pessoal

mt. - metros

ADN - Acido Desoxirribonucleico

TAXONOMIA, FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DAS ESPÉCIES DE CARANGUEJOS DO GÊNERO *UCA* LEACH, 1814 (DECAPODA: OCYPODIDAE) NO OCEANO ATLÂNTICO E PACÍFICO ORIENTAL Tese de Doutorado. Autor: Luis Ernesto Arruda Bezerra. Orientador: Prof. Dr. Petrônio Alves Coelho. Departamento de Oceanografia, Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco.

RESUMO

Atualmente, são reconhecidas 94 espécies de caranguejos do gênero *Uca*. No presente trabalho, foi realizada uma revisão taxonômica daquelas que ocorrem no Oceano Atlântico (21 no setor Ocidental e uma no Oriental) e na costa Pacífica das Américas (35 espécies), bem como uma análise filogenética e uma análise distribucional utilizando o método de Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE). O material analisado se encontra depositado no National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), American Museum of Natural History, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz e Coleção Carcinológica da Universidade Federal de Pernambuco. Além destas instituições, material do Zoologisches Museum Hamburg e do Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, também foi examinado, via empréstimo. Um total de 8.456 exemplares das 56 espécies foi analisado. Com o estudo dessas amostras, foi possível propor novas chaves de identificação, atualizando as já existentes para o Oceano Atlântico e para o Pacífico Oriental, incluindo as espécies descritas mais recentemente. Estampas com fotos da região dorsal e frontal da carapaça, margem interna e externa do grande e do pequeno quelípodo, patas ambulatoriais e abdome, foram preparadas com o intuito de facilitar a identificação, além de comentários onde são reportadas variações taxonômicas existentes entre tipos e material adicional, entre populações de diferentes localidades e entre algumas espécies similares. A análise filogenética realizada suporta, entre outros, a criação de um subgênero próprio, *Cranuca*, proposto recentemente para abrigar *U. (Cranuca) inversa*. Por outro lado, a permanência de *U. (Uca) tangeri* junto com as demais espécies do subgênero *Uca* s. str. não é corroborada, sugerindo que a mesma deve ser classificada em um subgênero próprio, *Afruca*. Considerando a premissa da escola cladística de classificação sistemática, os resultados da análise filogenética sugerem, ainda, que os atuais subgêneros devem ser elevados a categoria de gênero, com o reconhecimento de um gênero novo para abrigar *U. (Tubuca) formosensis*. Outra interpretação colocaria todas as espécies de frente larga em um só gênero, *Minuca*, o qual seria composto por seis subgêneros, ou colocaria apenas as espécies de frente larga do Novo Mundo no gênero *Minuca*, dividido em dois subgêneros. Com árvore obtida no estudo filogenético, uma proposta biogeográfica, levando em consideração os fatores paleoclimáticos, paleogeográficos e paleoceanográficos ocorridos desde o Cretáceo até os dias atuais, é apresentada com o intuito de explicar a evolução e atual distribuição do grupo. Por fim, os cladogramas de área obtidos com a análise de PAE revelaram a ocorrência de cinco áreas de endemismo no Atlântico e duas no Pacífico Oriental. Estas áreas correspondem, em grande parte, com a mais recente divisão do mundo em províncias biogeográficas. Os fatores oceanográficos que caracterizam estas províncias, bem como aqueles que podem exercer influência na distribuição das espécies de *Uca*, são discutidos em detalhes.

Palavras-chave: gênero *Uca*, revisão taxonômica, filogenia, distribuição, PAE.

TAXONOMY, PHYLOGENY AND BIOGEOGRAPHY OF FIDDLER CRABS (GENUS *UCA*) LEACH, 1814 (DECAPODA: OCYPODIDAE) FROM ATLANTIC OCEAN AND EASTERN PACIFIC PhD thesis. Author: Luis Ernesto Arruda Bezerra. Advisor: Prof. Dr. Petrônio Alves Coelho. Departamento de Oceanografia, Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco.

ABSTRACT

The genus *Uca* comprises about 94 species. In the present contribution, a taxonomic review of those species distributed in the Atlantic Ocean (21 in the Western Atlantic and 1 in the Eastern Atlantic) and along the Pacific coast of America (35 species) has been completed as well as a phylogenetic analysis and a Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). The material examined are deposited in the National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), American Museum of Natural History, Museu de Zoologia of Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia of Universidade Estadual de Santa Cruz and Coleção Carcinológica of Universidade Federal de Pernambuco. Besides, material from Zoologischen Museums Hamburg and Rijksmuseum van Natuurlijke Historie was also analysed via loan. After the examination of 8.667 specimens, new keys of identification, updating the keys known to the Atlantic Ocean and to the Eastern Pacific are proposed, including the species recent described. Plates with images of the dorsal and frontal view of the carapace, inside and outside view of the major and minor cheliped, ambulatory legs and abdomen are prepared to help in the identification. Moreover, comments reporting morphological variations among the types and additional material and among populations of different localities are included. The phylogenetic analysis support the creation of a new subgenus to hold *U. (Cranuca) inversa*. On the other hand, the inclusion of the species *U. (Uca) tangeri* as a member of the subgenus *Uca* s. str. is not supported. This species should be classified in its own Subgenus, *Afruca*, as earlier proposed. Following the cladism, where only monophyletic groups are accepted, the subgenera should be raised to the status of genera, and a new genus should be described to hold *U. (Tubuca) formosensis*. Another way is put all 'broad-fronts' species in a single genus, *Minuca*, divided in 6 subgenera or only the 'broad-fronts' species from the New World in the genus *Minuca*, which could be divided in 2 subgenera. Based in the phylogenetic results, a biogeographic scenario including the palaeoclimatic, palaeogeography and palaeoclimatology factors from Cretaceous to the present is presented in order to try to understand the evolution and distribution of the group. Finally, the PAE analysis identified 5 areas of endemicity in the Atlantic Ocean and 2 areas of endemicity in the Eastern Pacific. These areas fit quite well with the new proposal of world division in biogeographic provinces. The Oceanographic characteristics of these provinces as well as the factors that could influence the *Uca* distribution are presented and discussed.

Key-words: Fiddler crabs, taxonomic revision, phylogeny, distribution, PAE.

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Os caranguejos do gênero *Uca* estão entre os representantes mais peculiares da fauna de estuários e manguezais do mundo, desempenhando um importante papel ecológico nesses ecossistemas, o que faz com que vários aspectos da biologia e fisiologia destes caranguejos seja bem conhecida. Não obstante, os aspectos taxonômicos e sistemáticos também têm merecido atenção especial, sobretudo nos últimos anos.

Devido a semelhança entre várias espécies de *Uca*, a taxonomia do gênero é bastante complicada, principalmente com relação à identificação de algumas espécies. Entretanto, mais complicada ainda é a questão sistemática do grupo, com algumas propostas de classificação tendo sido apresentadas nos últimos anos, algumas com base em filogenias que apresentam algum tipo de problema metodológico.

Neste trabalho, as espécies de *Uca* que ocorrem no Oceano Atlântico e na costa pacífica das Américas foram revisadas quanto aos aspectos taxonômicos, visando facilitar o reconhecimento das diferentes formas através de novas chaves de identificação, diagnoses e do registro de variações morfológicas entre diferentes populações. Com o intuito de tentar clarificar a classificação sistemática do grupo, uma análise filogenética foi realizada baseada na proposta de Beinlich & von Hagen (2006). Por fim, os aspectos distribucionais utilizando a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) como ferramenta para a identificação de áreas de endemismo também foi realizada com a intenção de se entender a distribuição e os fatores que determinaram a ocorrência das espécies ao longo da costa das Américas.

Os resultados referentes a taxonomia, filogenia e biogeografia estão apresentados em capítulos próprios. Um capítulo inicial abordando as características do gênero *Uca*, bem como um histórico da taxonomia, sistemática e biogeografia do mesmo também é apresentado. Informações adicionais com relação às análises realizadas, bem como estampas com fotos das 56 espécies estudadas, estão contidas nos anexos.

Capítulo I

**O Gênero *Uca* Leach, 1814 (Decapoda:
Ocypodidae)**

1. Considerações gerais

Existem vários nomes populares conhecidos para designar os caranguejos do gênero *Uca*, entre os quais estão: chama-maré, mão no olho, xié e violinista (este último derivado do seu nome popular em inglês “fiddler crab”). Esses caranguejos são facilmente reconhecidos por alguém que se poste a observá-los no campo, principalmente no caso dos machos adultos, que apresentam um dos quelípodos extremamente desenvolvido, compreendendo mais da metade da massa corporal do animal (Figura 1), e pelos movimentos rítmicos que ele emprega com o mesmo.



Figura 1. Exemplar macho de chama-maré, *Uca (Minuca) rapax* (Smith, 1898).

O observador, certamente, se surpreenderá com as mais diversas atividades que o caranguejo irá realizar, desde quando, passivamente, se alimenta em rápidos movimentos feitos com o quelípodo menor e que, em alguns casos, vão produzindo montes de areia pequenos e cilíndricos, até quando se envolve em lutas contra co-específicos, usando o quelípodo maior como principal arma.

O caranguejo irá também chamar a atenção quando estiver escavando o solo, no intuito de construir a galeria onde se refugia quando a maré sobe, uma vez que é impossível ficar imune ao, aparentemente incansável, movimento de entra e sai do animal onde cada vez que retorna do interior da toca, traz consigo um monte de areia que carrega sob as patas locomotoras. De fato, a vida de um chama-maré gira em torno da sua galeria, pois é de lá que ele emerge quando a maré baixa, onde encontra abrigo ao menor sinal de perigo, se protege de desidratação em dias muito quentes e é para lá que retorna quando a maré avança e cobre o solo onde vive, sem mencionar que é para sua toca, pelo menos nas espécies habitantes do

continente americano, que ele leva a fêmea para copular. Já as fêmeas encontram no interior das galerias um ambiente ideal para a maturação os ovos.

Dentre todas essas características, talvez a que mais fascine alguém que observe esses caranguejos em seu ambiente natural seja os movimentos ritualísticos que os machos empregam com o quelípodo maior. Alguém mais atento certamente perceberá que cada espécie de chama-maré utiliza um movimento próprio. O naturalista alemão Rumphius, que viveu por muitos anos nas Antilhas, escreveu em suas notas que os caranguejos movimentam suas quelas frenética e continuamente, como se estivessem chamando os observadores para próximo, porém correm e se escondem na areia quando alguém se aproxima. Rumphius foi o primeiro a fazer observações sobre o movimento empregado pelos machos com seus enormes quelípodos. Seus dados foram publicados em 1705, muitos anos após sua morte (Crane, 1975).

O chama-maré usa o quelípodo maior tanto em combates intra e inter-específicos e para a defesa do ataque de eventuais predadores, quanto para atrair a fêmea. Para esse último fim, o caranguejo usa de duas artimanhas: acena o quelípodo maior no ar, em movimentos, muitas vezes, ondulatórios, ou bate o mesmo contra o solo, com o intuito de produzir som, sendo este último artifício utilizado, em geral, à noite.

Para os primeiros naturalistas, era bastante claro que tanto os movimentos ritualísticos empregados com o grande quelípodo, quanto as cores brilhantes que algumas espécies de chama-maré apresentam, eram o resultado da seleção sexual. Alcock (1892) afirma que, após observar por um longo período os machos acenando com a grande quela, estava convencido de que esse comportamento era dirigido às fêmeas, e que ninguém podia duvidar que o quelípodo maior do macho tornou-se conspícuo e bonito com o objetivo de atraí-las.

Embora seja a presença do grande quelípodo que, sem dúvida, seja o que mais chame a atenção a quem observa esses caranguejos, a pequena tenaz também não passa despercebida, e não raro, o observador irá presenciar um chama-maré usando-a para limpar a grande, quando esta se encontra impregnada de lama, e também para limpar os olhos; entretanto, a principal função da quela

menor é a alimentação, o que faz com que as fêmeas tenham uma taxa alimentar maior do que as dos machos. Talvez essa diferença na taxa alimentar tenha sido primordial para a evolução do acentuado dimorfismo sexual, uma vez que fez com que os machos fossem obrigados a colonizar novas áreas, havendo então uma forte pressão de seleção para o desenvolvimento da heteroquelia como resposta a um aumento na taxa de predação e no número de encontros inter-específicos (Weissburg, 1991).

Essa hipótese é conhecida como “hipótese ecológica” para o desenvolvimento da heteroquelia, e é controversa a seleção sexual darwiniana. No entanto, os dois processos podem ter atuado em conjunto, onde a divergência inicial se deu devido a fatores ecológicos, os quais foram acelerados pela ação da seleção sexual (Weissburg, 1991). Informações acerca da evolução da forma, correlações morfométricas e diferenças funcionais entre os quelípodos podem ser encontradas em Rosenberg (1997, 2002), Weissburg (1991) e Levinton *et al.* (1995), respectivamente.

Achar chama-marés não é tarefa das mais difíceis, já que existem 94 espécies de *Uca* identificadas em todo o mundo, ocorrendo em todos os continentes, com exceção da Antártica. Sua distribuição mais ao norte se dá em torno de 34° N no Japão e 42° N no cabo Cod, Estados Unidos; seu registro mais ao sul é em torno de 32° S na África do Sul e Austrália (Crane, 1975) e 37° S na Argentina (Spivak *et al.*, 1991). De todas as espécies, pelo menos 30 são endêmicas da costa pacífica da América Central e norte da América do Sul (Levinton *et al.*, 1996). Podem ser encontrados na região entre-marés, principalmente de estuários e baías protegidas (Crane, 1975), em regimes de salinidade que flutuam de completamente doce a hipersalino, sendo excelentes osmorreguladores (Crane, 1975; Barnwell & Thurman, 1984).

Todas as espécies são essencialmente diurnas, ativas durante a maré baixa, muitas vezes simpátricas e gregárias, o que as torna excelentes para os mais diversos tipos de estudo e, por isso, os chama-maré têm sido, desde muito tempo, largamente observados e estudados. O naturalista alemão Fritz Müller, que viveu muitos anos no Brasil com o intuito de acumular observações para sua obra “*Facts and Arguments for Darwin*”, publicada em inglês em 1869, faz o primeiro relato sobre

a mudança repentina de coloração no chama-maré, afirmando que o mesmo passa de branco para preto quando capturado (Müller, 1869). Darwin, após contatos com Müller, refere-se inúmeras vezes aos chama-maré em seu livro “A descendência do Homem” (Darwin, 1871).

Desde então, inúmeros trabalhos têm sido feitos com relação a sua ecologia e etologia, principalmente no que diz respeito à seleção sexual (Yamaguchi, 1998; Backwell *et al.*, 1999; Koga *et al.*, 2000), sinalização visual e acústica (Crane, 1958; 1975; Salmon, 1965; von Hagen, 1983; Christy, *et al.*, 2003), combates intra e inter-específicos (Crane, 1967; 1975; Jenions & Backwell, 1996; Oliveira *et al.*, 1998; Pratt *et al.*, 2002; 2003), forrageamento (Valiela *et al.*, 1974; Robertson *et al.*, 1980; Weissburg, 1992; Reinsel & Rittschof, 1995; Takeda & Murai, 2003), predação (Hughes & Seed, 1995; Backwell *et al.*, 1998; Viscido & Wetthey, 2002; Jenions, *et al.*, 2003; McLain *et al.*, 2003), construção de galerias (Warren & Underwood, 1986; Nomann & Pennings, 1998; Skov & Hartnoll, 2001); aspectos populacionais (Hirose & Negreiros-Fransozo, 2008; Benetti *et al.*, 2007; Bezerra & Matthews-Cascon, 2007; 2006; Litulo 2005; Colpo & Negreiros-Fransozo, 2004) e aspectos distribucionais (Bezerra *et al.*, 2006; Ewa-Oboho, 1993).

Esses trabalhos têm revelado que, de maneira geral, as espécies americanas apresentam um comportamento social e reprodutivo mais elaborado quando comparadas às espécies do Indo-Pacífico. Estas tendem a ocorrer em áreas entre-marés inferiores, geralmente em substratos lamosos, exibem acenos verticais simples e a cópula ocorre na superfície, próxima da toca ocupada pela fêmea. As espécies americanas exibem acenos sofisticados, e a cópula ocorre na galeria ocupada pelo macho, o qual protege a fêmea que fica no interior da mesma durante o período de incubação. Crane (1975) afirmou que a ascensão deste aumento na complexidade está associado com a adaptação para a vida em habitats superiores, embora as espécies americanas ocupem um amplo espectro de nichos.

2. Sistemática e taxonomia

O estabelecimento do gênero *Uca* é tão confuso quanto sua atual sistemática, tendo essa confusão iniciado-se desde as primeiras denominações dadas a esses caranguejos, passando pelo estabelecimento da espécie-tipo do gênero, e culminando com as classificações subgenéricas e genéricas propostas para o grupo. Nas seções seguintes, um breve histórico sobre a taxonomia e sistemática do gênero *Uca* é apresentado.

2.1. Histórico da designação *Uca*

As primeiras referências aos caranguejos chama-maré de que se tem notícia datam do século XVI e foram feitas, particularmente, no Brasil por Georg Marcgrave, onde os chama-maré, junto com mais 26 espécies de crustáceos, são apresentados no capítulo 4 “Líber Quartus de Piscibus” dentro da seção “Líber Quartus de Rerum Naturalium Brasiliae, libre octo”, o qual faz parte da obra “Historia Naturalis Brasiliae” publicada em 1648 junto com Willem Piso.

Uma parte do Nordeste do Brasil foi colônia holandesa durante 30 anos (1624-1654). Georg Marcgrave foi trazido ao Brasil, juntamente com outros cientistas e artistas, dentre os quais Willem Piso, pelo conde Mauricio de Nassau (Johan Maurits van Nassau-Siegen) governador geral da colônia entre 1637-1644. Marcgrave chega ao Recife em 1638 e passa 6 anos descrevendo e representando a fauna brasileira, morrendo em Angola, em 1644, durante a jornada de volta à Holanda. Quando Mauricio de Nassau retorna à Holanda, também em 1644, tem o cuidado de levar consigo as obras de Marcgrave e Piso, tornando-as disponíveis para seus contemporâneos bem como para as gerações seguintes (Holthuis, 1991).

Os índios guaranis brasileiros denominavam de “uçá” o *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763); e de “cié-cié” e “cié panema” os chama-maré (Oliveira, 1939). Marcgrave descreve e apresenta figuras de dois chama-maré, os quais ele chamou de Maracoani (Figura 2a) e Ciecie Ete (Figura 2b). As análises dos desenhos e das descrições não deixam dúvidas de que se tratam das espécies atualmente conhecidas como *Uca (Uca) maracoani* (Latreille 1802-1803) e *Uca (Minuca) thayeri* (Rathbun, 1900), respectivamente (Holthuis, 1991).

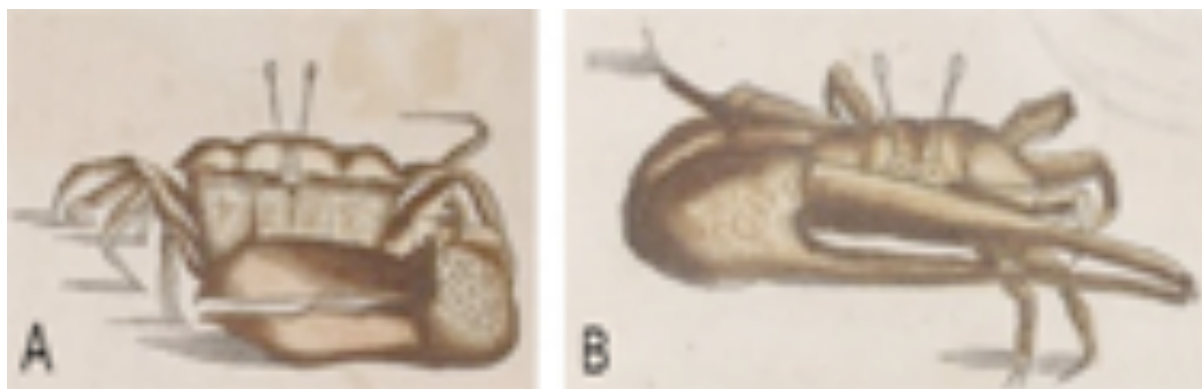


Figura 2. Representações dos chama-marés contidas na obra “Historia Naturalis Brasiliae”. A. Maracoani, Marcgrave, 1648: 184. B. Ciecie Ete, Marcgrave, 1648: 185. Imagens retiradas do original, disponível em: http://pt.pandapedia.com/wiki/Historia_Naturalis_Brasiliae.

Linnaeus (1758), no entanto, ignora a espécie Maracoani de Marcgrave e sinonimiza Maracoani com *Cancer vocans*, no que é seguido por Fabricius (1798), enquanto Bosc (1802) se refere a Maracoani de Marcgrave como *Ocypode heterochelos* Lamarck, 1801. Finalmente, Latreille (1803) reconhece a espécie como independente e a descreve dando-lhe um novo nome: *Ocypode maracoani*.

Ciecie Ete e Ciecie Panema também são ignoradas por Linnaeus e pela maioria dos autores pós lineanos. H. Milne-Edwards (1837) coloca os Ciecie de Marcgrave em sinonímia com *Gelasimus vocans* (atual *Uca vocans* do Indo-Pacífico). Rathbun (1900) foi quem primeiro reconheceu a espécie como nova e a descreveu, baseada em exemplares coletados em Mamanguape, Paraíba, pela expedição Thayer, dando-lhe o nome de *Uca thayeri*.

Quanto a *Ucides cordatus*, Marcgrave não traduz o cedilha (ç) para o latim, e denomina de *Uca una* os uçá-una (Oliveira, 1939). Em 1763, Linnaeus descreve *Cancer cordatus*, a partir de espécimes de uçá do Suriname. Poucos anos depois, na 12ª edição do seu Systema Nature, Linnaeus (1767) apresenta o nome *Cancer Uca* baseado na descrição e figuras apresentadas por Marcgrave de *Uca una* (Holthuis, 1991).

Leach (1814) estabelece o gênero *Uca* para os chama-maré. Latreille (1817) desconhece a prioridade do nome *Uca* dado por Leach em 1814 e designa o nome

Gelasimus para os chama-maré. Mais tarde, Latreille (1819) ignora mais uma vez o nome *Uca* de Leach e o usa para *Cancer uca*, complicando ainda mais a situação em 1828, quando usa *Uca una* para designar *Cancer uca*, talvez por acreditar na falsa premissa que o nome *Uca una* dado por Marcgrave tinha prioridade.

Para os chama-maré, H. Milne-Edwards (1837) na sua obra “Histoire naturelle des Crustacés”, adota os nomes de Latreille e, devido ao enorme renome desses dois carcinólogos franceses (H. Milne-Edwards e Latreille), suas designações foram seguidas pelos autores subseqüentes (Holthuis, 1991).

Latreille (1817) ao apresentar o gênero *Gelasimus*, cita-o como “*Gelasimus* (Buffon)”, o que leva Stebbing (1905) e, posteriormente, Crane (1975: 20) a não entender tal atitude, uma vez que nenhuma referência a *Gelasimus* está presente nas obras de Buffon. Manning & Holthuis (1981) afirmam que a solução desse problema, provavelmente, deve-se ao fato que Latreille não se referia a George Louis Leclerc, conde de Buffon, mas que a palavra Buffon é citada como uma tradução da palavra latina “*Gelasimus*”, que significa “bobo da corte”, “piadista” (do inglês “buffoon”, “jester” ou “mock”).

Finalmente, Ortmann (1897) verificou que, cinco anos antes de Latreille erigir o gênero *Gelasimus* para os chama-marés, Leach já havia proposto o nome *Uca*, derivado do guarani Uçá – caranguejo qualquer – para esses animais, e cria então um novo gênero, *Oedipleura*, para os uçá una. Entretanto, doze dias antes, Rathbun (1897a) torna claro que o nome genérico *Uca* deve ser referido aos chama-maré, e substitui por *Ucides* o gênero que Latreille havia chamado de *Uca*, além de mostrar que o mais antigo nome disponível para a espécie não é *una* e sim *cordatus*, sendo então *Ucides cordatus* o nome correto da espécie. Dessa forma, o gênero *Oedipleura* passa a ser sinônimo de *Ucides* e os chama-maré passam a ser referidos no gênero *Uca*.

2.2. Designação da espécie-tipo do gênero *Uca*.

Leach (1814), ao estabelecer o gênero *Uca*, o faz baseado no desenho de *Cancer Uka una, brasiliensis*, feito por Seba (1758) (Figura 3). Seba, entretanto, segue no erro de Marcgrave ao não traduzir o cedilha para o latim e chama a espécie de “uca una” ao invés de “uçã una” e, para complicar ainda mais a situação, atribui o nome ao chama-maré e não ao atual uçá (*Ucides cordatus*) (Tavares, 1993).



Figura 3. Ilustração de *Cancer Uka una, brasiliensis* feita por Seba (1758).

Subseqüentemente, vários autores, dentre eles Herbst (1782), Lamarck (1801) e Shaw & Nodder (1802), usaram esta figura para designar a espécie, classificando-a como *Cancer vocans major*, *Ocypode heterochelos* e *Uka una*, respectivamente, sendo então todos sinônimos, por estarem baseados no desenho feito por Seba (Manning & Holthuis, 1981). A primeira descrição dessa espécie baseada em um exemplar, e não na figura de Seba, foi feita por H. Milne-Edwards (1837), a qual ele chamou de *Gelasimus platydactylus*. Dessa forma, tanto *U. heterochelos* quanto *U. platydactylus* são reconhecidas como espécie tipo do gênero.

Posteriormente, Rathbun (1918), em sua monografia sobre os caranguejos grapsoides das Américas, sugere a adoção de *U. heterochelos* (Lamarck, 1801)

como um nome válido para a espécie-tipo do gênero. Entretanto, Holthuis (1962) resolve designar *Cancer Uca una, brasiliensis* como lectótipo da espécie, e rejeita o epíteto *heterochelos*, afirmando que o mesmo é sinônimo de *major*, o que faz com que *Uca major* (Herbst, 1782) seja a espécie-tipo do gênero. A localidade tipo, Brasil, é então posta em dúvida, uma vez que várias localidades citadas por Seba têm se mostrado errôneas, além de não serem conhecidos registros dessa espécie ao sul de Cayenne (Guiana Francesa).

A única maneira de resolver o impasse quanto à localidade tipo é designando um neótipo; no entanto, Chace & Hobbs (1969) mencionam que a identidade da espécie não está em questão, não existindo então justificativa para designação de neótipo. Essa argumentação foi seguida por Crane (1975: 138).

Quando tudo parecia resolvido, Bott (1973a) descobre um erro de interpretação da espécie-tipo; o exemplar desenhado por Seba não é a espécie americana comumente referida como *U. major*, mas sim a forma do Atlântico leste *U. tangeri* (Eydoux, 1835). Dessa forma, os epítetos *major* Herbst, 1782, *heterochelos* Lamarck, 1801 e *una* Leach, 1814 não pertencem a espécie americana *U. major* como sugerido por Rathbun (1918), mas sim à espécie afro/européia *U. tangeri*. Com isso, Bott (1973a) mostra que o nome mais antigo para designar essa espécie é *Gelasimus platydactylus* H. Milne-Edwards, 1837, devendo então à espécie americana ser referida como *U. platydactylus* (H. Milne-Edwards, 1837) ao passo que *U. tangeri* passaria a se chamar *U. major*.

Manning & Holthuis (1981) argumentam que essa mudança poderia trazer uma enorme confusão à taxonomia do grupo, visto que Crane (1975) adota o nome *U. major* em sua monografia sobre o gênero *Uca*. Os autores afirmam ainda que, mais problemática que a mudança de *major* para *platydactylus*, é a transferência de *tangeri* para *major*, uma vez que o epíteto *tangeri* está em uso desde 1835, sendo mencionado por vários zoólogos europeus, em inúmeros trabalhos sistemáticos e etológicos sobre essa espécie (Manning & Holthuis, 1981).

Holthuis (1979) sugere duas vias pelas quais o uso do nome *U. tangeri* para designar a espécie afro/européia pode ser mantido. Quais sejam: requisitando que a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) decida, em plenária,

suprimir os nomes *Cancer vocans major* Herbst, 1782, *Ocypoda heterochelos* Lamarck, 1801, *Cancer uka* Shaw & Nodder, 1803 e *Uca una* Leach, 1814, o que faria com que a espécie do Atlântico leste mantivesse o epíteto *tangeri*, enquanto a espécie americana passaria a se chamar *U. platydactylus*, com a CINZ tendo, ainda, que decidir qual das duas seria a espécie-tipo do gênero; ou requisitando que a CINZ designe *Cancer vocans major* como neótipo. Essa decisão faria com que o epíteto *major* passasse a ser válido para substituir o epíteto *platydactylus* e o epíteto *tangeri* continuaria válido para designar a espécie afro/européia.

A primeira via apresenta o problema de tratar com os nomes da espécie-tipo do gênero *Uca* devendo, por isso, ser evitada; a segunda não está em concordância com o artigo 75(c) do Código de Nomenclatura Zoológica, incisos (4), que rege que o neótipo tem de ser consistente com o que é conhecido para a espécie-tipo e (5), que seja proveniente da localidade-tipo (ICZN, 1964). Holthuis (1979) sugeriu que a CINZ adotasse a segunda opção para resolver o problema.

A CINZ decidiu designar oficialmente o holótipo de *Gelasimus platydactylus* como neótipo de *Cancer vocans major* (ICZN, 1983). O resultado dessa decisão é que são mantidos os nomes *Uca major* e *Uca tangeri* para a espécie americana e afro/européia, respectivamente. Isso significa que, apesar de *U. tangeri* ser tecnicamente a espécie sobre o qual o gênero foi descrito, *U. major* (*Cancer vocans major*) é oficialmente a espécie-tipo do gênero *Uca*. O exemplar de *Cancer vocans major* é um macho grande, coletado em Cayenne, Guiana Francesa, e encontra-se depositado no Muséum National d'Histoire Naturelle, em Paris (Crane, 1975).

2.3. Classificação genérica e subgenérica para o gênero *Uca sensu lato*.

Subdivisões informais dentro do gênero *Uca* foram reconhecidas por vários autores (e.g. H. Milne-Edwards, 1852; Smith, 1870; Kingsley, 1880), mas a primeira divisão oficial do gênero foi feita por Bott (1954), onde dois subgêneros são reconhecidos: *Minuca* para os de frente larga e *Uca* para os de frente estreita.

A descoberta de que a espécie de Seba trata-se de *U. tangeri*, leva Bott (1973b) a dividir o gênero *Uca* em dez gêneros, um dos quais com dois subgêneros

(Tabela 1), sendo o gênero *Uca* restrito a *U. tangeri* e *U. marionis* (Demarest, 1825) [= *U. vocans* (Linnaeus, 1758)]. O trabalho de Bott (1973b) foi publicado enquanto a grande monografia de J. Crane estava no prelo. Em seu trabalho, Crane (1975) mantém a unidade do gênero, mas divide-o em nove subgêneros (Tabela 2). *Uca tangeri*, por exemplo, é colocada no subgênero monotípico *Afruca*. Os limites dos subgêneros de Crane (1975) não coincidem com os gêneros e subgêneros de Bott (1973b). A revisão final de von Richard Bott sobre o gênero *Uca* sensu lato nunca foi publicada, devido a seu falecimento em 27 de janeiro de 1974 (Holthuis, 1979; Manning & Holthuis, 1981).

TABELA 1. Divisão do gênero *Uca* em 10 novos gêneros proposta por Bott (1973b).

Gênero	Subgêneros	Autor	Espécie-tipo
Atlântico leste			
<i>Uca</i>		Leach, 1814	<i>U. tangeri</i>
Indo-Pacífico Oeste			
<i>Mesuca</i>	Mesuca	Bott, 1973b	<i>U. tetragonon</i>
	<i>Latuca</i>	Bott, 1973b	<i>U. neocultrimana</i>
<i>Tubuca</i>		Bott, 1973b	<i>U. urvillei</i>
<i>Austruca</i>		Bott, 1973b	<i>U. annulipes</i>
<i>Paraleptuca</i>		Bott, 1973b	<i>U. chlorophthalmus</i>
Américas			
<i>Minuca</i>		Bott, 1973b	<i>U. mordax</i>
<i>Planuca</i>		Bott, 1973b	<i>U. thayeri</i>
<i>Leptuca</i>		Bott, 1973b	<i>U. stenodactylus</i>
<i>Gelasimus</i>		Latreille, 1817	<i>U. maracoani</i>
<i>Heteruca</i>		Bott, 1973b	<i>U. heteropleurus</i>

TABELA 2. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros proposta por Crane (1975).

Gênero	Subgêneros	Autor	Espécie-tipo
Indo-Pacífico Oeste			
<i>Uca</i>	<i>Deltuca</i>	Crane, 1975	<i>U. forcipatus</i>
	<i>Australuca</i>	Crane, 1975	<i>U. bellator</i>
	<i>Thalassuca</i>	Crane, 1975	<i>U. tetragonon</i>
	<i>Amphiuca</i>	Crane, 1975	<i>U. chlorophthalmus</i>
Américas			
<i>Uca</i>	<i>Boboruca</i>	Crane, 1975	<i>U. thayeri</i>
	<i>Uca</i>	Bott, 1954	<i>U. maracoani</i>
	<i>Minuca</i>	Bott, 1954	<i>U. mordax</i>
Indo-Pacífico e Américas			
<i>Uca</i>	<i>Celuca</i>	Crane, 1975	<i>U. deichmanni</i>
Atlântico Leste			
<i>Uca</i>	<i>Afruca</i>	Crane, 1975	<i>U. tangeri</i>

Com isso, ocorre uma inusitada situação. Por um lado, tem-se o exaustivo trabalho de Crane (1975) com os subgêneros bem definidos e caracterizados de maneira ideal, enquanto por outro, os taxa definidos por Bott (1973b), em um curto trabalho, tem prioridade por ter sido publicado antes; von Hagen (1976), na revisão feita sobre a monografia de Crane (1975) afirmava que os nomes de Bott (1973b) deveriam substituir os de Crane (1975), respeitando os limites genéricos e subgenéricos, embora ele estivesse convencido de que uma confusão de nomes parecia inevitável.

Manning & Holthuis (1981) na revisão sobre os caranguejos do oeste da África, seguem uma das recomendações de von Hagen (1976) e evitam usar nomes subgenéricos, chamando a espécie de chama-maré do oeste africano de *Uca tangeri*. Como previu von Hagen (1976), a classificação e a nomenclatura de Crane (1975) foi largamente usada pela maioria dos autores subseqüentes, provavelmente por se tratar de um livro grande (736 páginas), escrito em inglês, ao passo que o trabalho de Bott (1973b) contém 11 páginas, publicado em alemão.

Trabalhos posteriores, com respeito às relações filogenéticas das espécies, começaram a lançar luz sobre a relação dos subgêneros entre si. Albrecht & von Hagen (1981) estudaram a filogenia de dez espécies americanas (representando cinco subgêneros *sensu* Crane, 1975) combinando dados eletroforéticos e morfológicos, e encontraram as mesmas relações entre os subgêneros com a proposta por Crane (1975), com exceção das espécies do subgênero *Boboruca*, as quais agrupavam com as do subgênero *Minuca*. Posteriormente, Suzawa *et al.* (1993), estudando as relações filogenéticas entre dez espécies malaias de chamaré (representando 3 subgêneros *sensu* Crane, 1975) usando proteínas e marcadores enzimáticos, também encontraram as mesmas relações entre os subgêneros como proposto por Crane (1975), com exceção de três espécies (*U. acuta*, *U. forcipata* e *U. rosea*) dentro do subgênero *Deltuca*.

Levinton *et al.* (1996) e Sturmbauer *et al.* (1996) estudaram as relações filogenéticas de representantes de todos os nove subgêneros (28 espécies), baseados na porção 16S do DNA ribossomal, e os resultados também suportam, em grande parte, os subgêneros de Crane (1975), com exceção da espécie do subgênero *Afruca* que agrupava com a subgênero *Uca*, e aquelas do subgênero *Boboruca* agrupando com as do subgênero *Minuca*, juntamente com uma parte das espécies do subgênero *Celuca* (Figura 4).

Entretanto, os trabalhos supracitados não incluíam todas as espécies do gênero e, por se adequarem bem aos resultados de Crane (1975), nenhuma proposta de alteração na classificação é proposta. A primeira tentativa de modificação é feita por Rosenberg (2001), onde as relações filogenéticas de quase todos os representantes do grupo (88 espécies são analisadas), com base em 236 caracteres morfológicos, são estudadas. Os resultados apontam para uma parafilia entre os subgêneros, e confirmam o agrupamento das espécies de *Boboruca* com as de *Minuca* e da espécie de *Afruca* (*Uca tangeri*) com as de *Uca*, levando o autor a sugerir o abandono desses subgêneros, bem como de *Amphiuca* e *Celuca* do Indo-Pacífico, os quais deveriam ser referidos como *Leptuca* (Figura 5). Rosenberg (2001) afirma, ainda, que *Uca* deve ser aplicado seguindo a proposta de Crane (1975) e não a de Bott (1973b), isto é, como um gênero composto por subgêneros, e propõe uma nova nomenclatura para os subgêneros. Entretanto, Rosenberg (2001)

apenas substituiu os nomes dados por Crane (1975) pelos nomes de Bott (1973b) (Rosenberg, 2001: 851, Tabela 6). No entanto, essa sugestão já havia sido feita por von Hagen (1976).

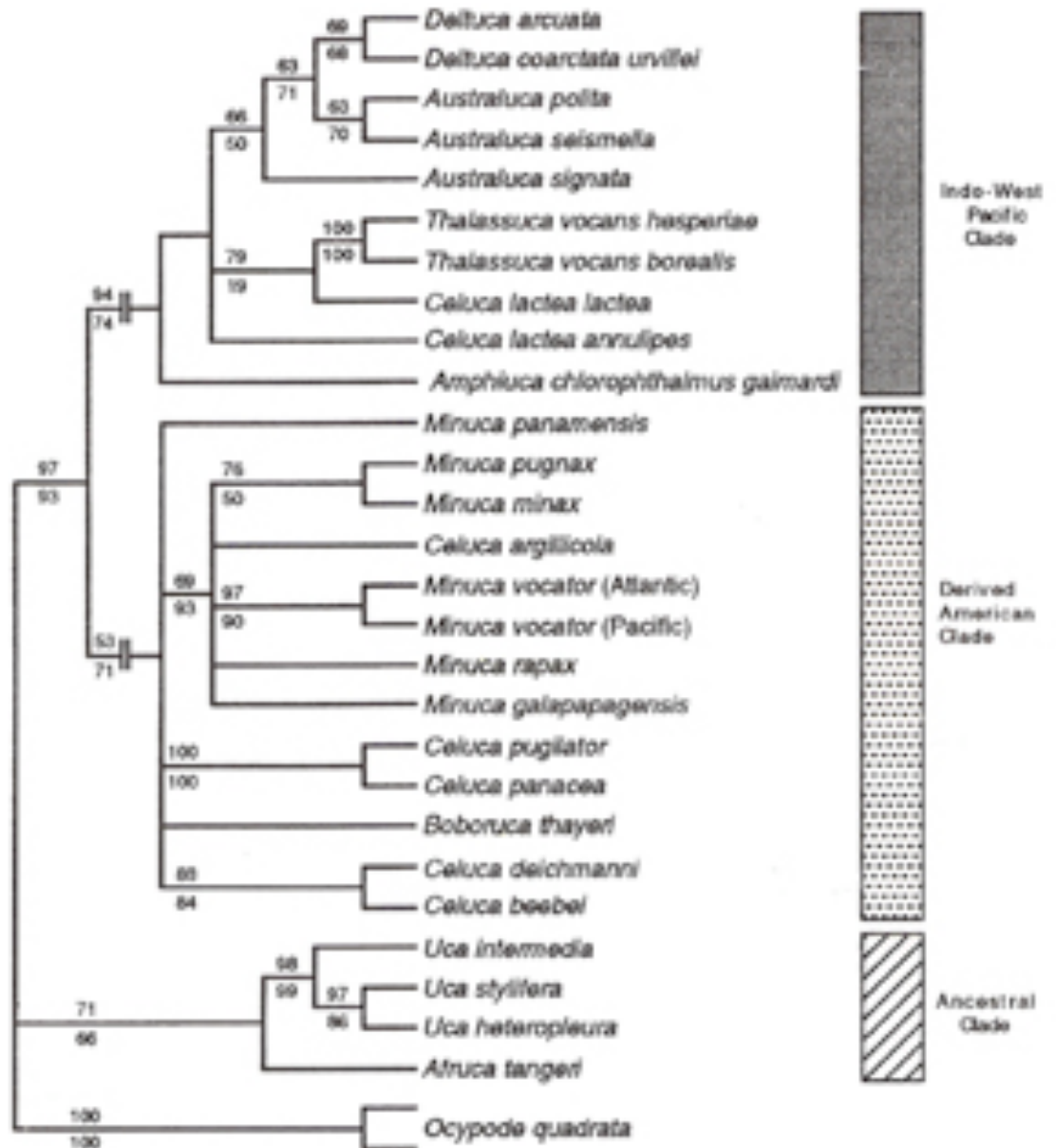


Figura 4. Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre 28 espécies de caranguejos do gênero *Uca*, incluindo nove subgêneros *sensu* Crane (1975), com base na porção 16S do DNA ribossomal. (Modificado de Levinton *et al.*, 1996).

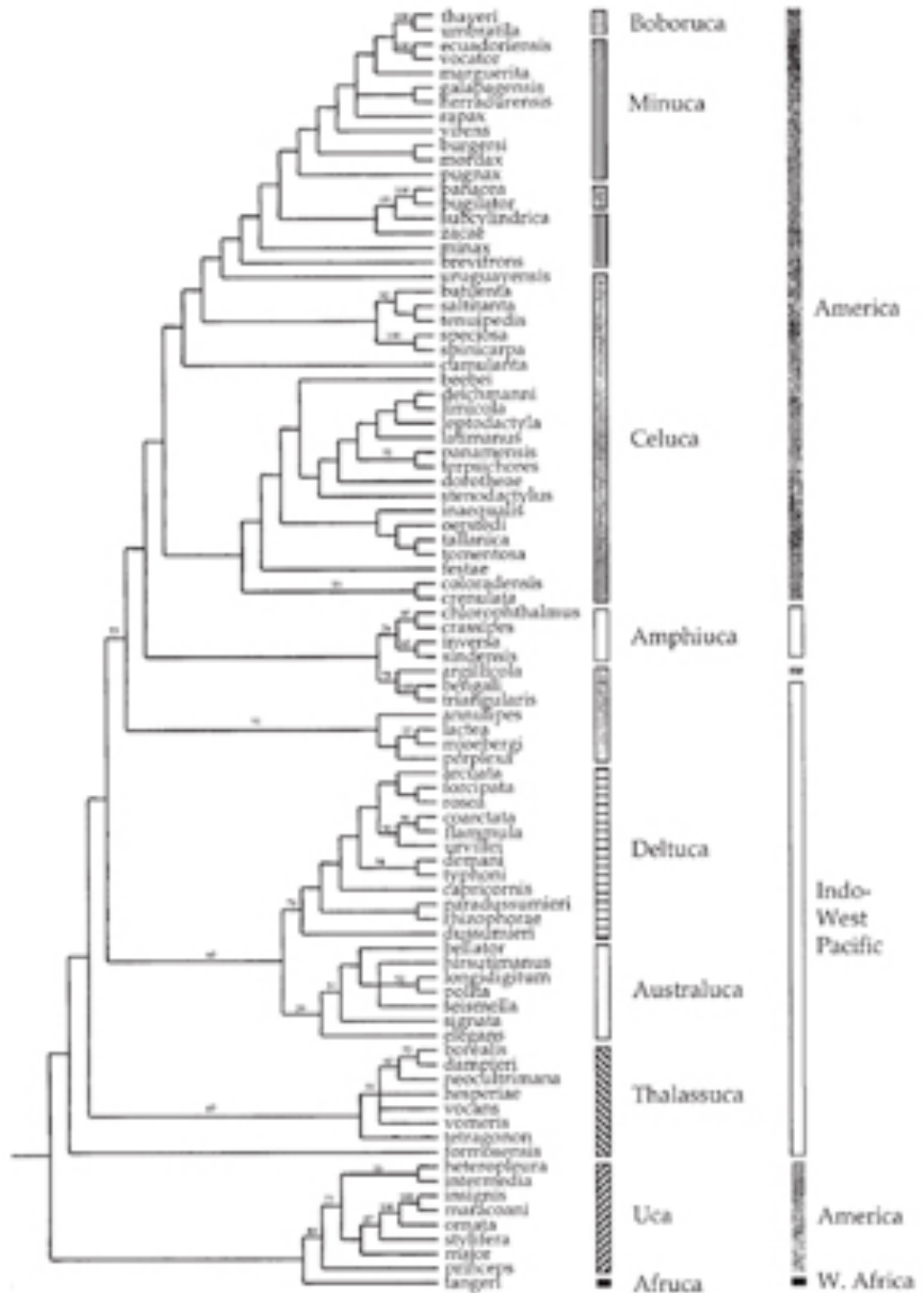


Figura 5. Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre 88 espécies de caranguejos do gênero *Uca*, incluindo nove subgêneros *sensu* Crane (1975), com base em 236 caracteres morfológicos (Modificado de Rosenberg, 2001).

Com o intuito de resolver essas questões nomenclaturais, Beinlich & von Hagen (2006) apresentaram uma análise cladística simples, *sensu* Hennig (1950), baseados em caracteres morfológicos específicos e em alguns dados comportamentais resultantes de trabalhos de campo. Os limites das relações subgenéricas encontradas por Beinlich & von Hagen (2006) se adequam aos de Crane (1975); com isso, o reconhecimento de subgêneros dentro do gênero é mantido, com alguns nomes de Crane (1975) sendo substituídos pelos de Bott (1973b) e com o reconhecimento de um subgênero novo monoespecífico, *Cranuca* (Tabela 3 e Figura 6).

TABELA 3. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros proposta por Beinlich & von Hagen (2006).

Gênero	Subgêneros	Autor	Espécie tipo
Indo-Pacífico Oeste			
<i>Uca</i>	<i>Tubuca</i>	Bott, 1973b	<i>U. urvillei</i>
	<i>Australuca</i>	Crane, 1975	<i>U. bellator</i>
	<i>Gelasimus</i>	Latreille, 1817	<i>U. vocans</i>
	<i>Cranuca</i>	Beinlich & von Hagen, 2006	<i>U. inversa</i>
	<i>Paraleptuca</i>	Bott, 1973b	<i>U. chlorophthalmus</i>
Américas			
<i>Uca</i>	<i>Leptuca</i>	Bott, 1973b	<i>U. stenodactylus</i>
	<i>Minuca</i>	Bott, 1954	<i>U. mordax</i>
Américas e Atlântico leste			
<i>Uca</i>	<i>Uca</i> s. str.	Leach, 1814	<i>U. major</i>

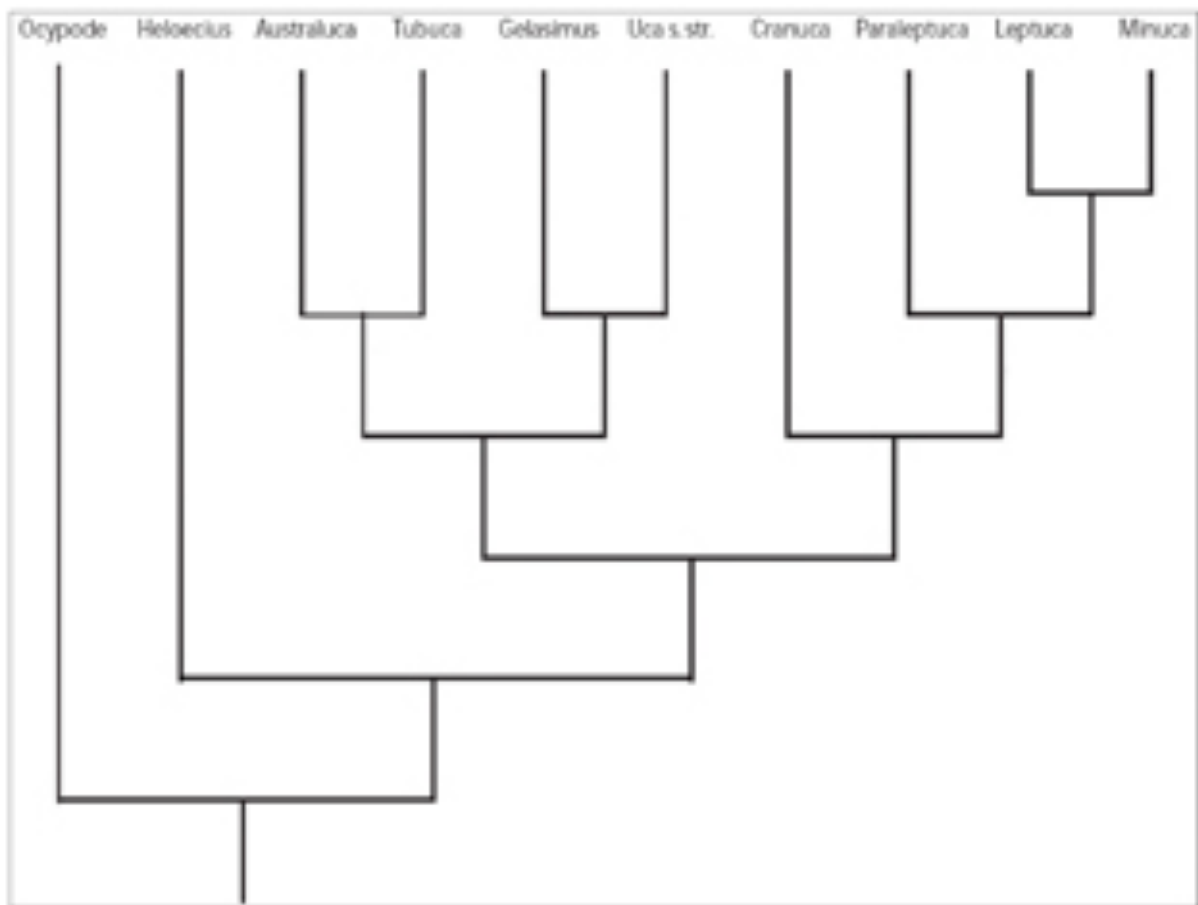


Figura 6. Relações filogenéticas entre os subgêneros de *Uca* com base na análise de apomorfias exclusivas de cada subgênero. Os gêneros *Ocypode* e *Heloecius* são usados como grupo externo (Modificado de Beinlich & von Hagen, 2006).

Recentemente, uma revisão taxonômica de todas as espécies de caranguejos atuais foi realizada por Ng *et al.* (2008), onde muitos problemas nomenclaturais e taxonômicos foram revisados em detalhe e, alguns, resolvidos. A unidade do gênero *Uca* foi mantida, e a classificação subgenérica proposta por Beinlich & von Hagen (2006) seguida, embora os autores afirmem que os sistemas de classificação genéricos e subgenéricos só serão resolvidos após estudos que usem não apenas a taxonomia tradicional, mas também análises do moinho gástrico e de DNA (Ng *et al.*, 2008).

3. Biogeografia

A primeira tentativa de se explicar a origem e dispersão do gênero *Uca* foi feita por Crane (1975), que postulou três hipóteses zoogeográficas, quais sejam:

- Que as espécies teriam surgido ao longo das praias do Mar de Tethys, no Mesozóico;
- surgimento no Novo Mundo, mais precisamente na costa Pacífica da América central, e
- surgimento na região Indo-Pacífica.

As três hipóteses são discutidas por Crane (1975: 434, 435), que concluiu que a região Indo-Pacífica seria o centro de origem do grupo, uma vez que a autora acreditava que esses caranguejos mostravam uma progressão evolucionária para a ocupação de áreas entre-marés superiores a partir de áreas entre-marés inferiores (refletindo a evolução a partir de um ancestral marinho) e um aumento, ao longo da evolução, na complexidade dos comportamentos social e reprodutivo. Segundo Crane (1975), um estoque ancestral do subgênero *Thalassuca* (= *Gelasimus*) teria migrado para o Atlântico através do estreito de Behring no início do período Terciário, em épocas de aumento da temperatura, o que tornava o clima da região sub-tropical (as espécies de *Uca* não são encontradas habitando as águas frias do norte do Pacífico). Mais tarde, membros do subgênero *CelUCA* (= *Leptuca*) teriam migrado de volta à região Indo-Pacífica, explicando assim a presença de membros do subgênero *CelUCA* nessa região (= *Paraleptuca*). A única espécie do Atlântico leste, *U. (Afruca) tangeri* [= *U. (Uca) tangeri*] teria tido origem a partir da migração de um membro do subgênero *Uca* (= *Uca* s. str.) quando as costas africana e americana estavam mais próximas.

Essa hipótese é satisfatória no sentido de que o Indo-Pacífico é tido como o centro de origem para uma grande número de espécies (Briggs, 1974; 2003), além de postular uma evolução a partir de formas plesiomórficas para mais derivadas. Entretanto, críticas à essa hipótese se dão no sentido de que o Pacífico representa uma formidável barreira biogeográfica (Briggs, 1974; 2003; Levinton *et al.* 2006) e

não são conhecidas migrações trans-pacíficas de leste para oeste bem sucedidas em nenhum grupo animal ou vegetal (Briggs, 1974; 2003).

A hipótese de que uma ampla fauna de chama-marés, contendo tanto espécies de frente larga quanto de frente estreita, vivia ao longo do Mar de Tethys é defendida por Salmon & Zucker (1988), onde as mesmas foram subdivididas nos grupos do Indo-Pacífico e Américas em conjunção com o fechamento do Mar de Tethys, no Oligoceno, fazendo assim com que similaridades presentes em ambos os grupos fossem devido à evolução paralela, e não a uma origem comum; sendo então o subgênero *Celuca sensu* Crane (1975), polifilético. Ekman (1953) afirma que um grande grupo de organismos circuntropicais, como equinodermas, corais e peixes, teve sua origem no Mar de Tethys, onde as formas ancestrais desses grupos circulavam livremente pelo grande oceano circuntropical. Entretanto, se isso é verdade para os chama-maré, seria de se esperar um número maior de similaridades entre as formas do Indo-Pacífico e das Américas, além do que, um número maior de gêneros da família Ocypodidae deveria ocorrer nas Américas, e não apenas dois (*Uca* e *Ocypode*), representados por espécies derivadas, com o restante dos gêneros compostos por formas plesiomórficas, restritos ao Indo-Pacífico (Crane, 1975). Beinlich & von Hagen (2006) afirmam que essa hipótese é, de certa maneira, muito evasiva, uma vez que não explica o que havia antes da existência das formas ao longo do Mar de Tethys.

Estudos moleculares com a porção 16S do DNA ribossomal feitos por Levinton *et al.* (1996) e por Sturmbauer *et al.* (1996) mostraram que os subgêneros *Uca* e *Afruca sensu* Crane (1975) representam os grupos mais ancestrais (Figura 4 e 5). Dessa maneira, segundo os autores, se a presente distribuição destes dois subgêneros também reflete o seu passado, isso aconteceu no estoque ancestral do subgênero *Uca* s. str. na região atlântica das Américas, fazendo assim com que as análises moleculares não estejam de acordo com a teoria de origem central no Indo-Pacífico. Os autores sugerem, ainda, que o subgênero *Celuca sensu* Crane (1975) é aparentemente polifilético, com as espécies do Indo-Pacífico representando um clado separado em relação às americanas; até mesmo as espécies americanas de *Celuca* podem não ser monofiléticas. Além disso, pode-se concluir que não há uma tendência evolucionária a partir do chamado estado primitivo da existência em áreas inferiores e comportamentos social e reprodutivo simples para um estilo americano,

que vive em áreas entre-marés superiores e com comportamentos mais complexos. Os autores sugerem que a complexidade comportamental tenha surgido e talvez sido perdida mais de uma vez durante a evolução, o que é exemplificado por tipos de *Celuca* tanto nas Américas quanto no Indo-Pacífico.

Sturmbauer *et al.* (1996) sugerem que a evolução da complexidade comportamental em caranguejos do gênero *Uca* surgiu várias vezes durante a evolução e pode ter aparecido devido a uma série de outras adaptações para viverem em áreas entre-marés superiores e como fuga contra predadores. Estima-se que a divergência entre o grupo ancestral e as formas derivadas tenha aproximadamente 22 milhões de anos, enquanto as divergências entre as espécies da América e do oeste do Indo-Pacífico ocorreram a cerca de 17 milhões de anos.

Os resultado de Levinton *et al.* (1996) e Sturmbauer *et al.* (1996) foram confirmados pelas análises morfológicas de Rosenberg (2001) (Figura 5). Entretanto, Beinlich & von Hagen (2006) afirmam que os resultados moleculares encontrados devem ser vistos com reserva, uma vez que incongruências entre dados morfológicos e de DNA são frequentes na literatura. Além do mais, no trabalho de Levinton *et al.* (1996), o problema do “long-branch-attraction” não foi levado em consideração, o que colocou o dotilideo *Scopimera* de Haan, 1833 e o gecarcinideo *Cardissoma* Latreille, 1828 no mesmo ramo, resultando em uma afinidade entre *Macrophthalmus latifrons* Haswell, 1881 e *Heloecius cordiformis* (H. Milne-Edwards, 1837) e, mais importante, agrupou os membros do subgênero *Gelasimus* (= *Thalassuca* sensu Crane, 1975) entre as espécies de frente larga do subgênero *Paraleptuca* (*Celuca* sensu Crane, 1975).

Quanto aos resultados de Rosenberg (2001), Beinlich & von Hagen (2006) afirmam que os mesmos não podem ser considerados seguros no que diz respeito ao posicionamento do subgênero *Uca* s. str. na base do cladograma, uma vez que o mesmo foi utilizado pelo autor para enraizar a árvore, baseando-se nos resultados de Levinton *et al.* (1996) e Sturmbauer *et al.* (1996), após tentativas de usar *Ocypode* como grupo externo (Rosenberg, 2001: 846).

O cenário mais recente sobre a zoogeografia do gênero *Uca* foi proposto por Beinlich & von Hagen (2006). Segundo os autores, o gênero *Uca* teria surgido no

Indo-Pacífico, na região onde hoje seria o norte da Austrália (por concentrar o maior número de espécies plesiomórficas), e após se diferenciarem em várias formas de fronte estreita (*Tubuca* e *Gelasimus*) e fronte larga (*Paraleptuca*) do Indo-Pacífico, teriam atingido o Novo Mundo via sul da África, através do Oceano Indo-Atlântico de Wegener, para dar origem ao subgênero *Uca* s. str. (Figura 7a). Uma segunda invasão, via Mar de Tethys, de descendentes do subgênero *Paraleptuca* e *Cranuca* teria dado origem aos subgêneros americanos *Minuca* e *Leptuca* (Figura 7b). Essa segunda invasão é corroborada pela presença de cerdas na base do moinho gástrico de *U. (Paraleptuca) sindensis* e *U. (Cranuca) inversa* que parecem ser precursoras das presentes em espécies de *Minuca* e *Leptuca*, a qual é tida como uma sinapomorfia destes subgêneros, e pela atual área de ocorrência das duas espécies, no leste da África e no Kuwait e Paquistão, antiga abertura leste do Mar de Tethys.

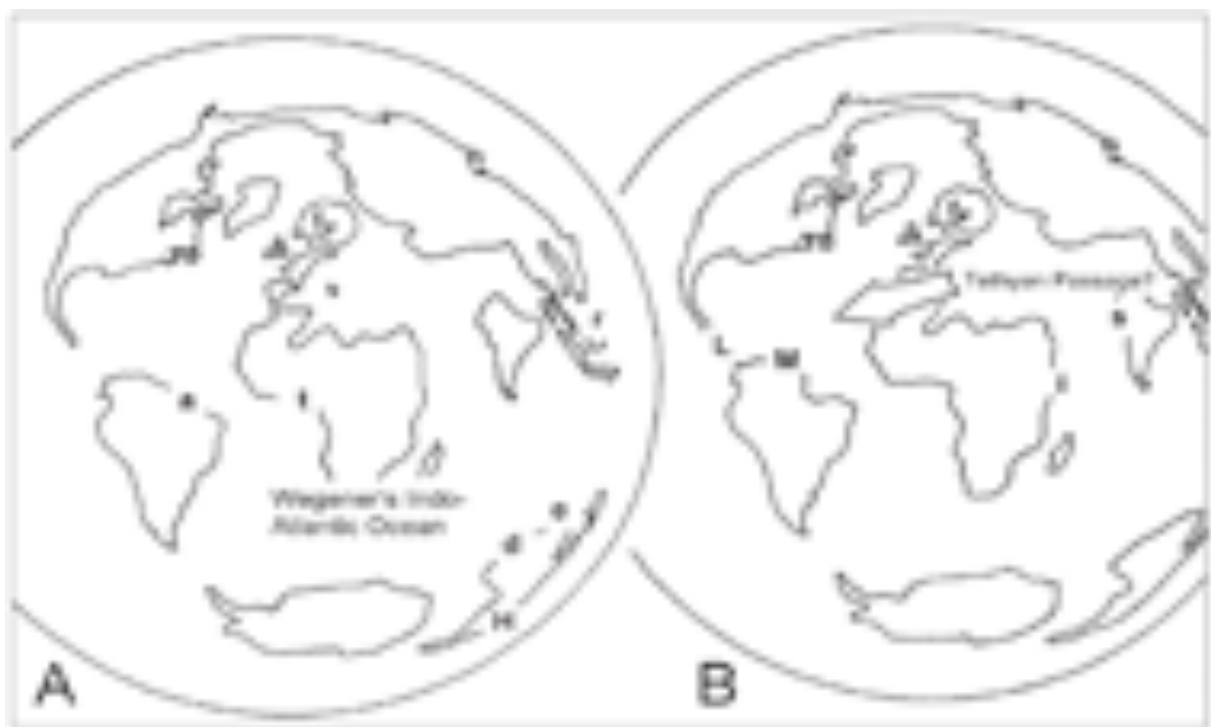


Figura 7. Reconstrução da dispersão das espécies do gênero *Uca* utilizando um mapa do terciário (Mioceno). A. Colonização do Novo Mundo a partir da Austrália pelas espécies de fronte estreita, via sul da África. a. *Uca maracoani antiqua*; d. *U. (Gelasimus) dampieri*; e. *U. (Australuca) elegans*; H. *Heloecius*; t. *U. (Uca) tangeri*. B. Segunda invasão do novo mundo, pelas espécies de fronte larga, via Mar de

Tethys. L. *Leptuca*; M. *Minuca*; i. *U. (Cranuca) inversa*; s. *U. (Paraleptuca) sindensis*.
(Modificado de Beinlich & von Hagen, 2006).

Capítulo II

**Revisão taxonômica das espécies de
caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814
(Decapoda: Ocypodidae) do Atlântico e Pacífico
Oriental**

1. Introdução

Após mais de 30 anos do monumental trabalho de Crane (1975) sobre a sistemática e taxonomia das espécies de chama-maré, várias mudanças sistemáticas e taxonômicas foram propostas para o gênero *Uca*. Crane (1975) reconheceu 91 formas entre espécies e subespécies. No entanto, devido à inconsistência dos conceitos de subespécies adotados (von Hagen, 1976), a maioria das mesmas foi tratada como espécies válidas pelos autores subsequentes. Ademais, seis novas espécies foram descritas após a contribuição de Crane (1975): *U. panacea* Novak & Salmon, 1974; *U. marguerita* Thurman, 1981 e *U. victoriana* von Hagen, 1987 no Atlântico Ocidental; *U. intermedia* von Prael & Toro, 1985 no Pacífico Oriental; e *U. elegans* e *U. hirsutimanus* George & Jones, 1982 no Indo-Pacífico; com uma sétima forma, *U. albimana* (Kossmann, 1877) tendo sido sugerida por Lewinsohn (1977) como separada de *U. annulipes* (H. Milne-Edwards, 1837); e quatro espécies foram consideradas inválidas: *U. australiae* Crane, 1975, o qual é considerado um táxon duvidoso, baseado em um único exemplar macho (George & Jones, 1982: 36); *U. minima* Crane, 1975, descoberto por ser, na verdade, juvenis de *U. signata* (Hess, 1865) (George & Jones, 1982: 47); *U. virens* Salmon & Atsides, 1968 e *Uca salsisitus* Oliveira, 1939 considerados como sinônimo de *U. rapax* por Barnwell & Thurman (1984) e Tavares & Mendonça Jr. (2003), respectivamente e *U. leptochela* Bott, 1954, considerado por Beinlich & von Hagen (2006) como sendo juvenis de *U. festae*.

Os trabalhos que apareceram após a monografia de Crane (1975) se limitaram a regiões específicas, como por exemplo o de George & Jones (1982) que revisam e propõem novas chaves para as espécies da Austrália. Com referência especial ao Novo Mundo, podem ser citados os trabalhos de von Hagen (1980), que propõem uma chave de identificação para as espécies de *Uca* cujos nomes são terminados em "x" (*U. mordax*, *U. rapax* e *U. minax*) da América do Norte e o de Barnwell & Thurman (1984) que faz uma revisão taxonômica e biogeográfica das espécies do Golfo do México, embora chaves de identificação não sejam apresentadas. Os demais trabalhos realizados na região, e que trazem revisões taxonômicas e chaves de identificação para as espécies de *Uca*, estão direcionados a conjuntos faunísticos de determinadas áreas, como os de Abele & Kim (1986) para

as espécies da Flórida, Rodriguez (1980) para as da Venezuela e o de Melo (1996) para as do Brasil.

Na costa pacífica, embora esta apresente a maior diversidade de espécies de *Uca*, não são conhecidos trabalhos recentes que tragam uma revisão taxonômica e chaves de identificação para as espécies da região. Os poucos que o fazem, trazem chaves para os conjuntos faunísticos encontrados em determinadas setores do litoral, como os de Hendrickx *et al.* (1983) e Hendrickx (1984) para as espécies encontradas em Sinaloa, México, no Golfo da Califórnia.

Com isso, uma revisão taxonômica levando-se em consideração o atual "status" do gênero *Uca* tornou-se necessária, onde chaves de identificação atualizadas com as espécies descritas após o trabalho de Crane (1975) são propostas, bem como diagnoses e comentários. Vale salientar que a presente contribuição não tem o intuito de apresentar descrições completas das espécies, uma vez que inúmeros trabalhos já o fazem (e.g. Crane, 1941; 1975), mas sim suprir o investigador com informações suficientes para proceder uma identificação segura das espécies.

2. Metodologia

Os espécimes examinados nesse trabalho estão depositados nas seguintes instituições: National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), Washington DC, (USNM), American Museum of Natural History, New York City, USA (AMNH), Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP), Departamento de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil (DOUFPE) e Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brasil (MZUESC). Material do Nationaal Natuurhistorisch Museum [anteriormente Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH)] e do Zoologischen Museums Hamburg, Hamburg (ZMH) também foram examinados, via empréstimo.

As espécies de caranguejos do gênero *Uca* apresentam características inter e intra-específicas extremamente variáveis. Por isso, as diagnoses e as chaves de identificação foram baseadas nos espécimes-tipo, quando disponíveis. As chaves apresentam características de machos e fêmeas, de modo que se adequam para a identificação de espécimes adultos de ambos os sexos. As espécies de *Uca* são facilmente confundidas se o investigador não estiver bem familiarizado com o grupo; dessa maneira, poucos caracteres foram utilizados nas chaves de identificação com o intuito de tornar a determinação mais rápida e fácil.

Nas diagnoses, são apresentados os principais caracteres morfológicos, os quais estão mencionados seguindo as características de cada subgênero. De maneira geral, as diagnoses trazem informações sobre: fronte (estreita, larga ou muito larga); órbitas (retas, levemente oblíquas ou oblíquas) superfície dorsal da carapaça (lisa, com pubescência aveludada, com tubérculos e/ou grânulos); margens ântero-laterais (presentes, ausentes, curtas, longas, retas, convexas); transição das margens ântero para as pósterio-laterais (se forma ângulo agudo ou não); margens pósterio-laterais (presentes, ausentes, curtas, longas, divergentes); sobrançelha (ausente, estreita, larga); crenulações sub-orbitais (ausentes, presentes, retas, sinuosas, com tubérculos pequenos ou grandes, com ou sem cerdas); estria pósterio-lateral (ausente, um par, dois pares); quelípodo menor (comprimento dos dedos, se são serrilhados ou não, se apresentam cerdas ou não); quelípodo maior (ornamentação do mero, carpo, face externa e interna da palma,

comprimento do pólex e dátilo, presença ou não de pubescência aveludada no hiato); patas ambulatórias (largura do mero, ornamentação, se apresenta ou não pubescência aveludada e modificações na face externa do primeiro par). Segmentos abdominais (fusionados ou não). Características dos gonópodos foram omitidas sempre que possível, devido a inconveniência e, às vezes, dificuldade de se fazer um exame adequado dessa estrutura.

Na diagnose das fêmeas, estão mencionados os caracteres que diferem dos machos, bem como informações sobre o gonóporo. As Estampas I, II e III (Apêndice I) trazem um modelo onde estão representados os principais caracteres da carapaça, quelípodos maior e menor e patas ambulatórias utilizados nas chave de identificação e diagnoses.

Nos comentários são discutidas variações morfológicas existentes entre os tipos e o material adicional, bem como entre diferentes populações, além de caracteres morfológicos diferenciais entre espécies muito próximas. Questões nomenclaturais e distribucionais também foram mencionadas sempre que se julgou necessário. São fornecidas também referências bibliográficas onde podem ser encontradas informações morfológicas e comparações entre as espécies.

Os subgêneros são apresentados seguindo a ordem filogenética, no sentido de Beinlich & von Hagen (2006), e as espécies em ordem alfabética, dentro de cada subgênero. Para cada uma, é fornecida uma lista sinonímica, bem como informações sobre os exemplares e localidade-tipo. A lista de sinônimos não tem o intuito de ser completa, não se preocupando em citar todos os autores, mas sim todos os nomes pelos quais a espécie já foi referida.

O material examinado está organizado em ordem geográfica no sentido Norte-Sul, e apresenta: país, estado, município e localidade onde o material foi coletado (este último sempre que disponível), juntamente com o número de tombo e acrônimo dos museus onde encontram-se depositados, seguido pela quantidade de machos e fêmeas presente no lote. Se o lote estava identificado erroneamente, o nome pelo qual a espécie estava primariamente identificada é mencionado. É importante salientar que as informações com respeito à localidade de coleta foram

citadas como encontravam-se nas etiquetas, evitando-se assim a tradução dos nomes de localidades.

As medidas de tamanho dos animais foram tomadas com base na largura da carapaça (LC), a qual é mensurada de uma margem ântero-lateral para outra, e são apresentadas em milímetros (mm).

As estampas foram confeccionadas com o intuito de contribuir para a identificação, e apresentam fotografias da região dorsal e frontal da carapaça, margem interma e externa do quelípodo maior e menor, patas ambulatórias e somitos abdominais. Em alguns casos, o gonópodo das fêmeas é apresentado.

A classificação sistemática adotada segue a proposta por Ng *et al.* (2008).

3. Resultados

Ordem Decapoda Latreille, 1803
Subordem Pleocyemata Burkenroad, 1963
Infraordem Brachyura Linnaeus, 1758
Seção Eubrachyura Saint Laurent, 1980
Superfamília Ocypodoidea Rafinesque, 1815
Família Ocypodidae Rafinesque, 1815
Subfamília Ucinae Dana, 1851

Gênero *Uca* Leach, 1814

Uca Leach, 1814: 430; 1815: 323; Rathbun, 1897a: 154; 1918: 374; Stebbing, 1905: 39; Barnard, 1950: 89; Holthuis, 1962: 239, 240, 245, 246, 251; Crane, 1975: 15; Manning & Holthuis, 1981: 220, 221; Ng *et al.* 2008: 240.

Gelasimus Latreille, 1817: 517; Demarest, 1825: 122; de Man, 1891: 20; Alcock, 1900: 350.

Gelasima Latreille 1817: 519 (erro de grafia).

Acanthoplax H. Milne-Edwards, 1852: 151.

Eurychelus Rathbun, 1914: 126.

Minuca Bott, 1954: 155.

Mesuca Bott, 1973b: 316.

Latuca Bott, 1973b: 317.

Tubuca Bott, 1973b: 322.

Austruca Bott, 1973b: 322.

Paraleptuca Bott, 1973b: 322.

Heteruca Bott, 1973b: 323.

Planuca Bott, 1973b: 324.

Leptuca Bott, 1973b: 324.

Localidade-tipo: "Brasil" [ver comentário de *U. (Uca) major*].

Espécie tipo: *Uca una* Leach, 1814 (sinônimo júnior de *Cancer vocans major* Herbst, 1782).

Diagnose – Carapaça de subquadrilateral para quase hexagonal, mais larga do que longa, com a superfície dorsal lisa ou levemente granulada em algumas espécies, com pubescência aveludada presente ou ausente. Fronte defletida, variando de moderadamente estreita à muito estreita. Pedúnculos oculares longos e olhos pequenos. Nenhum, um ou dois pares de estrias póstero-laterais. Machos com um dos quelípodos extremamente desenvolvido. Face interna da palma (com raras exceções) com uma carena oblíqua tuberculada e uma linha de tubérculos pré-dactilar. Pólex e dátilo, em geral, mais longos que a palma. Fêmeas com os quelípodos sub-iguais. Patas ambulatórias bem desenvolvidas, curtas, decrescendo em tamanho do 2º para o 4º par, com cerdas e, na maioria dos casos, com pubescência aveludada. Abdome com 6 segmentos livres, exceto em algumas espécies do subgênero *Leptuca* onde alguns somitos podem ser fusionados. Abertura genital dos machos entre o 7º e 8º esternitos torácicos.

Chave de identificação para os subgêneros americanos de *Uca*

1. Fronte excessivamente estreita, menos de 1/10 da largura da carapaça.....*Uca* s. str.
 Fronte larga, mais de 1/10 da largura da carapaça.....2
- 2(1). Carapaça com duas estrias póstero-laterais.....*Minuca*
 Carapaça com uma estria póstero-lateral.....*Leptuca*

Diagnose para os subgêneros americanos do gênero *Uca*

Subgênero *Uca* s. str. Leach, 1814

Diagnose – Espécies de tamanho moderado a grande. Margem dorsal da carapaça achatada. Cerdas em forma de colher do 2º maxilípodo com um espinho oposto proximal (única no gênero). Margens ântero-laterais curtas, ausentes em algumas espécies. Sobrancelhas sem margem inferior. Fronte extremamente estreita (exceto *Uca tangeri*). Carpo do quelípodo maior com grandes túberculos. Carapaça sem estrias póstero-laterais.

Subgênero *Minuca* Bott, 1954

Diagnose – Espécies de tamanho pequeno a grande. Margem dorsal da carapaça convexa. 2º maxilípodo com poucas cerdas em forma de colher, sem espinho oposto proximal. Margens ântero-laterais longas e convexas. Sobrancelhas com margem inferior bem desenvolvida. Fronte larga. Carapaça com duas estrias póstero-laterais.

Subgênero *Leptuca* Bott, 1973

Diagnose – Espécies de tamanho pequeno a moderado. Margem dorsal da carapaça fortemente convexa, semi-cilíndrica. Cerdas em formas de colher do 2º maxilípodo de moderada a numerosas, sem espinho proximal oposto. Margens ântero-laterais curtas, bem definidas. Fronte moderadamente larga. Carapaça fortemente arqueada, com um par de estrias póstero-lateral. Em algumas espécies, um segundo par de estria póstero-lateral pode estar presente, mas é sempre obsolescente.

Chave de identificação para as espécies atlânticas do subgênero *Uca* s. str.

1. Assoalho da órbita com um tubérculo grande próximo à margem interna.....*U. (Uca) tangeri*
 Assoalho da órbita sem um tubérculo grande próximo à margem interna.....2

- 2(1). Mero do quelípodo maior com uma crista ao longo da margem dorsal. Margens póstero-laterais mal definidas em ambos os sexos, coberta por pequenos tubérculos. Fêmeas com pubescência aveludada na margem dorsal e ventral do mero e na margem dorsal do carpo e própodo da 4ª pata ambulatória.....*U. (Uca) major*
 Mero do quelípodo maior sem crista ao longo da margem dorsal, mas com tubérculos ou espinhos. Margens póstero-laterais bem definidas em ambos os sexos, cobertas por tubérculos grandes. Fêmeas sem pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e própodo das patas ambulatórias.....*U. (Uca) maracoani*

Diagnose para as espécies atlânticas do subgênero *Uca* s. str.

Uca (Uca) major (Herbst, 1782)

Estampa IV

Cancer Uka una, Brasiliensis Seba, 1758; 1761: 44, pl, 18.

Cancer vocans major Herbst, 1782: 83, pl. 1, Fig. 11.

Ocypoda heterochelos Lamarck, 1801: 150.

Cancer uca Shaw & Nodder, 1802.

Ocypode heterochelos Olivier, 1811: 417.

Uca una Leach, 1814: 430; 1815: 323.

Gelasimus platydactylus Milne-Edwards, 1837: 57; 1852: 144; Smith, 1870: 122; Bott, 1973b: 311.

Gelasimus heterocheles Kingsley, 1880: 137; Young, 1900: 271.

Uca heterochela Rathbun, 1897b: 27.

Uca heterochelos Rathbun, 1918: 381; 1924a: 156; Crane, 1957.

Uca major Holthuis, 1962: 240, 245, 246; Chace & Hobbs, 1969: 213.

Uca (Uca) major Crane, 1975: 136, pl. 20E-H, figs. 65F, 99; Barnwell & Thurman, 1984: 28; Barnwell, 1986: 149; Thurman, 1987; Rosenberg, 2001; Beinlich & Von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Localidade-tipo: “Brasil” (ver comentários sobre o tipo e sua localidade).

Material-tipo: Lectótipo macho (Selecionado por Holthuis, 1962). Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Não examinado).

Material examinado: 33 machos, 10 fêmeas (7 ovígeras). **México**: Tabasco: Puerto Seiba, Rio Seco (USNM 180184, 1f); **Bahamas**: Watling's Island (USNM 11375, 2m, 1f), San Salvador Island, Pigeon creek (USNM 1085625, 2m, 1f); **Jamaica**: Kingston Harbor, St. Albans (USNM 210461, 24m, 7fov); **Antilhas**: Curacao, Camrabi (USNM 138576, 1m); **Trinidad e Tobago**: (USNM 138574, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Órbitas retas. Margem dorsal da carapaça sem granulações ou tubérculos. Margens ântero-laterais muito curtas, quase ausente no lado do quelípodo maior, continuando indistintamente para formar

a margem póstero-lateral, a qual é curta e finamente granulada. Sobrancelha ausente. Crenulações sub-orbitais bem desenvolvidas ao longo de toda a margem suborbital, aumentando pouco em tamanho em direção à margem orbital externa. Sem tubérculos ou espinhos no assoalho da órbita. Estria póstero-lateral ausente. Quelípodo menor com uma carena bem desenvolvida na junção do carpo com a palma. Margem interna dos dedos do quelípodo menor não serrilhada. Mero do quelípodo maior com uma longa crista ao longo de toda a margem dorsal, fortemente tuberculada ou serrilhada na porção distal. Carpo com 1 a 3 tubérculos na margem interna. Face externa da palma coberta por tubérculos grandes, similares em tamanho ao longo de toda a face. Face interna com carena oblíqua forte, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo delgados, mais longos que a palma. Carena tuberculada se estendendo logo acima da margem ventral externa do pólex, com pilosidade na região distal. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatórias moderadamente delgado; margens dorsal e ventral levemente serrilhadas; sem pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça finamente granulada. Margens póstero-laterais mais bem definidas do que nos machos. Crenulações sub-orbitais mais separadas que nos machos. Pubescência aveludada presente nas margens dorsal e ventral do mero e dorsal do carpo e própodo da 4ª pata ambulatória. Gonóporo sem tubérculo.

Comentários: Em dois machos examinados (USNM 210461; USNM 11375) a pilosidade da região distal da carena tuberculada da margem ventral externa do pólex é ausente mas, provavelmente, devido à abrasão. A pubescência aveludada no hiato do quelípodo maior estava presente em 3 machos examinados (USNM 138575; USNM 42918). Um macho analisado (USNM 210461), com leve pubescência aveludada na margem ventral do própodo. Os exemplares pequenos se assemelham muito a *U. heteropleura*. De fato, Crane (1975) considerava *U. major* como superespécie de *U. heteropleura*. No entanto, as duas espécies podem ser facilmente distinguidas pela carena presente na junção do carpo com a palma do quelípodo menor em ambos os sexos, a qual é ausente em *U. heteropleura* e pela pubescência aveludada presente na 4ª pata ambulatória das fêmeas, a qual é ausente nas fêmeas de *U. heteropleura*.

No que diz respeito à localidade-tipo, Holthuis (1962) ao sugerir que a ICZN selecione *Cancer Uka una, Brasiliensis* de Seba (1761) como lectótipo de *U. major*, fez com que a localidade-tipo passasse a ser Brasil. Entretanto, várias localidades de Seba têm se mostrado incorretas, além de não existirem registros de *U. (Uca) major* ao sul de Cayenne. A única maneira de corrigir a localidade-tipo é selecionando um neótipo, mas como a identidade da espécie não está em questão, não existe argumento para fazê-lo (Chace & Hobbs, 1969; Crane, 1975).

Uca (Uca) maracoani (Latreille, 1802)

Estampa V; Figura 1

Maracoani Marcgrave, 1648: 184, 1 fig.

Cancer palustris cuniculos sub terra agens Sloane, 1725: 260.

Ocypode maracoani Latreille, 1802: 46.

Ocypode heterochelos Olivier, 1811: 417

Gelasimus maracoani Latreille, 1817: 519; Demarest, 1825: 123; Milne-Edwards, 1852: 144, pl. 3, figs. 1, 1a, 1b; Dana, 1852: 318; Smith, 1869: 35; Kingsley, 1880: 136; Cano, 1889: 92; Ortmann, 1894: 756; Aurivillius, 1893: 35; Bott, 1973b.

Gelasima maracoani Latreille, 1818: 3, pl. 296, fig. 1.

Gonoplax maracoani Lamarck, 1818: 254.

Uca maracoani Moreira, 1901: 52; Rathbun, 1918: 378; Oliveira, 1939: 123, pl. 1, 4, 6, 7, figs. 4, 17, 18, 33, 39; Crane, 1943b: 35; Fausto Filho, 1966: 34; Coelho, 1969: 235; 1995: 139; Coelho & Ramos, 1972: 198; Coelho & Ramos-Porto, 1980: 137; Melo, 1996: 490; 1998: 503; Távora, 2001: 100; Almeida *et al.* 2006: 15.

Uca (Uca) maracoani Holthuis, 1959b: 260; Crane, 1975: 143, pl. 21A-D, 44B, 45B; figs. 28, 33A-FF, 36C, 37G, 34B, 53A, B, 55, 56D, 60F-G, 65B, 78, 79, 80, 81H, 82C, 83C, 84, 88, 89, 94, 99; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Uca maracoani antiqua Brito, 1972: 95, figs. 1-8 (espécie fóssil).

Localidade-tipo: Cayenne, Guiana Francesa.

Material-tipo: Lectótipo macho. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Não examinado).

Material examinado: 129 machos, 46 fêmeas (3 ovígeras). **Venezuela:** Margarita Island (USNM 134717, 1m); Delta Amacuro: Pedernales (USNM 138583, 17m); **Trinidad e Tobago:** Caroni swamp (USNM 137749, 2m, 1f); Cocorite (USNM 138578, 16m); Cocorite, port of Spain (USNM 138579, 16f); **Guiana:** Georgetown, foot of Kitty village (USNM 138580, 26m); Georgetown (USNM 138581, 15f, 3fov); Georgetown, mouth of Demerara river (USNM 138582, 4m, 1f); **Brasil:** Amapá: Jipioca (MZUSP 12871, 4m, 1f), (MZUSP 13134, 1f); Pará: Aruparé (MZUSP 12307, 1f), Vigia (MZUSP 4564, 1m, 2f), Salinópolis (MZUSP 12058, 3m); Maranhão: Estiva

(MZUSP 6218, 2m), São Luis, mangue do merck (MZUSP 6219, 1m, 1f), São Luis (DOUFPE 2235, 3m), Tibiri (DOUFPE 2225, 1m); Rio Grande do Norte: Natal (USNM 25697, 6m, 1f), Rio Galinhos (DOUFPE 2237, 1m, 1f); Paraíba: Mamanguape (MZUSP 13259, 1m, 1f), Rio Paraíba do Norte (DOUFPE 2215, 3m, 1f); Pernambuco: Itamaracá, Vila Velha (DOUFPE 13203, 2m, 3f), Itamaracá, Rio Jaguaribe (DOUFPE 2234, 2m), Jaboatão dos Guararapes, Barra de Jangadas (DOUFPE 2205, 2m), Recife, Rio Pina (DOUFPE 2212, 3f), Cabo de Santo Agostinho, Gaibu (DOUFPE 2235, 1m), Ipojuca, Suape (DOUFPE 2209, 5m, 3f), Tamandaré, Rio Formoso (DOUFPE 2229, 1m); Alagoas: Maceió, Praia do Sobral (MZUSP 11778, 1m); Sergipe: Aracajú, Rio Sergipe (DOUFPE 2208, 1m); Bahia: Salvador, Itaparica (USNM 138584, 1m, 1f), Salvador, Itaparica, Caixa Pregos (MZUSP 9965, 1m); Salvador, Plataforma (USNM 40614, 7m, 2f); Rio de Janeiro: Angra dos Reis (MZUSP 3058, 4m, 5f); São Paulo: Ubatuba, Mar Pequeno (MZUSP 7358, 2m, 2f), Cananéia, Rio Baguassu (MZUSP 3993, 1m); Paraná: Paranaguá (USNM 71177, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Margem dorsal da carapaça sem granulações ou tubérculos. Margens ântero-laterais muito curtas, retas, marcadas por pequenos tubérculos, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral, a qual apresenta tubérculos menos desenvolvidos do que as ântero-laterais, terminando em um único e relativamente grande tubérculo. Sobrancelha quase ausente, desprovida de margem inferior. Crenulações sub-orbitais grandes, aumentando de tamanho em direção à margem orbital externa. Sem tubérculos ou espinhos no assoalho da órbita. Estria póstero-lateral ausente. Dedos do quelípodo menor muito longos, sem serrilhações na margem interna, mas com longas setas ao longo de todo o comprimento. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior com uma linha de tubérculos bem separados ou espinhos agudos, presentes ao longo de todo o comprimento da margem. Margem interna do carpo desprovida de tubérculos ou espinhos. Face externa da palma extremamente curta, coberta por grandes e bem separados tubérculos, que aumentam de tamanho em direção à margem ventral. Face interna da palma com forte carena oblíqua, formada por grandes tubérculos, continuando ao longo da margem da cavidade carpal como uma linha de tubérculos achatados. Pólex e dátilo muito mais longos que a palma, ambos largos e fortemente achatados lateralmente, sendo o dátilo mais largo que o pólex.

Hiato da grande quela estreito e restrito a região proximal, desprovido de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatórias moderadamente delgado. Superfície dorsal do carpo e do própodo dos 2 primeiros pares densamente pilosos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça com tubérculos e grânulos pequenos, especialmente próximos às margens pósteros e ântero-laterais, as quais são mais bem definidas do que nos machos. Mero das patas ambulatórias mais largo que nos machos, com a margem ventral, inclusive do quelípodo menor, armada com tubérculos bem desenvolvidos e agudos, com pubescência aveludada na porção proximal da margem dorsal nos 3 primeiros pares de patas. Quarto par de patas ambulatória com pubescência aveludada nas margens dorsal e ventral. Gonópodo com um grande tubérculo externo.

Comentários: As margens ântero e pósteros-laterais são levemente mais bem desenvolvidas em exemplares da Guiana (USNM 138580) e do Amapá, Brasil (MZUSP 12871). Em exemplares das demais localidades, as margens ântero e pósteros-laterais são mal definidas, com pequenas granulações. Em fêmeas provenientes da Guiana (USNM 138581) e Amapá, Brasil (MZUSP 12871; MZUSP 13134), a armadura da carapaça e das patas ambulatórias é mais forte do que em fêmeas das demais localidades, numerosos tubérculos podem ser encontrados na margem dorsal da carapaça e a pubescência aveludada na região proximal dorsal do mero dos três primeiros pares de patas é quase ausente à ausente. Não está descartada a hipótese de que, na verdade, *U. (Uca) maracoani* represente um complexo de espécies, com as formas presentes no norte da América do Sul (Guiana e Amapá) representando uma espécie diferente.

No que diz respeito à distribuição geográfica, Sloane (1725) reporta a ocorrência de *U. (Uca) maracoani* na Jamaica, embora nenhum registro posterior desta espécie para essa localidade tenha sido feito. Barnwell (1986) registra pela primeira vez a ocorrência de *U. (Uca) major* em Kingston Harbor, Jamaica, o que o faz pensar que a espécie reportada por Sloane (1725), tratava-se de *U. (Uca) major*. De fato, Sloane, ao fazer esse registro, o fez com base na figura e descrição de Maracoani, de Marcgrave (1648). Devido à semelhança entre as duas espécies, Sloane pode ter feito confusão entre as duas formas. Ademais, as duas espécies são simpátricas apenas em Trinidad e Tobago (von Hagen, 1970). Crane (1975) reporta a ocorrência de uma fêmea de *U. (Uca) maracoani* para Santo Domingo, o

que aumenta a área de sobreposição das duas espécies. Esse exemplar estaria, supostamente, depositado no AMNH (AMNH 2466). Esse lote não foi encontrado na coleção quando da recente revisão feita para esta contribuição.

Com relação às espécies tipo, Crane (1975) resolve designar um lectótipo a partir de quatro machos depositados em Paris os quais são, segundo a Dra. D. Guinot (com. pess.), as espécies originais de Latreille. Os espécimes estavam depositados em duas caixas, contendo idênticos rótulos, onde se lê: “*Gelasimus maracoani* Margr. M. Leprieur. Cayenne”. O espécime selecionado como lectótipo por J. Crane é o único macho dos 4 que está quase em perfeitas condições, apresentando apenas um leve dano na carapaça (Crane 1975: 146). As espécies originais de Marcgrave vieram, provavelmente, do Brasil. Na descrição da espécie, Latreille (1802-1803) cita como localidade tipo: “Le continent de l’Amerique Meridionale”. Entretanto, Crane (1975) afirma que, uma vez que Latreille foi o primeiro a mencionar a espécie no período pós-Lineanno, e é tido como o autor da espécie, seria apropriado considerar Cayenne como localidade tipo.



Figura 1. *Uca (Uca) maracoani*. Lectótipo designado por Crane (1975), o qual se encontra depositado no Muséum National d’Histoire Naturelle, em Paris.

Uca (Uca) tangeri (Eydoux, 1835)

Estampa VI

Cancer Uka una, Brasiliensis Seba, 1759: 44, pl. 18, fig. 8.

Cancer vocans major Herbst, 1782: 83, pl. 1, fig. 11.

Ocypoda heterochelos Lamarck, 1801: 150; Bosc, 1802: 197; Demarest, 1830: 250.

Cancer Uka Shaw & Nodder, 1802: pl. 588.

Uca una Leach, 1814: 430.

Gelasimus tangeri Eydoux, 1835: pl. 14; Heller, 1863: 101; Kingsley, 1880: 153; Miers, 1881: 262; Hilgendorf, 1882: 24; Aurivillius, 1893: 34; Ortmann, 1894: 760; Nobre, 1931: 179.

Gelasimus perlatus Milne-Edwards, 1852: 151; Kingsley, 1880: 153; Aurivillius, 1893: 31; 1898: 862.

Gelasimus cimatodus Rochebrune, 1883: 171.

Uca tangeri Rathbun, 1918: 387, pl. 135, 136; Bott, 1973b; Powell, 1979: 127; Manning & Holthuis, 1981: 221

Goneplax speciosus Monod, 1933: 548 (*nomem nudum*).

Gelasimus (Uca) tangeri Bruce-Chwatt & Firz-John, 1951: 117.

Uca tangeri matadensis Monod & Nicou, 1959: 988, figs. 1, 3, 6.

Uca (Minuca) tangeri Bott, 1968: 168.

Uca (Afruca) tangeri Crane, 1975: 118, pl. 18A-D, figs. 27D-F, 37E, 45E-H, 46F, 63F, 63D, 81E, 82F, 99.

Uca (Uca) tangeri Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Localidade-tipo: Tânger, Morrocos.

Material-tipo: Holótipo macho. Philadelphia Academy of Science, Philadelphia.

Material examinado: 133 machos, 161 fêmeas (9 ovíferas). **Portugal:** Algarve, Rio de Faro: (USNM 258251, 1f), (USNM 138105, 66f, 9ovf), (USNM 138106, 4m); **Marrocos:** Mohamedia, Qued Nefikh (USNM 258252, 1f); **Senegal:** Dakar (USNM 21387, 4m, 1f); **Libéria:** Monrovia (USNM 29576, 1m), Monrovia, Rock Spring (USNM 20575, 4m, 2f), Twe's farm (USNM 97876, 2m); **Nigéria:** Lagos, Tarkwa bay (USNM 138107, 28m, 18f), Haven Van (USNM 120897, 2m, 1f); **República do Congo:** St. Antonio, Barra do Rio Congo (USNM 54233, 1m), (USNM 44232, 4m, 3f),

(USNM 54231, 6m, 6f); Banana: (AMNH 3073, 2m, 2f), (AMNH 3275, 2f); **Angola:** (AMNH 5933 em parte, 1m), (AMNH 5933 em parte, 13m, 4f), (AMNH 5935 em parte, 10m, 8f), (AMNH 5922, 2m); Luanda, Samba Pequena (USNM 138110, 33m), (USNM 138109 em parte, 34f), (USNM 138109 em parte, 9m), Lobito (AMNH 5917, 3m, 2f), St. Antonio do Zaire (AMNH 3072, 1m, 1f).

Diagnose – Macho: Fronte moderadamente larga. Órbitas levemente oblíquas. Margem dorsal da carapaça coberta por tubérculos redondos e bem separados. Margens ântero-laterais muito curtas, retas, quase ausentes no lado do quelípodo maior. Margens póstero-laterais perladas. Sobrancelha ausente. Crenulações sub-orbitais fortes ao longo de toda a margem sub-orbital, aumentado de tamanho em direção à margem orbital externa. Assoalho da órbita com um tubérculo grande e agudo próximo à margem interna, com vários tubérculos pequenos ao redor do maior e imediatamente acima das crenulações sub-orbitais. Estria póstero-lateral ausente. Dedos do quelípodo menor longos, com margem interna não serrilhada. Mero do quelípodo com um dente grande e agudo na margem póstero-lateral, coberto por longas cerdas distalmente. Carpo com tubérculo agudo e forte na margem interna. Margem externa da palma com grandes tubérculos. Face interna da palma com forte carena oblíqua. Pólex e dátilo mais longos que a palma, achatados lateralmente, moderadamente delgados. Pólex largo. Dátilo oblíquo, pouco menor que o pólex. Hiato do quelípodo maior estreito, desprovido de pubescência. Mero das patas ambulatórias moderadamente largo, armado com serrilhações nas margens dorsal e ventral, não agudas e restritas a margem dorsal nos três primeiros pares de patas. Região distal do carpo e do própodo com uma linha de cerdas na margem dorsal. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Tubérculos da região dorsal da carapaça mais homogêneos do que nos machos. Tubérculos das margens dorsal e ventral do mero das patas ambulatórias mais fortes do que nos machos. Superfície posterior do mero, carpo e própodo enrugada por moderados tubérculos. Gonópodo com um pequeno tubérculo.

Comentários: Nos juvenis, os tubérculos da margem dorsal da carapaça são quase ausentes, ao passo que o tubérculo no assoalho da órbita, assim como o da margem interna do carpo, são bem desenvolvidos. A pubescência aveludada no hiato do quelípodo maior foi constatada em 62 dos machos examinados (USNM

138106, 4m; USNM 120897, 3m; USNM 97876, 2m; USNM 20575, 4m; USNM 21387, 1m; USNM 137107, 28m; USNM 57232, 4m; USNM 20576, 1m; USNM 19551, 1m; USNM 14873, 3m; USNM 20669, 3m; AMNH 5933 em parte, 5m; AMNH 5917, 3m; AMNH 5935 em parte, 4m), sendo, em todos os casos, espécimes de tamanho pequeno a médio (entre 13,38 mm e 23,20 mm de LC) e juvenis (USNM 138110, 33j). Espécimes grandes (acima de 24,83 mm de LC) não apresentam pubescência aveludada no hiato do quelípodo maior. No lote USNM 21387, um macho com 23,20 mm de LC apresentava pubescência no hiato do quelípodo maior, enquanto em outro, com 24,83 mm de LC, a pubescência aveludada era ausente. Vinte e nove machos e 15 fêmeas apresentaram pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e do própodo das patas ambulatorias (AMNH 5933 em parte; AMNH 5917; AMNH 5935 em parte; AMNH 5922). O maior macho conhecido dessa espécie é um exemplar coletado em Angola (33 mm de LC x 47 mm de CC) e está depositado no AMNH (AMNH 5933, em parte).

Devido a sua localização geográfica e a alguns caracteres morfológicos, como a largura da frente, a qual não é tão estreita como nos demais representantes do subgênero *Uca*, Crane (1975) decide criar um subgênero próprio para *U. (Uca) tangeri*, o Subgênero *Afruca*. Bott (1973b) coloca *U. (Uca) tangeri* em um gênero próprio, juntamente com *U. marionis* (Demarest, 1825) [= *U. vocans*], o gênero *Uca*. As análises filogenéticas de Levinton *et al.* (1996), Rosenberg (2001) e Beinlich & von Hagen (2006) não corroboram a presença de *U. (Uca) tangeri* em um subgênero próprio, apontando para uma relação com os demais membros do Subgênero *Uca*. Entretanto, Spivak *et al.* (2008) com base em estudos de morfologia larval, afirmam que *U. (Uca) tangeri* deve ser colocada em um subgênero próprio, no caso *Afruca*, como proposto inicialmente por Crane (1975). O real "status" de *U. (Uca) tangeri* só poderá ser estabelecido quando uma filogenia que englobe caracteres morfológicos importantes, inclusive larvais, for realizada.

Chave de identificação para as espécies do Atlântico Ocidental do subgênero

Minuca

1. Fronte moderadamente estreita.....*U. (Minuca) thayeri*
 Fronte larga a muito larga.....2
- 2(1). Fronte extremamente larga, mais do que 1/3 da largura da carapaça.....3
 Fronte larga, porém menos de 1/3 da largura da carapaça.....4
- 3(2). Sobrancelha larga, representando mais da metade do diâmetro do pedúnculo ocular adjacente achatado.....*U. (Minuca) minax*
 Sobrancelha estreita, vertical, representando menos da metade do diâmetro do pedúnculo ocular adjacente achatado.....*U. (Minuca) longisignalis*
- 4(2). Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Gonóporo da fêmea com margens elevadas, circundado por 3 tubérculos de tamanhos diferentes; sem pubescência aveludada nas patas ambulatórias.....*U. (Minuca) vocator*
 Carena oblíqua da face interna da palma presente. Gonóporo da fêmea com margens elevadas ou não, com um único tubérculo presente ou ausente.....5
- 5(4). Patas ambulatórias com pubescência aveludada presente na margem dorsal do carpo e envolvendo o própodo desde a margem dorsal até a ventral.....*U. (Minuca) mordax*
 Patas ambulatórias com pubescência aveludada limitada à margem dorsal do carpo e própodo.....6
- 6(4). Carena oblíqua da face interna da palma se estendendo desde a cavidade carpal até a região proximal do pólex. Fêmeas com mero das patas ambulatórias largo.....7

- Carena oblíqua da face interna da palma ausente ou mal definida no terço distal. Fêmeas com mero da 2ª e 3ª patas ambulatorias não muito largo, com margens quase retas.....9
- 7(6). Pubescência aveludada presente na face externa da palma, próximo à região proximal do pólex. Margem sub-orbital sinuosa em ambos os sexos.....*U. (Minuca) victoriana*
- Pubescência aveludada ausente na face externa da palma. Margem sub-orbital reta em ambos os sexos.....8
- 8(7). Sobrancelha moderadamente larga, completamente visível em vista dorsal. Gonóporo da fêmea com um tubérculo grande.....*U. (Minuca) rapax*
- Sobrancelha estreita, quase não visível em vista dorsal. Gonóporo da fêmea com um tubérculo pequeno.....*U. (Minuca) pugnax*
- 9(6). Carena da margem superior da cavidade carpal se volta em direção ao dátilo. Linha de tubérculos pré-dactilar paralela ao dátilo. Margem dorsal da carapaça das fêmeas com pequenas granulações próximo às margens ântero-laterais.....*U. (Minuca) marguerita*
- Carena da margem superior da cavidade carpal não se volta em direção ao dátilo, continuando a bordejar a margem da cavidade. Linha de tubérculos pré-dactilar arqueada. Margem dorsal da carapaça das fêmeas sem granulações próximo às margens ântero-laterais.....*U. (Minuca) burgersi*

Diagnose para as espécies do Atlântico Ocidental do Subgênero *Minuca*

Uca (Minuca) burgersi Holthuis, 1967

Estampa VII

Gelasimus affinis Streets, 1872: 131.

Gelasimus vocator Kingsley, 1880: 147.

Uca mordax Rathbun, 1900c: 276; 1918: 391 (em parte); Buitendijk, 1950: 279; Salmon, 1967; Oliveira, 1939: 138; Crane, 1957 (em parte).

Uca affinis Holthuis, 1959a: 76; 1959b: 265.

Uca burgersi Holthuis, 1967; Chace & Hobbs, 1969: 207, figs. 70, 71a-d; Powers, 1977: 142; Thurman, 1987; Abele & Kim, 1986: 709, 715; Coelho, 1995: 138; Melo, 1996: 487;

Uca panema Coelho, 1972.

Minuca burgersi Bott, 1973b.

Uca (Minuca) burgersi Crane, 1975: 168, pl. 24 E-H, figs. 26F, 31H, 54G, 66F, 100; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Uca burgersie (*sic*) Melo, 1998: 503 (erro de grafia).

Localidade-tipo: Antilhas Holandesas, Curacao, Plantation “Knip” by Westpoint.

Material-tipo: Holótipo macho. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden. Um macho e uma fêmea (Parátipos), National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 342 machos, 77 fêmeas (10 ovígeras). Parátipo (USNM 121099, 1m, 1f); **Estados Unidos**: Florida, Broward County, Danis Beach (USNM 138488, 3m); **México**: Vera Cruz: La Barra, barra do Rio Tuxpan (USNM 180176, 1m), Laguna La Mancha (USNM 180177, 1m); Campeche: barra do Rio Champoton (USNM 180178, 1m); Quintana: Isla de Cozumel (USNM 210469, 7m, 3f); **Guatemala**: Puerto Barrios (USNM 138489, 12m, 2f); **Honduras**: Belize (USNM 139173, 2fov); **Cuba**: Isla Turigano (USNM 138491, 10m); **Jamaica**: Saint Ann Parish, Pear Tree River (USNM 210465, 22m, 9f); Kingston, Kingston Harbor (USNM 155542, 2m); **Ilhas Virgens**: St. Thomas (USNM 138494, 13m); St. Thomas, Red Hook (USNM 138495, 81m); Ilha Guaná (USNM 240210, 17m); **Haiti**: Etang

Saumatre, próximo a Port au Prince (USNM 138492, 1m); **República Dominicana:** Mero River (USNM 126956, 1m); Portsmouth, Indian River (USNM 126959, 5m), (USNM 126960, 11m, 8f); **Barbados:** Payne's Bay (USNM 138500, 40m, 9f); **Guadaloupe:** Leeward Island: St. Martin, Pond of Point Blanche (USNM 138499, 2m); St. Martin, East Little Bay (USNM 138498, 4m, 1f, 3fov); St. Martin, Crab Hole Cistern (USNM 138497); **Aruba:** Catashi (USNM 138503, 1f); **Venezuela:** Aragua: Turiamo (USNM 138507, 7m); Miranda: Laguna de Tacargua (USNM 138508, 1m); **Trinidad e Tobago:** Pigeon Plint Swamp (USNM 138504, 27m, 6f); El Socorro: Canal do Rio Caroni (USNM 123420, 1f); **Brasil:** Pará: Auruçá, Curupeté (MZUSP 12313, 1m, 1f, como *U. cumulanta*); Ceará: Fortaleza (USNM 138509, 29m, 8f); Rio Grande do Norte: Galinhos, Rio Galinhos (DOUFPE 2374, 1m, 1f); Pernambuco: Goiana, Atapuz (DOUFPE, 2073 1m, 1f) (DOUFPE 2064, 1fov), Itamaracá, Vila Velha (DOUFPE 2077, 1m, 1f), Tamandaré, Rio Mamucaba (DOUFPE 2117, 3m, 2f); Sergipe: Crasto, Rio Sergipe (DOUFPE 2119, 3m, 1f); Bahia: Salvador, Baía de Todos os Santos, Itaparica (USNM 138510, 5m, 1f), Maraú, Ilha do Campinho (MZUESC 852, 2m, 1f), Ilhéus, Rio Mamoã (MZUESC 546, 1m, como *U. rapax*), Alcoçaba, Rio Itanhém (MZUESC 1035, 6m, 1f), Nova Viçosa, Rio Peruípe (MZUESC 848, 1m, 1fov); Espírito Santo: Anchieta, Mangue do Rio Benevente (MZUSP 18638, 1m), Conceição da Barra (MZUSP 18650, 8m, como *U. vocator*); Rio de Janeiro: Mangue de Itacuruçá (MZUSP 17201, 2m, 2f, como *U. uruguayensis*), Ilha Pinheiro (USNM 138511, 4m); São Paulo: Ubatuba, Itamambuca (MZUSP 14515, 3m, 4f).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas transversais. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Margens ântero-laterais longas, de retas a levemente convexas, não formando ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelhas moderadamente estreitas, com a margem inferior perlada. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos pequenos na margem interna, tornando-se maiores e mais separadas em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor com pequenas e agudas serrilhações na margem interna. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior com pequenas serrilhações no terço distal. Carpo do quelípodo maior com moderada pilosidade na margem dorsal. Palma

coberta por grandes e bem separados tubérculos na porção superior, tornando-se ausentes em direção à margem inferior. Carena oblíqua da face interna da palma alta proximalmente, tornando-se mal definida à ausente na região distal, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex reto, tão longo quanto a palma, com um dente mediano bem definido. Dátilo oblíquo, mais longo que a palma, fortemente curvado na porção final, ultrapassando o pólex. Pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior ausente. Mero das patas ambulatorias delgado. Pubescência aveludada fortemente aderida na margem dorsal do carpo e própodo nos 3 primeiros pares de patas. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Mero das patas ambulatorias mais largo que nos machos, com pubescência aveludada fortemente aderida na margem dorsal do carpo e própodo. Margem posterior do gonópodo elevada, mas sem formar um tubérculo.

Comentários: *Uca (Minuca) burgersi* é muito semelhante à *U (Minuca) mordax*, apesar de haver pequenas diferenças morfológicas entre as duas formas. O fato dessas diferenças serem muito variáveis, aliado à sobreposição nas áreas de ocorrência, fez com que as duas espécies fossem muito confundidas, até Holthuis (1959b, 1967) descobrir a diferença no padrão de disposição da pubescência aveludada no própodo das patas ambulatorias, a qual cobre todo o própodo em *U. (Minuca) mordax*, ao passo que em *U. (Minuca) burgersi*, se limita à margem dorsal. Para mais detalhes sobre a diferenciação entre as duas espécies, ver Holthuis (1959b: 265, 266) e Crane (1975: 170). *Uca (Minuca) burgersi* se assemelha também a *U. (Minuca) rapax*. De fato, as duas espécies são, até certo ponto, muito semelhantes em morfologia, e confusões quanto à identificação das duas formas são muito comuns. Em machos e fêmeas de *U. (Minuca) burgersi* a carapaça é mais arqueada do que em *U. (Minuca) rapax*. Nos machos, a linha pré-dactilar da face interna da palma é arqueada em *U. (Minuca) burgersi* e em *U. (Minuca) rapax*, bem como nos demais representantes do subgênero *Minuca*, a mesma é paralela ao dátilo. Para mais caracteres úteis na distinção as duas espécies, ver Barnwell (1984: 156).

A descrição de *U. (Minuca) burgersi* por Holthuis (1967) foi baseada em um exemplar macho. Fêmeas rotuladas como parátipos estão presentes na coleção do USNM mas, por não serem mencionadas na descrição original, não podem ser consideradas como tal (ICZN, 1964 art. 72.4.7).

Uca (Minuca) burgersi foi primeiro reconhecido como um táxon novo por Streets (1872), que o descreveu com o nome de *Gelasimus affinis* e o depositou na “Academy of Natural Sciences”, Philadelphia (com algumas duplicatas depositadas no RMNH), embora de acordo com Crane (1975), o material tipo se resume aos síntipos depositados no RMNH. Kingsley (1880) ao analisar o material para sua revisão sobre o gênero *Uca*, removeu a etiqueta original de Streets, e a substituiu por uma etiqueta contendo *G. vocator*, por acreditar que *G. affinis* era sinônimo de *G. vocator* (Holthuis, 1967). Rathbun (1918) coloca, com reservas, *G. affinis* como sinônimo de *U. mordax* e a troca de etiquetas por Kingsley, a faz pensar que o tipo de *G. affinis* está perdido.

Com a redescoberta do nome dado por Streets, Holthuis (1959a) se referiu a *G. affinis* em seu trabalho sobre os crustáceos de St. Martin, nas Antilhas Holandesas. Subsequentemente, o próprio Holthuis (1967) descobriu que o nome dado por Streets era pré-ocupado por *G. affinis* dado por Guérin-Méneville (1829) que, em 1838, o colocou na sinonímia de *G. tetragonon* [atual *Uca (Gelasimus) tetragonon* do Indo-Pacífico, embora Crane (1975), tenha afirmado que possa, na verdade, se tratar de *U. (Paraleptuca) chorophtalmus* (Milne-Edwards, 1837) ou *U. (Paraleptuca) lactea* (de Haan, 1835)], o que o torna homônimo de *G. affinis* de Streets, invalidando-o (Holthuis, 1967). Dessa forma, como não existia nenhum outro nome disponível, Holthuis (1967) resolveu designar o epíteto *burgersi* para a espécie, em homenagem ao Dr. A. C. J. Burgers, com quem ele trabalhou coletando crustáceos em Curaçao, dentre os quais, o holótipo de *U. burgersi*.

Uca (Minuca) longisignalis Salmon & Atsides, 1968

Estampa VIII

Gelasimus palustris Stimpson, 1859: 62 (em parte).

Uca pugnax pugnax Rathbun, 1900a: 585; 1918: 395 (em parte).

Uca minax Rathbun, 1918: 389 (em parte).

Uca mordax Rathbun, 1918: 391 (em parte).

Uca longisignalis Salmon & Atsides, 1968: 279 (em parte); Powers, 1977: 143; Thurman, 1982: 40, figs. 2, 3a, b); Barnwell & Thurman, 1984: 32; Abele & Kim, 1986: 708, 713.

Uca virens Salmon & Atsides, 1968: 281 (em parte).

Uca pugnax Felder, 1973: 84, 86.

Uca (Minuca) rapax longisignalis Crane, 1975: 197.

Uca pugnax virens Crane, 1975: 203 (em parte).

Uca minax von Hagen, 1980: 93 (em parte).

Uca (Minuca) longisignalis Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Estados Unidos, Golfo do México, Mississippi, Ocean Springs.

Material-tipo: Holótipo macho. Cinco machos (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 38 machos, 5 fêmeas (1 ovígera). Holótipo (USNM 121599, 1m); Parátipo (USNM 122204, 5m); **Estados Unidos**: Florida: Levy County, Yankeetown (USNM 122764, 6m, 1f, em parte), Franklin County, Apalachicola (AMNH 16375, 1m, 1f); Louisiana: Orleans County, New Orleans (USNM 2259, 3m); Mississippi: Harrison County, Biloxi Bay (USNM 21845, 1m, como *U. minax*), Jackson County, Ocean Springs (USNM 180181, 1m, como *U. minax*); Texas: (USNM 72132, 4m, 1fov, como *U. pugnax*); Galveston County, Offat's Bay (USNM 138648, 1m); Matagorda County, Matagorda Bay (USNM 33035, 13m, 1f), Harris County, San Jacinto River (USNM 180182, 1m), Cameron County, South Padre Island (USNM 171539, 1m, 1f).

Diagnose – Macho: Fronte muito larga. Órbitas levemente oblíquas. Margem dorsal da carapaça com moderados tubérculos próximos às margens ântero-laterais, as quais são longas e convexas, não formando ângulo agudo na transição para a margem pósterio-lateral. Sobrancelhas moderadamente estreitas, verticais, quase não visíveis em vista dorsal. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se levemente maiores e mais separados em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias pósterio-laterais longo. Dedos do quelípodo menor com pequenas e agudas serrilhações. Margem interna do carpo do quelípodo maior com uma linha de moderados tubérculos. Palma com margem superior achatada, e com a superfície externa coberta por pequenos tubérculos, os quais se tornam ausentes em direção a região inferior. Carena oblíqua da face interna da palma pouco desenvolvida, extendendo-se da cavidade carpal até a região proximal do pólex, bem abaixo da articulação com o dátilo, não continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Margem superior da cavidade carpal com carena formada por moderados tubérculos. Pólex e dátilo mais longos que a palma, sendo o primeiro reto, com um dente mediano bem desenvolvido e o último fortemente curvado para baixo no terço distal. Mero das patas ambulatórias moderadamente largo. Pubescência aveludada na margem dorsal do mero, carpo e própodo. Pubescência aveludada presente ainda na margem ventral do mero, mas escassa. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmeas: Margem dorsal da carapaça desprovida de tubérculos. Mero das patas ambulatórias mais largos que nos machos, especialmente no 3º par. Pubescência aveludada ausente na margem dorsal do mero, e escassa na margem dorsal do carpo e própodo. Gonóporo com um tubérculo posterior.

Comentários: *Uca (Minuca) longisignalis* é muito similar a *Uca (Minuca) minax*. Thurman (1982) afirma que um dos parátipos fêmea (USNM 122764) desta espécie era *U. (Minuca) minax*, embora Salmon & Atsides (1968) não mencionem esse lote na designação dos tipos. A descrição original não traz caracteres diagnósticos consistentes para separar a nova espécie dos seus congêneres, fato que pode ter levado alguns autores a guardar certa reserva quanto ao tratamento de *U. (Minuca) longisignalis* como uma espécie válida (e.g. Felder, 1973; Crane, 1975; von Hagen, 1980). Ademais, como Crane (1975) não percebeu a presença do exemplar de *U. (Minuca) minax* entre os supostos parátipos de *U. (Minuca)*

longisignalis e listou suas características como pertencentes a *U. (Minuca) longisignalis*, as confusões que se sucederam entre as duas formas foram inevitáveis (Thurman 1982).

Na chave de identificação proposta por Crane (1975: 630) a presença da pubescência aveludada na margem ventral das patas ambulatórias é usada como um caráter para separar as duas espécies. Thurman (1982) e Barnwell & Thurman (1984) também mencionam a presença da pubescência aveludada na margem ventral das patas ambulatórias como um caráter diferencial. A pubescência aveludada pode ser escassa e/ou ausente em alguns exemplares de *U. (Minuca) longisignalis*. Com isso, a largura da sobrançelha, embora seja um caráter subjetivo, é usado na presente contribuição para separar as duas espécies.

A diagnose foi baseada no holótipo depositado no USNM (USNM 121599). As seguintes variações foram encontradas no exame do material adicional: os tubérculos da margem dorsal da carapaça dos machos são difíceis de detectar, estando mesmo ausentes em alguns exemplares, assim como a pubescência aveludada da margem ventral do mero. A diagnose da fêmea foi baseada no exemplar do lote USNM 122764, o qual está etiquetado como “Parátipo ?” [a fêmea de *U. (Minuca) minax* continua no lote]. No material adicional, a pubescência aveludada da margem dorsal do mero das patas ambulatórias estava presente e parecia mais fortemente aderida do que nos machos. Entretanto, na única fêmea ovígera examinada, a pubescência aveludada na margem dorsal do mero das patas ambulatórias era escassa, e ausente na margem ventral do mero, carpo e própodo (USNM 72132). Infelizmente, apenas 4 fêmeas adicionais puderam ser examinadas e a descrição original da espécie está baseada apenas no macho. Dessa forma, um número maior de fêmeas precisa ser analisado para que se possa fazer uma distinção segura entre machos e fêmeas, bem como entre as fêmeas das demais espécies do subgênero *Minuca*. Para diferenças adicionais entre *U. (Minuca) longisignalis* e as demais espécies de *Minuca* do Golfo do México, ver Thurman (1982).

Uca (Minuca) marguerita Thurman, 1981

Estampa IX, Figura 2

Uca mordax Rathbun, 19918: 391 (em parte); Buitendijk, 1950: 279 (em parte).

Uca speciosa Buitendijk, 1950: 279 (em parte); von Hagen, 1970: 227 (em parte).

Uca burgersi Holthuis, 1967: 51 (em parte); von Hagen, 1970: 227 (em parte).

Uca punax virens Crane, 1975: 200 (em parte).

Uca marguerita Thurman, 1981; Barnwell & Thurman, 1984: 39.

Uca (Minuca) marguerita Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: México, Golfo do México, Veracruz, Laguna La Mancha.

Material-tipo: Holótipo macho. Uma fêmea (Parátipo). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 11 machos e 10 fêmeas. Holótipo (USNM 180400, 1m); Parátipo (USNM 180041, 1f). **México:** Tamaulipas, La Pesca, Rio Soto La Marina (USNM 180443, 1m, 1f); Veracruz: (USNM 138644, 2m, como *U. virens*), (USNM 138645, 2f, como *U. virens*), Rio Atoyac (USNM 180447, 1m, 1f), La Barra (USNM 180445, 1m, 1f), Rio Panaco (USNM 180444, 1m, 1f), Nautla, mouth of Rio Nautla (USNM 180446, 1m, 1f); Tabasco: Frontera, Rio Grijalva (USNM 180449, 1m, 1f), Puerto Ceiba, Rio Seco (USNM 180448, 1m, 1f); Campeche: Rio San Pedro (USNM 180450, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte larga, sem pubescência na margem dorsal da carapaça. Margens ântero-laterais curtas, levemente convexas, não formando ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelhas moderadamente largas, com a margem inferior perlada. Crenulações suborbitais formadas por tubérculos pequenos na margem interna, aumentando de tamanho e tornado-se mais separados em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor com serrilhações pequenas e agudas na margem interna. Margem ântero-dorsal do mero do quelipodo arqueada,

com pequenas serrilhações na porção distal. Carpo com moderada pubescência na margem dorsal. Face externa da palma coberta por grandes e bem separados tubérculos, tornando-se ausentes em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma com grandes tubérculos no ápex, tornando-se de mal definida a ausente na porção distal, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Porção distal da carena da margem superior da cavidade carpal se volta em direção ao dátilo. Pólex tão longo quanto a palma, reto, com um dente mediano bem desenvolvido. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo, fortemente curvado para baixo na porção distal, ultrapassando o pólex. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatórias delgado, com pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e do própodo dos primeiros 3 pares de patas. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça com moderadas granulações ao longo das margens ântero e póstero-laterais. Sobrancelha levemente mais larga do que nos machos. Mero das patas ambulatórias largo, pubescência escassa na margem dorsal do carpo e na região proximal da margem dorsal do própodo. Gonóporo elevado, mas sem formar tubérculo.

Comentários: Em dois machos examinados (USNM 180450; USNM 180444) a carena da margem superior da cavidade carpal não se volta em direção ao dátilo como acontece no holótipo (Figura 2). Em uma fêmea examinada (USNM 180449) a pubescência aveludada das patas ambulatórias é como nos machos. Thurmann (1981) afirma que *U. (Minuca) marguerita* é bastante similar a *U. (Minuca) burgersi*, podendo as duas formas serem separadas, entre outras, pelo exame da largura da frente, onde *U. (Minuca) burgersi* apresenta uma frente mais estreita do que *U. (Minuca) marguerita* (Thurmann, 1981:177). Entretanto, o exame dos tipos depositados no USNM revelou que apenas nos machos essa diferença é evidente, não sendo possível proceder uma identificação segura entre as fêmeas com base na largura da frente. Ademais, quando os tipos de *U. (Minuca) marguerita* são comparados com o material adicional, diferenças na largura da frente aparecem.

Assim, baseado no exame dos parátipos fêmeas de *U. (Minuca) marguerita*, é possível perceber pequenas granulações na margem dorsal da carapaça, enquanto nas fêmeas de *U. (Minuca) burgersi*, essas granulações não estão presentes. Ademais, após o exame de uma certa quantidade de exemplares de ambas as espécies, foi possível perceber que *U. (Minuca) marguerita* apresenta margens

ântero-laterais mais curtas do que *U. (Minuca) burgersi*, bem como órbitas mais oblíquas, além da margem do gonóporo ser mais elevada em *U. (Minuca) burgersi* do que em *U. (Minuca) marguerita*. Para diferenças morfológicas entre *U. (Minuca) marguerita* e os demais representantes do subgênero *Minuca* do Golfo do México, ver Thurman (1981: 177, 178).



Figura 2. *Uca (Minuca) marguerita*. A. Quelípodo maior do holótipo com a carena da margem superior da cavidade carpal se voltando em direção ao dátilo (seta) (USNM 180400, 15,1 mm de LC). B. Quelípodo maior de exemplar onde a carena da margem superior da cavidade carpal não se volta em direção ao dátilo (seta) (USNM 180444, 17,2 mm de LC).

Uca (Minuca) minax (Le Conte, 1855)

Estampa X

Gelasimus minax Le Conte, 1855: 403.

Gelasimus palustris Stimpson, 1859: 62 (em parte).

Gelasimus minax Smith, 1870: 128; Kingsley, 1880: 148.

Gelasimus vocator minax Ortmann, 1894: 757 (em parte).

Uca longisignalis Salmon & Atsides, 1968: 278 (em parte).

Uca minax Rathbun, 1900a: 583, 585; 1918: 389, pl. 137; Maccagno, 1928: 48, fig. 31; Crane, 1943c: 220, fig. 1b; Felder, 1973: 85, 86; Powers, 1977: 143; von Hagen, 1980: 94 (em parte); Thurman, 1982; Abele & Kim, 1986: 709; 715.

Uca (Minuca) minax Crane, 1975: 176, pl. 25E-H, figs. 67D, 81K, 100; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Estados Unidos, New Jersey, Beesley's Point.

Material-tipo: Holótipo macho. Um macho e uma fêmea (Parátipo). Em más condições. Academy of Natural Sciences, Philadelphia.

Material examinado: 189 machos, 32 fêmeas (1 ovígera). **Estados Unidos:** Massachussetts: Wareham (USNM 12781, 3m); Maryland: Herring Creek, Tall Timbers (USNM 61580, 2m, 1f); Rhode Island: Newport (USNM 4909, 1m); Connecticut: Old Lyme (USNM 138585, 15m), Clinton (AMNH 6490, 1m); New York: Sing Sing (USNM 63262, 6m, 2f); New Jersey: Lower Alloway Creek (USNM 138587, 15f); Virginia: Buck Roe Beach (USNM 57150, 2m), Bay Side, Mobjack Bay (USNM 55555, 2m), Mouth of Rappahannock River (USNM 71313, 4m); North Carolina: Carteret County: Beaufort, Russel Creek (USNM 207834, 1m, 1fov), Beaufort, Fort Macon (USNM 71312, 2m, 3f), Beaufort (AMNH 14857, 59m), (AMNH 14864, 36m); South Carolina (USNM 22279, 5m, 3f); Georgia: Savannah River (USNM 63738, 1f), Liberty County, St Catherines Island (AMNH 16778, 1m), (AMNH 17647, 2f), (AMNH 17661, 1m), (AMNH 17652, 1m); Florida: Duval County, Jacksonville (AMNH 3986, 8m, 9f), Key West (USNM 71253, 1m), Volusia County, Port Orange (USNM 74429, 1m), Dry Tortugas (USNM 69739, 4m, 1f), Levy County, Cedar Key (USNM 91077, 4m, 1f), Yankeetown (USNM 122764 1f, em parte, como *U. longisignalis*), Escambia

County, Escambia River (USNM 180186, 1m, 1f); Mississippi: Jackson County, Ocean Springs, east of Biloxi Bay (USNM 180187, 1m), Jackson County, Biloxi Bay (USNM 207834, 2m); Louisiana: Morgan City (AMNH 9831, 5f), Chauvin (AMNH 9800, 2m), Fort St. Philip (USNM 64083, 1m); Texas: Pleasure Island (USNM 190880, 4m), Matagorda County, Mouth of Colorado River (USNM 180185, 2m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente larga. Órbitas quase retas. Pequenas granulações na margem dorsal da carapaça, próximo as margens ântero-laterais, as quais são longas e levemente convexas, não perladas, não formando ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelha larga, e curta. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos pequenos na margem interna, tornado-se largos em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo e perlado. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações no terço distal. Carpo do quelípodo maior com tubérculos agudos na margem ântero-dorsal, continuando para baixo na face interna. Face externa da palma com grandes tubérculos na metade superior, tornando-se ausentes próximos à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma alta e formada por grandes tubérculos, sem continuar ao longo da margem da cavidade carpal. Margem superior da cavidade carpal com tubérculos conspícuos. Pólex e dátilo mais longos que a palma, sendo o primeiro reto e o último curvado para baixo na porção distal. Pubescência do hiato do quelípodo ausente. Mero das patas ambulatórias moderadamente delgados. Pubescência aveludada escassa na margem dorsal do mero, carpo e própodo, sendo mais conspícua no carpo e própodo. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça com uma mancha de tubérculos na região branquial, próximos as margens ântero-laterais. Mero das patas ambulatórias levemente mais largo que nos machos. Gonóporo com um tubérculo posterior bem desenvolvido.

Comentários: Segundo Crane (1975: 177), *U. (Minuca) minax* pode ser diferenciada de *U. (Minuca) pugnax* por não apresentar carena na margem da cavidade carpal. Entretanto, todos os *U. (Minuca) pugnax* examinados também não apresentavam carena na margem da cavidade carpal. Já von Hagen (1980) afirma que *U. (Minuca) minax* apresenta cerdas maiores e mais numerosas no mero das

patas ambulatórias do que *U. (Minuca) pugnax*, embora uma avaliação segura desse caráter seja difícil de fazer devido a variações na quantidade de cerdas do mero das patas ambulatórias ser muito comum entre as duas espécies. Dessa maneira, estas espécies podem ser diferenciadas, entre outros, pela ausência de pubescência aveludada na margem dorsal do mero das patas ambulatórias em *U. (Minuca) minax* e pela estreita sobrancelha em *U. (Minuca) pugnax*.

As populações de *U. (Minuca) minax* do Golfo do México apresentam mais pubescência nas patas ambulatórias do que àquelas da costa leste americana (von Hagen, 1980). Os exemplares do Golfo do México, tratados como *U. (Minuca) minax* por von Hagen (1980) são, *U. (Minuca) longisignalis*. Essa confusão se deu devido ao fato de Salmon & Atsides (1968) afirmarem que *Uca (Minuca) longisignalis* não pode ser diferenciada de *U. (Minuca) rapax* e *U. (Minuca) minax*. Crane (1975) também não conseguiu fazer uma distinção entre essas formas. Com isso, von Hagen (1980) trata *Uca (Minuca) longisignalis* como sinônimo de *U. (Minuca) minax*. Para uma distinção entre os gonópodos de *U. (Minuca) minax*, *U. (Minuca) rapax* e *U. (Minuca) pugnax* ver von Hagen (1980).

Uca (Minuca) mordax (Smith, 1870)

Estampa XI, Figura 3

Gelasimus mordax Smith, 1869: 35; 1870: 135, pl. 2, fig. 3; pl. 4, figs 4, 4a.

Uca minax Pearse, 1916: 532, 554 (em parte).

Uca mordax Rathbun, 1918: 391 (em parte); Oliveira, 1939: 138; Crane, 1943a: 31, figs 1a-c, pl. 1, figs 1-3; 1943b: 37; 1957 (em parte); Powers, 1977: 144; Coelho & Ramos-Porto, 1980: 137; Coelho, 1995: 139; Melo, 1996: 491; 1998: 504; Almeida *et al.* 2006: 16 (em parte).

Uca (Minuca) mordax Bott, 1954: 165, pl. 15, 16, fig. 7a, b; Holthuis, 1959b: 262, pl. 14, 15, figs. 2, 64a-c; Crane, 1975: 173, pl. 25A-D, figs. 67F, 100; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Minuca mordax Bott, 1973b.

Localidade-tipo: Brasil, Pará, Belém.

Material-tipo: Sete machos e cinco fêmeas (Síntipos). Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.

Material examinado: 333 machos, 192 fêmeas (3 ovígeras). **Guatemala:** Puerto Barrios (USNM 138588, 3m, 2f); **Venezuela:** Zulia: Lagunillas (USNM 138595, 1m); Sucre: Guanoco lake (USNM 138591, 29m, 30f); Monagas: Caripito (USNM 138589, 8m, 1f), Mouth of San Juan River (USNM 138590, 27m, 16f); Delta Amaruco (USNM 138594, 2m, 1f); **Trinidad e Tobago:** Oropouche River (USNM 138597, 3m, 1f); Blanchisseuse (USNM 138596, 1m, 1f); **Guiana:** Georgetown (USNM 138598, 2m), Georgetown, near foot of Kitty Vilage (USNM 138599, 2m, 2f); **Suriname:** Paramaribo (USNM 138601, 18m, 9f); Marawyne River (USNM 138602, 39m, 12f); **Brasil:** Amapá: Jipioca (MZUSP 13135, 6m, 3f, como *U. leptodactyla*), (MZUSP 12212, 4m, 2f, como *U. cumulanta*); Pará: Ilha Maruin (DOUFPE 2244, 4m, 1f), Vigia (MZUSP 11971, 2f), (MZUSP 11974, 2fov), (MZUSP 11975, 1m, como *U. burgersi*), (MZUSP 11977, 1m, 3f) , (MZUSP 11979, 2m), (MZUSP 11991, 3m, como *U. burgersi*), (MZUSP 11992, 2f, como *U. burgersi*), (DOUFPE 2243, 13m, 5f), Baía do Sol (MZUSP 11973, 3m), (MZUSP 11976, 2m, como *U. burgersi*), Belém (USNM 81394, 2m, 1f), (DOUFPE 2246, 11m, 3f), Ananindeua (MZUSP 8210, 1m), Ilha

Canela (MZUSP 16864, 5m, 3f), Rio Urindina (MZUSP 4818, 3m, 1f); Maranhão: Estiva (DOUFPE 2245, 7m, 2f); Pernambuco: Jaboatão dos Guararapes, Barra de Jangadas (DOUFPE 2241, 3m); Sergipe: Estância, Rio Sergipe (DOUFPE 2240, 1m, 1f); Bahia: Ilhéus, Rio Almada (MZUESC 573, 4m, 7f); Rio de Janeiro: Angra dos Reis (MZUSP 3679, 2m, 1f), Macaé (MZUSP 1023, 1m); São Paulo: Ubatuba (MZUSP 9828, 2m, 2f), Itamambuca (MZUSP 14516, 4m, 4f), Cananeia, Rio das Minas (MZUSP 4166, 54m, 16f, como *U. cumulanta*), (MZUSP 4167, 27m, 30f, como *U. cumulanta*), (MZUSP 4168, 26m, 19f, como *U. cumulanta*); Santa Catarina: Itajaí (MZUSP 668, 1m, 7f); Rio Grande do Sul: Torres, Rio Manpituba (MZUSP 11844, 2m, 2f), (MZUSP 12641, 4m, 1f).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas retas. Margem dorsal da carapaça com pequenas cerdas próximo às margens ântero-laterais, as quais são levemente convexas, não perladas, não formando ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelhas moderadamente largas, com a margem inferior perlada. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se grandes e bem separados em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor armados com serilhações distintas, pequenas e agudas no terço distal. Margem dorsal da palma do quelípodo maior coberta por moderados tubérculos, tornando-se diminutos em direção à face externa e ausentes próximo à margem ventral. Tubérculos da carena oblíqua da face interna da palma não lineares. Pólex tão longo quanto a palma, com um grande dente mediano. Dátilo mais longo que a palma, curvado para baixo na porção distal. Pubescência aveludada do hiato ausente. Mero das patas ambulatórias moderadamente largo. Pubescência aveludada fortemente aderida na margem dorsal do carpo e envolvendo todo o própodo.

Fêmeas: Margem dorsal da carapaça com pequenos tubérculos próximos à transição entre as margens ântero e póstero-laterais. Mero das patas ambulatórias mais largo que nos machos. Pubescência na margem ventral do própodo mais conspícuo que nos machos. Gonóporo com um pequeno tubérculo.

Comentários: Em cinco machos examinados (USNM 138588 e USNM 138599), a carena oblíqua da face interna da palma estava ausente, lembrando *U. (Minuca) vocator* (Figura 2), mas a presença da pubescência aveludada envolvendo

todo o própodo confirma a identificação como *U. (Minuca) mordax*. Crane (1943b: 38) também reporta a ausência da carena oblíqua em exemplares coletados na Venezuela.

Na chave de identificação proposta por Crane (1975: 631) é afirmado que a pubescência aveludada envolve todo o carpo e o própodo. Apesar disso, em todos os espécimes examinados, a pubescência envolvia apenas o própodo, estando limitada à margem dorsal do carpo. Apenas em 11 exemplares (USNM 138588, 3m; USNM 18433, 7m, 1f) , a pubescência aveludada estava presente na margem ventral do carpo, não sendo, no entanto, persistente o suficiente para ser um bom caráter diagnóstico. Um macho e uma fêmea depositados no MZUSP (18083, 1m), tem como localidade de coleta o “Riacho Boa Vista, Muriaé, Minas Gerais”, no interior do Brasil. Entretanto, de acordo com o prof. Dr. Gustavo A. S. de Melo (com. pess.) esses exemplares foram introduzidos na região para fins comerciais, não sendo, portanto, uma ocorrência natural.



Figura 3. A. Quelípodo maior de *U. (Minuca) mordax* evidenciando a ausência da carena oblíqua na face interna da palma (USNM 138588, 18,3 mm de LC). B. Quelípodo maior de *U. (Minuca) mordax* com a carena oblíqua na face interna da palma (USNM 18430, palma + pólex = 37,07 mm).

Uca (Minuca) pugnax (Smith, 1870)

Estampa XII

Gelasimus vocans Gould, 1841: 325 (em parte).

Gelasimus vocans var. A De Kay, 1844: 14, pl. 6, fig. 10

Gelasimus pugnax Smith, 1870: 131.

Uca pugnax Rathbun, 1900a: 585; 1905; 1918: 395; Crane, 1943c: 217; 1957; Tashian & Vernberg, 1958: pl. 1; Salmon & Atsides, 1968: 281, fig. 5; von Hagen, 1980: 94.

Uca (Minuca) pugnax Crane, 1975: 200, pl. 27E-H, figs. 39H, 46J, 67E, 81J, 100; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Uca (Minuca) pugnax virens Crane, 1975: 203 (em parte).

Localidade-tipo: Estados Unidos, Connecticut, West Haven.

Material-tipo: Holótipo macho. Peabody Museum, Yale University, New Haven.

Material examinado: 268 machos, 11 fêmeas (8 ovígeras). **Estados Unidos:** New England (USNM 68835, 3m, 1f); Massachussets: Cape Cod (USNM 143598, 1m); Connecticut (USNM 3836, 15m, 5f); New York: Great South Bay (USNM 43360, 4m, 1f), Nassau County, Oyester Bay (USNM 138640, 37m, 15f); New Jersey: Atlantic City (USNM 138641, 12m, 9f); Delaware: Sussex County, Lewes, Canary Creek (AMNH 14834, 22m, 21f); Virigina: Northampton County, Smith's Island (USNM 74461, 20m); North Carolina: Hatteras (USNM 60604, 27m, 1f); South Carolina (USNM 17185, 2m, 3f); Georgia: McIntosh County, Sapelo Island (AMNH 14810, 52m, 21f); Florida: St. Johns County, St. Augustine (USNM 63379, 1m); St. John County, Crescent beach (AMNH 14822, 51m, 28f); Flager County, Flager beach (AMNH 14858, 21m, 6f, 8fov).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas retas. Sem pubescência na margem dorsal da carapaça. Mergens ântero-laterais levemente convexas, quase indistinguíveis das margens póstero-laterais, as quais são moderadamente convergentes. Sobrancelha estreita, vertical, quase não visível em vista dorsal. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se largos e mais separados em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas

imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor com margem interna levemente serrilhada. Carpo do quelípodo maior com uma linha de tubérculos na margem interna. Superfície superior da palma achatada. Margem externa da palma coberta por moderados tubérculos, tornando-se ausentes em direção à margem ventral. Carena oblíqua da margem interna da palma formada por grandes tubérculos proximalmente. Pólex mais longo que a palma, reto ou mesmo curvado para baixo. Dátilo mais longo que a palma, curvado para baixo no terço distal. Pubescência aveludada do hiato ausente. Mero das patas ambulatórias moderadamente delgado, com pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e própodo. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Mero das patas ambulatórias levemente mais largos que nos machos. Gonóporo com um pequeno tubérculo.

Comentários: Devido à extrema variação nos caracteres que podem ser úteis na diferenciação entre *U. (Minuca) rapax* e *U. (Minuca) pugnax*, identificações seguras entre estas espécies só podem ser feitas após o exame de uma boa quantidade de indivíduos. Na presente contribuição, as duas formas foram separadas pelo exame da parte distal do pólex, o qual é reto ou, em alguns casos, curvado para baixo em *U. (Minuca) pugnax*, enquanto em *U. (Minuca) rapax*, o pólex é curvado para cima; e pelo exame da largura da sobancelha, embora este último seja um caráter subjetivo. Para outras diferenças diagnósticas entre *U. (Minuca) pugnax* e *U. (Minuca) rapax*, ver Tashian & Vernberg (1958), Crane (1975: 201) e von Hagen (1980: 93).

Uca (Minuca) rapax (Smith, 1870)

Estampa XIII

Gelasimus palustris Stimpson, 1859: 62 (em parte).

Gelasimus rapax Smith, 1870: 134.

Gelasimus vocator Kingsley, 1880: 147 (em parte); Ortmann, 1894: 757 (em parte).

Uca pugnax rapax Rathbun, 1900a: 585; 1918: 397; Crane, 1943b: 40; Oliveira, 1939: 134, pl. 1, 7, 10, figs. 3, 34, 35, 37, 38, 55, 56.

Uca salsisitus Oliveira, 1939: 131, pl. 3, 4, 5, 7, 8, 11, figs. 7-15, 19-21, 23, 24, 40, 43, 44, 57, 58; Tavares & Mendonça Jr., 1993: 188.

Uca pugnax brasiliensis Oliveira, 1939: 131, pl. 6, 7, 10, 11, 12, figs. 29-32, 36, 56, 57, 59, 60

Uca rapax Tashian & Vernberg, 1958; Fausto-Filho, 1966: 34; Chace & Hobbs, 1969: 214, figs. 73a, b; Coelho & Ramos, 1972: 199; Felder, 1973: 84, 86; Powers, 1977: 147; Abele & Kim, 1986: 66; Coelho, 1995: 140; Melo, 1996: 492; 1998: 504; Almeida *et al.* 2006: 16 (em parte).

Uca virens Salmon & Atsides, 1968.

Minuca rapax Bott, 1973b.

Uca (Minuca) rapax Holthuis, 1959b: 266, pl. 14, 15, figs. 3, 4-6, 64d-f, 65; Crane, 1975: 190, pl. 27A-D, 45C-F, figs. 52C-DD, 54F, 67C, 86, 91E, F, 100; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Uca (Minuca) pugnax virens Crane, 1975: 203 (em parte).

Localidade-tipo: Panamá, Aspinwall, near Colon.

Material-tipo: não existente. Peabody Museum, Yale University, New Haven.

Material examinado: 758 machos, 260 fêmeas (11 ovígeras). **Estados Unidos:** Flórida: Brevard County, Sebastian Inlet (USNM 170173, 6m), Broward County, Fort Lauderdale (USNM 138767, 3m), Dade County, Key Biscayne (USNM 138768, 2m), Dade County, South of Miami (USNM 138770, 16m, 8f), Key West (USNM 15055, 1m, 5f); Alabama, Mobile County, Bayou La Batre, Point Aux Pins (AMNH A9030 part, 8m, 4f como *Uca* sp.); Louisiana, Saint Bernard County, Lake Borgne (USNM 64155, 1m); Mississippi (USNM 180191, 1m, 1f); Texas: Matagorda County, Colorado River Mouth (USNM 180192, 1m, 1f), Nueces County, Corpus Christi Bay

(USNM 180193, 1m, 1f), Cameron County, Boca Chica (USNM 180194, 1m, 1f); **México:** Tamaulipas, La Pesca, Laguna Larga (USNM 180195, 1m, 1f); Veracruz, Laguna La Mancha (USNM 180196, 1m, 2f); Tabasco, Puerto Seiba, Rio Seco (USNM 180197, 1m, 1f); Campeche: Zacatal (USNM 180198, 1m, 1f), Champoton (USNM 180199, 1m, 1f); **Guatemala:** Puerto Barrios (USNM 138772, 4f); **Honduras:** Belize, Yarborough, Loyola Park (USNM 138773, 32m, 6f); **Jamaica:** Saint Catherine Parish, Dawkins Lagoon (USNM 210462, 60m, 19f); **Porto Rico:** San Juan (USNM 138777, 6f, 8fov); **Ilhas Virgens:** St. Thomas (USNM 138778, 101m, 15f); **Colômbia:** Cartagena (USNM 138794, 14m, 9f); **Aruba:** Catashi (USNM 138793, 3m, 1f); **Antilhas:** Curaçao, Carmabi (USNM 138792, 4m); **Venezuela:** Zulia, Maracaibo (USNM 138797, 48f); Yaracuy, mouth of Yaracuy River (USNM 138800, 1m); Aragua, Turiamo (USNM 138802, 31m, 8f, 1fov); Islas Los Roques (USNM 138803, 4m, 3f); Miranda, Laguna de Tacarigua (USNM 138805, 11m); Anzoátegui, Puerto La Cruz (USNM 138806, 2f); Sucre, San Juan River (USNM 138807, 7m, 9f); Delta Amaruco, Pedernales (USNM 138808, 72m, 29f); **Guiana:** Georgetown, Kitty Village (USNM 138810, 128m); **Suriname:** Paramaribo (USNM 138813, 13m, 2f); **Brasil:** Pará: Cruperé, Auruçã (MZUSP 12310, 9m, 3f), Península Bragantina (MZUSP 16863, 6m), Marapanim (MZUSP 4732, 1m, como *U. leptodactyla*); Maranhão: São Luis (USNM 138814, 36m, 2f), Coqueiro, Estreito dos Mosquitos (DOUFPE 2273, 1m, 1f), Tibiri (DOUFPE 2266, 1m); Piauí: Praia de Macapá (MZUSP 18606, 2m); Ceará: Fortaleza (USNM 138815, 4f), Fortaleza, Rio Cocó (DOUFPE 2281, 8m); Rio Grande do Norte: Amarra Negra (DOUFPE 2264, 7m, 6f); Paraíba: Rio Paraíba do Norte (DOUFPE 2270, 1m); Pernambuco: Itamaracá, Vila Velha (DOUFPE 2248, 2m), Recife (USNM 138816, 4f), Jaboatão dos Guararapes, Barra de Jangadas (DOUFPE 2261, 2m), Cabo de Santo Agostinho, Pontezinha (DOUFPE 2268, 5m, 1fov), Tamandaré, Rio Mamucaba (DOUFPE 2280, 28m, 20f); Sergipe: Estância, Rio Piauí (DOUFPE 2271, 5m, 1f), Estância, Rio Piauí, Ilha da Tartaruga (DOUFPE 2275, 3m); Bahia: Salvador, Baía de Todos os Santos, Ilha de Itaparica (USNM 138817, 3m, 2f), Maraí, Ilha do Campinho (MZUESC 764, 16m, 1f), Ilhéus, Rio Acuípe (MZUESC 137, 3m, 2f), Prado, Rio Jucuruçu (MZUESC 1041, 2f), Prado, Barra do Cahy (MZUESC 1053, 2f), Caravelas, Pontal do Sul (MZUESC 1025, 4m, 3f), Caravelas, Rio Caravelas (MZUESC 1003, 6m, 1f), Mucurí, Rio Mucurí (MZUESC 811, 12m, 4f); Espírito Santo: Conceição da Barra (MZUSP 18494, 11m, como *U. vocator*); Anchieta, Manguezal do Rio Beneveti (MZUSP 18637, 2m, 3f);

Itapemirim, Praia Aghá (MZUSP 18639, 1m, 4f); Rio de Janeiro: Lagoa de Itaipu (MZUSP 17226, 1m), Mangue de Itacuruça (MZUSP 17200, 4m, 2f), Macaé (MZUSP 4217, 2m), Lagoa Araruama (MZUSP 9367, 1m), Angra dos Reis (MZUSP 3059, 1m, 1f como *U. mordax*), (MZUSP 18648, 1m como *U. leptodactyla*), Ilha Pinheiro (USNM 138818, 59m); São Paulo: Ubatuba, Mangue do Rio Escuro (MZUSP 4139, 3m, 3f, como *U. cumulanta*), Ubatuba (MZUSP 9829, 2m, 2f), Ubatuba, Rio Ribeira (MZUSP 7355, 2m, 2f, como *U. mordax*), Cubatão, Rio Cubatão (MZUSP 13095, 1m), Cubatão, Rio Piaçaguera (MZUSP 18646, 7m, 4f, como *U. vocator*).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais longas, retas, divergentes, não formando ângulo na transição para a margem póstero-lateral, sendo ambas perladas. Sobrancelhas largas, inclinadas, com margem inferior perlada. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornado-se grandes e bem separados em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor armados com pequenas serrilhações no terço distal da margem interna. Face externa da palma coberta por tubérculos moderados na margem superior, tornado-se de pequenos à ausentes em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma alta e formada por grandes tubérculos, não continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo mais longos que a palma, sendo o primeiro reto, levemente curvado para cima na porção distal, e o último reto, fortemente curvado para baixo no terço distal, ultrapassando o pólex. Pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior presente ou ausente. Mero das patas ambulatórias moderadamente largos. Margem dorsal do carpo e própodo cobertos por pubescência aveludada e numerosas cerdas.

Fêmea: Gonóporo com um tubérculo distinto.

Comentários: Crane (1975: 192) afirma que o grau de regularidade no arranjo da carena oblíqua da face interna da palma é extremamente variável dentro e entre populações de *U. (Minuca) rapax*. Além do mais, poucos indivíduos mostraram uma quebra do terço distal da carena. A margem ântero e póstero-lateral de alguns exemplares examinados (USNM 138808) não eram perladas e escassa pubescência aveludada estava presente na margem dorsal da carapaça.

Uca (Minuca) rapax pode ser diferenciada de *U. (Minuca) pugnax*, entre outros, pelo grau de arranjo dos tubérculos da carena oblíqua, os quais são mais fortes próximos à cavidade carpal na primeira espécie do que na última (von Hagen, 1980). De fato, pequenas diferenças foram percebidas nos exemplares examinados das duas espécies, embora esse caráter seja de difícil percepção quando um número pequeno de indivíduos é examinado. Ademais, von Hagen (1980) afirma que os desenhos do gonópodo de *U. (Minuca) rapax* apresentado por Crane (1975: 381, fig. 67) não condizem com a realidade (“misleading”), e apresenta diferenças e representações dos gonópodos das duas espécies (von Hagen, 1980: 93, fig. 4). Chace & Hobbs (1969: 215, fig 73a, b) também trazem boas figuras do gonópodo de *U. (Minuca) rapax*.

Uca (Minuca) thayeri Rathbun, 1900

Estampa XIV

Ciecie Ete Marcgrave, 1648: 185; 1 fig.

Gelasimus palustris Stimpson, 1859: 61 (em parte); Smith, 1870: 127 (em parte).

Gelasimus vocator Kingsley, 1880: 147 (em parte).

Uca thayeri Rathbun, 1900b: 134; Crane, 1957; Fausto Filho, 1966: 34; Salmon, 1967: 451; Chace & Hobbs, 1969: 216; Powers, 1977: 148; Coelho & Ramos-Porto, 1980: 137; Abele & Kim, 1986: 67; Coelho, 1995: 140; Melo, 1996: 493; 1998: 504.

Uca (Minuca) thayeri Bott, 1954: 163, pl. 15, fig. 5a, b; Holthuis, 1959b: 275, p. XVI, figs. 68b, c; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Planuca thayeri Bott, 1973b.

Uca (Boboruca) thayeri Crane, 1975: 112; p. 17, figs. 46K, 56E, 60H, I, 73A, 81I, 82I, 99.

Localidade-tipo: Brasil, Paraíba, Cabedelo, Rio Paraíba do Norte.

Material-tipo: Sete machos e uma fêmea (Síntipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 93 machos, 56 fêmeas (7 ovígeras). Síntipos (USNM 23753, 7m, 1f); **Estados Unidos**: Florida: St. Lucia County (USNM122236, 7m, 7f), Saint Johns County, Marineland (USNM 90884, 2m, 2f), Dade County, Miami (USNM138122, 1m), St. Augustine (USNM138121, 3m, 2f), Marco-Coxambas County (USNM74493, 1m, 1f), Collier County, Everglades (USNM62847, 1m); **México**: Campeche: mouth of Champoton River (USNM 171531, 1m); **Guatemala**: Gulf of Honduras, Puerto Barrios (USNM138123, 1m); **Cuba**: Rio Colto Delta Oriente (USNM 93082, 1m); **Jamaica**: Saint Catherine, Parish-Port Henderson (USNM 210463, 1m, 2f); **Porto Rico**: Palo Seco, Rio Bayamon (USNM 24541, 2m, 1f), Magueyes Island, Parguera (USNM112852, 2m, 2f, 2fov), Fajardo (USNM 24542, 1m, 1f); **Venezuela**: Aragua: Turiamo (USNM 138127, 2m), Delta Amaruco: Pedernales (USNM 138128, 3m); **Trinidad e Tobago**: Pigeon Point (USNM 138125, 3m), Cocorite Swamp (USNM 137752, 5m, 1f); **Brasil**: Pará: Curupá, Curupere (MZUSP 12306, 1m), Maranhão: São Luis, Tibiri (MZUSP 6226, 1m), São Luis, Coqueiro, Estreito dos Mosquitos (DOUFPE 2293, 8m, 1f), São Luis, Mangue

do Merck (MZUSP 6225, 1m, 1f), Alcântara, Ilha Cajuel (MZUSP 12857, 2m, 1f); Ceará: Fortaleza, Barra do Rio Cocó (DOUFPE 2297, 2m); Paraíba: Mamanguape (MZUSP 13258, 1m) (MZUSP 13299, 2m); Pernambuco: Itamaracá, Vila Velha (DOUFPE 12243, 2m, 4f), Recife (USNM 138129, 9m, 1f), Jaboatão dos Guararapes, Barra de Jangadas (DOUFPE 2311, 2m), Ipojuca, Suape (DOUFPE 2294, 2m, 7f); Bahia: Salvador, Ilha de Itaparica (USNM 138130, 9m, 4f); Espírito Santo: Vitória (USNM 22193, 2f); Rio de Janeiro: Ilha Pinheiro (USNM 138131, 2m, 1f), Serra de Macaé (MZUSP 1024, 1m); São Paulo: Ubatuba, Itamambuca (MZUSP 3m, 3f), Ubatuba, Mangue do Rio Escuro (MZUSP 18645, 1m, 2f, como *U. cumulanta*), Cubatão, Piaçaguera (MZUSP 18647, 1f, 2fov, como *U. vocator*); Paraná: Parana-Açu (MZUSP 12640, 1m), Pontal do Sul (MZUSP 11879, 1m, como *U. leptodactyla*).

Diagnose – Macho: Fronte moderadamente estreita. Órbitas quase retas. Superfície dorsal da carapaça com pubescência aveludada nas regiões branquiais e na depressão em forma de “H”. Margens ântero-laterais curtas, levemente convexas, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral, a qual é levemente perlada. Sobrancelha curta. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos moderados ao longo de toda a margem, aumentando pouco de tamanho em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo, fortes e perlados. Dedos do quelípodo menor armados com moderadas serrilhações no terço distal da margem interna. Margem ântero-lateral do mero do quelípodo maior armado com leves rugosidades. Face externa da palma rugosa, coberta por pequenos à moderados tubérculos achatados. Carena oblíqua da face interna da palma moderadamente alta, continuando até o meio da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo delgados e mais longos que a palma, sendo o primeiro sinuoso e o último curvado para baixo na porção distal, ultrapassando o pólex. Pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior ausente. Mero das patas ambulatórias largo, especialmente o do terceiro par, o qual é extremamente largo. Superfície posterior das patas ambulatórias cobertos por pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmeas: Pubescência aveludada da margem dorsal da carapaça mais densa que nos machos. Também presente no mero, carpo e própodo das patas ambulatórias. Gonóporo sem tubérculo.

Comentários: Um macho examinado (USNM 138125) não apresentava a linha de cerdas abaixo da margem sub-orbital. A pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior estava presente em machos de tamanho moderado (USNM 171531; 16,74 mm de LC; USNM 138121; 13,86 mm de LC, 16,64 mm de LC; USNM 122236; 16,70 mm de LC), sendo ausente em exemplares grandes (acima de 17 mm de LC).

Uca (Minuca) thayeri difere dos demais representantes do subgênero *Minuca*, principalmente, pela largura da fronte, a qual é bastante estreita. Esse caráter, aliado ao seu comportamento social, o qual se assemelha mais com as espécies Indo-Pacíficas do que com seus congêneres americanos, levou Crane (1975) a propor o subgênero *Boboruca* para *U. (Minuca) thayeri* e sua equivalente do Pacífico Oriental, *Uca (Minuca) umbratila*. Por outro lado, Bott (1973b) colocou *U. (Minuca) thayeri* juntamente com mais seis espécies, entre elas *U. zilchi* Bott, 1954 [= *U. (Minuca) umbratila*], em um gênero próprio, *Planuca*. As análises filogenéticas de Levinton *et al.* (1996), Rosenberg (2001) e Beinlich & von Hagen (2006) não corroboram a presença de *U. (Minuca) thayeri* em um subgênero próprio, apontando para uma relação com os demais membros do subgênero *Minuca*. Em todo caso, se as espécies forem mantidas em um subgênero próprio, o mesmo deverá se chamar *Planuca*.

Uca (Minuca) victoriana von Hagen, 1987

Estampa XV; Figs. 4 e 5

Uca victoriana von Hagen, 1987: 81, pl. 1-4; Coelho, 1995: 140; Melo, 1996: 495;Melo, 1998: 505; Bedê *et al.*, 2007.*Uca rapax* Almeida *et al.*, 2006: 16 (em parte).*Uca mordax* Almeida *et al.*, 2006: 16 (em parte).*Uca (Minuca) victoriana* Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.*, 2008: 241.

Localidade-tipo: Brasil, Espírito Santo, Vitória.

Material-tipo: Seis machos e dez fêmeas. Zoologischen Museums Universitat Hamburg, Hamburg.

Material examinado: 100 machos, 20 fêmeas (1 ovígera). **Brasil:** Bahia: Ilhéus, Parque Municipal Boa Esperança (MZUESC 124, 3m, 2f), Rio Acuípe (MZUESC 1198, 2m, como *U. rapax*), Rio Almada (MZUESC 1199, 2m, 2f, como *U. mordax*), (MZUESC 391, 2m, 2f, como *U. rapax*), (MZUESC 255, 4m, 4f, como *U. rapax*); Prado, Barra do Cahy (MZUESC 1200, 4m, 3f, como *U. rapax*), Rio Jucuruçu (MZUESC 1201 2m, 3f, como *U. rapax*); Acobaça, Rio Itanhém (MZUESC 1037, 2m, como *U. rapax*); Mucuri (MZUSP 18641, 4m); Espírito Santo: Serra, Lagoa do Baú (MZUSP 18640, 6m), Vitória (MZUSP 18642, 2m), (MZUSP 16292, 16m, como *U. uruguayensis*), Anchieta, Manguezal do Rio Benevente (MZUSP 18571, 49m, 4f, 1fov, como *U. cumulanta*), (MZUSP 18568, 2m, como *U. thayeri*).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas oblíquas. Carapaça arqueada, porém não semi-cilíndrica, sem pubescência ou grânulos na margem dorsal. Margens ântero-laterais curtas, retas, melhor definidas no lado do quelípodo maior, onde forma um ângulo moderadamente agudo na transição para a margem póstero-lateral. No lado do quelípodo menor, a margem ântero-lateral não forma ângulo agudo na transição para a póstero-lateral. Sobrancelha larga, com a margem inferior levemente perlada. Crenulações sub-orbitais formada por tubérculos bem definidos e bem separados ao longo de toda a margem sub-orbital, aumentando de tamanho em direção à margem orbital externa. Linha de cerdas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-

orbitais escassa, quase ausentes. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor longos, com pequenas serrilhações na margem interna e cerdas escassas na porção distal. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior reta, oblíqua e arqueada no terço distal, levemente serrilhada. Margem superior da face externa da palma coberta por moderadas granulações, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Curta depressão preenchida por pubescência aveludada próximo à margem ventral da face externa da palma, na região da transição para o pólex. Carena oblíqua da face interna da palma formada por grandes tubérculos, diminuindo em tamanho em direção à região distal. Pólex tão longo quanto a palma, com um grande dente mediano. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo, fortemente curvado para baixo na porção distal, ultrapassando o pólex. Hiato estreito, preenchido por pubescência aveludada. Mero dos três primeiros pares de patas ambulatorias largo, com pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e própodo. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça com pequenas granulações próximo às margens ântero-laterais, as quais não formam ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral (como no lado do quelípodo menor dos machos). Órbitas levemente oblíquas, quase retas. Mero das patas ambulatorias largo, com as margens dorsal e ventral armadas por moderadas serrilhações. Pubescência aveludada presente na margem dorsal do carpo e própodo. Cerdas ausentes em todas as patas ambulatorias. Gonóporo com margens levemente elevadas, sem tubérculo.

Comentários - *Uca (Minuca) victoriana* é bastante semelhante à *U. (Minuca) rapax* e à *U. (Minuca) burgersi* e, devido especialmente a dificuldades na sua identificação, acreditava-se que ocorria apenas na localidade-tipo. Com o exame dos tipos e de material adicional coletado na região de Vitória-ES, foi possível fazer uma diferenciação entre essas formas. *Uca (Minuca) victoriana* pode ser diferenciada de *U. (Minuca) burgersi*, entre outros caracteres, pela largura do mero da segunda e terceira patas ambulatorias, as quais são mais delgadas em *U. (Minuca) burgersi* (Figura 4). Nos machos de *U. (Minuca) burgersi*, a linha de tubérculos pré-dactilar na palma do grande quelípodo é arqueada, enquanto em *U. (Minuca) victoriana* é paralela ao dátilo. *Uca (Minuca) victoriana* se diferencia de *U. (Minuca) rapax* pela margem suborbital, ondulada na primeira, e reta nesta última (Figura 5). *Uca*

(*Minuca*) *victoriana* apresenta ainda uma pubescência na margem externa do quelípodo maior, perto da base do pólex, a qual é ausente nas demais espécies.

A análise de exemplares depositados nas coleções brasileiras revelou a presença de vários exemplares de *U. (Minuca) victoriana* erroneamente identificados, na sua maioria, como *U. (Minuca) rapax* e *U. (Minuca) burgersi*. Esse material era provenientes da costa sul da Bahia e do litoral de Pernambuco, o que aumenta, consideravelmente, a distribuição setentrional dessa espécie na costa brasileira. A ocorrência dessa espécie ao longo da costa da América Central e Caribe não está descartada e exemplares dessa espécie podem estar presentes em demais coleções erroneamente identificados. Recentemente, Bedê *et al.* (2007) reportaram a ocorrência de *U. (Minuca) victoriana* na costa do Rio de Janeiro, estendendo o limite meridional de distribuição desta espécie.

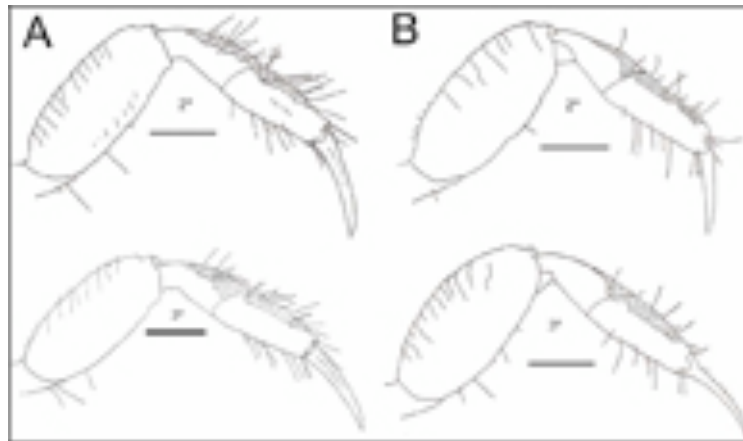


Figura 4. Segunda e terceira patas ambulatórias das fêmeas de *U. (Minuca) burgersi* (A) e *U. (Minuca) victoriana* (B). Escala: 0,2 mm. A. MZUSP 14515. B. MZUSP 18571.

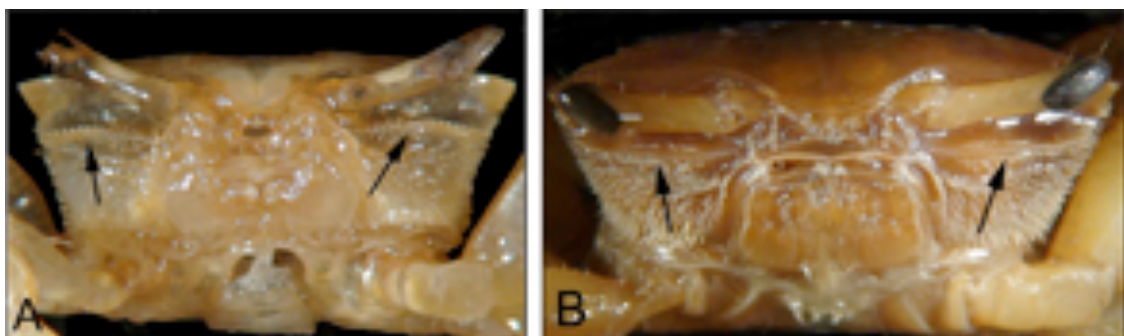


Figura 5. Margem suborbital de *U. (Minuca) victoriana* (A) e *U. (Minuca) rapax* (B). A. ZMH-K 28887, holótipo, LC = 11 mm. B. USNM 170173 LC = 18,3 mm.

Uca (Minuca) vocator (Herbst, 1804)

Estampa XVI, Figura 6

Cancer vocator Herbst, 1804: 1, pl. 59, fig. 1; von Martens, 1869: 6; Kingsley, 1880: 147 (em parte).

Goneplax vocator Latreille, 1817: 17.

Gelasimus palustris Stimpson, 1859: 62 (em parte); Smith, 1870: 127 (em parte).

Uca mordax Rathbun, 1902a: 7; 1918, pl 234, figs. 3,4 (em parte).

Uca vocator Rankin, 1898: 226; Moreira, 1901: 52; Luederwaldt, 1919a: 370, 384, 398; 1919.2: 435; 1929: 54; Chace & Hobbs, 1969: 217, fig. 73, 74; Coelho & Ramos, 1972: 200; Powers, 1977: 149; Abele & Kim, 1986: 67; Coelho, 1995: 140; Melo, 1996: 496; 1998: 505; Almeida *et al.* 2006: 16 (em parte).

Uca salsisitus Oliveira, 1939: 131.

Uca murifecenta Crane, 1943b: 38, pl.1, figs. 1-3.

Uca pugnax rapax Crane, 1943b: 40.

Uca (Minuca) vocator Holthuis, 1959b: 269, pl. 14, 15, figs. 66, 67; Crane, 1975: 163, pl. 23, 24A-D, fig. 16, 66A-D, 100; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Minuca murifecenta Bott, 1973b.

Localidade-tipo: Suriname, Shore of Suriname River, near plantation "Purmerend", Norte de Paramaribo.

Material-tipo: Neótipo macho. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.

Material examinado: 96 machos e 40 fêmeas. **Estados Unidos:** Louisiana: Terrebonne County, South of Morgan City (AMNH 9838, 1m); Texas: San Patricio County (USNM 180214, 1m), Nueces County, Soto La Marina River (USNM 171537, 1m, 1f); **México:** Tamaulipas: La Pesca, Laguna Larga (USNM 180215, 1m, 1f), Tampico (USNM 139175, 1m); Veracruz, Tributary of Rio Tonchochapa (USNM 138855, 1m); Tabasco, Puerto Ceiba, Rio Seco (USNM 180216, 1m, 1f); Campeche, Champoton, Rio Champoton, Arroyo de La Renal (USNM 180217, 1m, 1f); Yucatan, Rio Lagartos, Laguna Lagartos (USNM 171538, 1m, 1f); Quintana Roo, Punta San, near Coconut Grove (USNM 180218, 2m); **Guatemala:** Puerto Barrios (USNM 138856, 5m); **Honduras:** Belize (USNM 21373, 1m); **Porto Rico:** (USNM 24545, 4m,

como *U. mordax*); San Juan (USNM 138857, 2m, 1f), San Juan, Cairo de Martin Rena (AMNH 2690, 1m); **Guadeloupe**: Leeward Island (USNM 138858, 1m); **Dominica**: Santo Domingo, Sanchez (AMNH 14467, 1m, 2f); **Antilhas**: Indian River (USNM 126962, 4m); **Venezuela**: Zulia, Lagunillas (USNM 138865, 4m, 4f); Zulia, Maracaibo (USNM 138866, 2f); Sucre, near mouth of San Juan River (USNM 138868, 23m, 20f); **Trinidad e Tobago**: Windward Island: Caroni Swamp (USNM 138862, 5m), Lavantile Swamp (USNM 138863, 4m), Manzanillo (USNM 138864, 2m), Blanchisseuse (USNM 138859, 1m); **Guiana**: George Town, Kitty Village (USNM 138869, 10m, 5f) (USNM 138870, 1f); **Brasil**: Paraíba, Cabedelo, Rio Paraíba do Norte (DOUFPE 2333, 1m); Pernambuco: Itamaracá, Rio Paripe (DOUFPE 2331, 1m), Itapissuma (DOUFPE 2334, 1m), Jaboatão dos Guararapes, Lagoa Olho D'água (DOUFPE 2328, 1m), Jaboatão dos Guararapes, Barra de Jangadas (DOUFPE 2330, 2m); Sergipe, Rio Piauí, Ilha das Tartarugas (DOUFPE 2329, 1m); Bahia, Ilha de Boi Peba, Rio Caju (MZUSP 13603, 2m); São Paulo: Ubatuba, Itamambuca (MZUSP 14519, 4m, 4f), Cubatão, Rio Piaçaguera (MZUSP 301, 1m).

Diagose – Macho: Fronte muito larga. Órbitas quase retas. Superfície dorsal da carapaça com pubescência aveludada, especialmente ao longo das margens ântero e póstero-lateral, e preenchendo a depressão em forma de “H”. Sobrancelha curta, quase vertical, com a margem inferior perlada. Crenulações sub-orbitais quase ausentes na margem interna, levemente mais desenvolvidas em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo, com pubescência ao longo de todo o comprimento. Dedos do quelípodo menor com serrilhações pequenas e agudas no terço distal. Carpo do quelípodo maior com uma linha de tubérculos agudos na margem ântero-dorsal. Face externa da palma rugosa, com a margem superior achatada. Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Margem superior da cavidade carpal com pequenos e mal definidos tubérculos; em alguns casos, pequenos tubérculos podem ser encontrados na porção inferior da margem da cavidade carpal. Pubescência aveludada fortemente aderida à margem dorsal do mero, carpo e própodo das patas ambulatórias.

Fêmea: Pubescência aveludada da margem dorsal da carapaça escassa, quase ausente. Mero das patas ambulatórias mais largo que nos machos.

Pubescência aveludada das patas ambulatórias ausente. Gonópore com um pequeno tubérculo, circundado por dois outros tubérculos menores.

Comentários: Escassa pubescência aveludada na margem ventral do própodo foi encontrada em 15 dos 92 machos examinados, mas a mesma não envolvia todo o segmento como em *U. (Minuca) mordax* não sendo, portanto, consistentes o suficientes para serem considerados caracteres diagnósticos válidos. Entretanto, em quatro machos examinados (USNM 24545), a pubescência aveludada envolvia todo o própodo (Figura 6), mas a análise dos demais caracteres, como as manchas pubescentes na margem dorsal da carapaça, confirma a identificação como *U. (Minuca) vocator*.

A exata identidade de *Cancer vocator* permaneceu um mistério por muito tempo, com esse epíteto tendo sido usado em trabalhos antigos para designar várias espécies de *Minuca*. Entretanto, Holthuis (1959b: 273) afirma não ter dúvidas de que *Cancer vocator* é idêntica a *Uca murifecenta* Crane (1943), e lista uma série de características presentes na descrição de Herbst (1804) que podem ser identificadas nos exemplares de *U. murifecenta*. Como o tipo de *Cancer vocator* está perdido, a única maneira de se resolver a questão da real identidade desta espécie foi selecionando um neótipo. Na descrição de *Cancer vocator*, Herbst (1804: 6) afirma que crustáceos do continente americano foram obtidos na Holanda, e que as chances de serem procedentes do Suriname são grandes. Dessa forma, Holthuis (1959b: 273) decide selecionar um neótipo macho para *Uca vocator* a partir do material coletado por ele no Suriname em 1 de abril de 1957 e que se encontra depositado no RMNH (Crustacea D- 12329).



Figura 6. Patas ambulatórias de *U. (Minuca) vocator*, com leve pubescência na margem ventral do própodo (USNM 24545, 27 mm de LC)

Chave de identificação para as espécies do Atlântico Ocidental do subgênero
Leptuca

1. Patas ambulatórias com pubescência aveludada [exceção: fêmea de *U. (Minuca) spinicarpa*].....2

Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada.....3
- 2(1). Margem dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada, exceto por escassas manchas presentes na depressão em forma de “H” dos machos. Carpo do quelípodo maior dos machos com um único tubérculo na margem interna. Gonóporo das fêmeas desprovido de tubérculo.....*U. (Leptuca) spinicarpa*

Pubescência aveludada abundante na margem dorsal da carapaça em ambos os sexos. Carpo do quelípodo maior dos machos com uma linha de tubérculos na margem interna. Gonóporo da fêmea com tubérculo.....*U. (Leptuca) speciosa*
- 3(1). Margens ântero-laterais longas em ambos os sexos. Carena oblíqua da face interna da palma do quelípodo maior ausente nos machos.....4

Margens ântero-laterais curtas em ambos os sexos. Carena oblíqua da face interna da palma do quelípodo maior presente nos machos.....6
- 4(3). Carapaça semi-cilíndrica. Face anterior da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior sem carena ou tubérculos. Gonóporo da fêmea grande, oval e com margens elevadas.....*Uca (Leptuca) subcylindrica*

Carapaça arqueada, porém não semi-cilíndrica. Face anterior da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com pequenos tubérculos. Gonóporo da fêmea sem margens elevadas.....5

5(4). Mero da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com tubérculos cobrindo menos de 1/3 da superfície. Fêmeas, ver comentários.....*U. (Leptuca) pugillator*

Tubérculos do mero da face anterior da primeira pata ambulatória cobrindo mais de 1/3 da superfície. Fêmeas, ver comentários.....*U. (Leptuca) panacea*

6(3). Superfície anterior do própodo do primeiro par de patas ambulatórias dos machos com uma distinta carena; 4º ao 6º ou 5º e 6º segmentos abdominais fusionados em ambos os sexos.....*U. (Leptuca) uruguayensis*

Superfície anterior do própodo do primeiro par de patas ambulatórias dos machos desprovido de carena; 3º ao 6º segmentos abdominais fusionados ou não em ambos os sexos.....7

7(6). Margem dorsal da carapaça lisa. Margens ântero-laterais curtas, levemente convexas, sem formar ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Segmentos abdominais fusionados.....*U. (Leptuca) leptodactyla*

Margem dorsal da carapaça fortemente marcada por depressões. Margens ântero-laterais retas, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Segmentos abdominais não fusionados..*U. (Leptuca) cumulanta*

Diagnose para as espécies do Atlântico Ocidental do subgênero *Leptuca*

Uca (Leptuca) cumulanta Crane, 1943

Estampa XVII

Uca speciosa Rathbun, 1918: 408 (em parte); 1924b: 19 (em parte).

Uca cumulanta Crane, 1943b: 42, pl. 1, figs. 1g-i, 4-6; 1957; Chace & Hobb, 1969: 211, figs. 71e, f; Coelho, 1969: 235; 1995: 138; Coelho & Ramos, 1972: 200; Barnwell, 1986: 157; Melo, 1996: 488; 1998: 503.

Uca (Minuca) cumulanta Holthuis, 1959b: 274, pl. XIV, fig. 3, XV, fig. 4, fig. 68a.

Uca (Celuca) cumulanta Crane, 1975: 240. pl. 32A-D, 47B, figs. 37N, 56G, 60J, K, 70L, 101; Rosenberg, 2001.

Uca (Leptuca) cumulanta Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Venezuela, Delta Amaruco, Pedernales.

Material-tipo: Oito machos e seis fêmeas. National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 276 machos, 103 fêmeas (6 ovígeras). Holótipo (USNM 137402, 1m); Parátipo (USNM 137403, 7m, 6f); **Jamaica**: Saint Catherine Parish, Port Henderson (USNM 210464, 76m, 9f, 5fov); **Curacao**: (USNM 22310, 7m, 1fov), Curacao Bay (USNM 56909, 1m); **Venezuela**: Aragua, Turiamo (USNM 138519, 36m, 10f); Delta Amaruco, Pedernales (USNM 138518, 30m, 20f); **Trinidad e Tobago**: Levantille (USNM 138516, 5m); Cocorite, Port of Spain (USNM 138517, 4m); Diego Martins River (USNM 137746, 5m, 9f), (USNM 138515, 53m); **Guiana**: Georgetown (USNM 138520, 13m, 8f); **Brasil**: Pará: Península Bragantina (MZUSP 16869, 5m, 2f); Paraíba: Cabedelo, Ilha da Restinga (MZUSP 8023, 1m, 1f); Pernambuco: Itamaracá, Vila Velha (DOUFPE 13266, 2m, 5f); (DOUFPE 13381, 5m, 2f); Itamaracá, Atapuz (DOUFPE 13174, 10m, 21f); Cabo de Santo Agostinho, Suape (DOUFPE 2112, 3m); Bahia: Caravelas, Rio Caravelas (MZUESC 979, 6m); Rio de Janeiro: Paqueta (USNM 138875, 1m), (USNM 71171, 2m, 1f); Angra dos Reis (MZUSP 3062, 1m, 1f); Parati, Mangue do Cais (MZUSP 11663, 1m, 1f, como *U. leptodactyla*).

Diagnose – Macho: Fronte moderadamente larga. Órbitas retas. Duas manchas de pubescência aveludada presentes preenchendo a depressão em forma de “H” da superfície dorsal da carapaça. Margens ântero-laterais retas, não perladas, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Crenulações sub-orbitais pouco desenvolvidas na porção interna da margem sub-orbital, tornando-se bem desenvolvidas e mais separadas em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par de estrias póstero-lateral curto, mal definidos. Dedos do quelípodo levemente serrilhados na margem interna. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior arqueado. Margem interna do carpo com uma carena oblíqua tuberculada. Carena oblíqua da face interna da palma alta, formada por tubérculos grandes, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex mais longo que a palma, reto e delgado. Dátilo mais longo que a palma, fortemente curvado para baixo no terço distal. Pubescência aveludada do hiato do grande quelípodo ausente. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Mero da 2ª e 3ª patas ambulatórias moderadamente largo. Própodo do primeiro par de patas ambulatórias com uma carena nos dois terços distais da margem anterior. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margens ântero e póstero-laterais perladas. Um par de pubescência aveludada presente na margem posterior da região dorsal da carapaça. Pubescência da depressão em forma de “H” presente ou ausente. Crenulações sub-orbitais mais fortes que nos machos. Mero da segunda e terceira patas ambulatórias mais largo que nos machos, com as margens ventral e dorsal convexas, armadas com pequenas serrilhações. Gonóporo desprovido de tubérculo.

Comentários: A presente diagnose foi baseada no Holótipo depositado no USNM. Entretanto, o exame dos parátipos, bem como do material adicional, revelou algumas diferenças quanto à presença da pubescência no hiato do grande quelípodo e na margem dorsal da carapaça. Em sete parátipos machos examinados (USNM 137403), a pubescência da depressão em forma de “H” estava presente em todos, mas a pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior era ausente em 3 espécimes. Nos parátipos fêmeas, o par de pubescência aveludada da margem posterior da carapaça foi observado em todos os indivíduos, ao passo que a pubescência da depressão em forma de “H” estava ausente em 4 dos 6 parátipos.

Nos demais exemplares, a pubescência da depressão em forma de “H” estava presente em 175 dos 268 machos examinados e em 42 das 92 fêmeas. A pubescência do hiato do quelípodo maior estava presente em 108 dos 182 machos que possuíam o quelípodo, e o par de pubescência aveludada na margem posterior da carapaça foi ausente 81 das 96 fêmeas adicionais examinadas.

Uca (Leptuca) leptodactyla Rathbun, 1898

Estampa XVIII

Gelasimus stenodacylus Kingsley, 1880: 154 (em parte); Ortmann, 1894: 760 (em parte).

Uca leptodactyla Rathbun, 1898a: 227; Rankin, 1898: 227; 1902: 7; 1918: 420, pl. 156; Luederwaldt, 1919a: 384, 400; 1919b: 435; Oliveira, 1939: 126, pl. 5, 6, 8, 13, figs. 25-28, 29, 47, 61, 62; Crane, 1957; Chace & Hobbs, 1969: 212, figs. 71g-h; Coelho, 1969: 235; 1995: 139; Coelho & Ramos, 1972: 199; Powers, 1977: 143; Coelho & Ramos-Porto, 1980: 137; Abele & Kim, 1986: 66; Melo, 1996: 489; 1998: 503; Almeida *et al.* 2006: 15.

Leptuca leptodactyla Bott, 1973b.

Uca (Celuca) leptodactyla Crane, 1975: 304, pl. 41A-D, figs. 37M, 56F, 60N, O, 69K, L, 101; Barnwell & Thurman, 1984: 50.

Uca (Leptuca) leptodactyla Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006;

Uca (Leptuca) leptodactylus Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Bahamas, New Providence, Nassau, Fort Montague.

Material-tipo: Holótipo macho. Uma fêmea (Síntipo). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 375 machos e 207 fêmeas. Holótipo (USNM 22315, 1m, 1f); **Estados Unidos**: Flórida: Dade County, Virginia Key (USNM 180180, 2m); **México**: Quintana Roo: Isla de Cozumel (USNM 210467, 1f), Punta Nisuc, near Cancun (USNM 171529, 2m); **Bahamas**: San Salvador Island, Pigeon Creek (USNM 3m, 1f); **Jamaica**: Saint Ann Parish, Pear Tree River (USNM 210466, 21m); **Cuba** (USNM 25548, 20m, 2f); **Porto Rico**: San Juan (USNM 24546, 13m, 9f); Pueblo Viejo (USNM 67767, 4m); **Ilhas Virgens**: St. Croix (USNM 106139, 3m); **Venezuela**: Aragua: Turiamo (USNM 138569, 14m, 9f); **Trinidad e Tobago**: Blanchisseuse (USNM 137747, 2m, 1f); **Brasil**: Maranhão: São Luis (DOUFPE 2189, 2m); Piauí: Amaração (MZUSP 558, 2m), (MZUSP 559, 2m); Ceará: Fortaleza, barra do Rio Cocó (DOUFPE 2129, 3m, 4f); Rio Grande do Norte: Amarra Negra (DOUFPE 2152, 11m, 2f); Paraíba: (USNM 25701, 1m); Mamanguape (MZUSP 13298, 4m); Pernambuco: Goiana, Atapuz (DOUFPE 2202, 82m, 98f); Tamandaré, Praia dos

Carneiros (DOUFPE 2193, 2m, 4f); Itapissuma (DOUFPE 2177, 2m, 2f); Paulista, Maria Farinha (DOUFPE 2153, 4m, 1f); Olinda (USNM 138570, 5m, 5f); Recife (USNM 40617, 14m, 3f); Recife, Ponte do Motocolombó (DOUFPE 2182, 2m); Cabo de Santo Agostinho, Gaibu (DOUFPE 2121, 6m, 1f); Sergipe: Aracajú, Rio Sergipe (DOUFPE 2143, 4m); Bahia: Salvador, Bahia de Todos os Santos, Ilha de Itaparica (USNM 138572, 70m, 34f); Prado, Rio Jucuruçu (MZUESC 1081, 1m); Nova Viçosa, Praia Pontal da Barra (MZUESC 828, 5m, 5f); Ilha de Boi Peba (MZUSP 13602, 1m); Espírito Santo: Conceição da Barra (MZUSP 18649, 3m, 1f, como *U. vocator*); Rio de Janeiro: Lago Araruama (MZUSP 9370, 1m); Rio de Janeiro (MZUSP 419, 29m, 4f), (MZUSP 18635, 2m, 1f); Paquetá (USNM 71183, 11m); Niterói (USNM 74438, 1m, 1f); São Paulo: Caraguatatuba, Praia da Enseada (MZUSP 9685, 1m, como *U. uruguayensis*); São Sebastião (MZUSP 894, 1m, como *U. uruguayensis*), (MZUSP 323, 2m), (USNM 47850, 1m); Paraná: Santa Antonina (MZUSP 324, 2m); Santa Catarina: Itajaí (MZUSP 677, 1m); São Miguel, Praia da Armação (MZUSP 6453, 1m, 1f, como *U. burgersi*); Florianópolis, Balneário Daniela (MZUSP 6457, 7m, 3f, como *U. burgersi*).

Diagnose – Macho: Fronte moderadamente larga. Carapaça fortemente arqueada, praticamente semi-cilíndrica, desprovida de pubescência e tubérculos na margem dorsal. Órbitas levemente oblíquas. Margens ântero-laterais curtas, levemente convexas, formando um ângulo agudo na transição para às margens pósterolaterais. Crenulações sub-orbitais pouco desenvolvidas na porção interna da margem sub-orbital, tornando-se bem desenvolvidas e mais separadas em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par de estrias pósterolateral curto, mal definidos. Serrilhações dos dedos do quelípodo menor ausentes ou fracas. Mero do quelípodo maior longo e delgado. Carena oblíqua da face interna da palma alta, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex mais longo que a palma, reto e delgado. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo e fortemente curvado para baixo no terço distal. Leve pubescência presente no hiato do quelípodo maior. Patas ambulatórias delgadas, desprovidas de pubescência aveludada. Terceiro ao sexto segmentos abdominais parcialmente fusionados.

Fêmea: Crenulações sub-orbitais mais desenvolvidas do que nos machos. Gonópore desprovido de tubérculos.

Comentários: O número de segmentos abdominais fusionados é extremamente variável, podendo ser do terceiro ao sexto, do quarto ao sexto e apenas o quinto e o sexto. Crane (1975: 305) afirma que os segmentos abdominais em *U. (Leptuca) leptodactyla* são incompletamente fusionados. Todas as variações no grau de fusão dos somitos abdominais eram bem definidas.

Uca (Leptuca) leptodactyla é a menor espécie do Atlântico, e, as vezes, é confundida com *U. (Leptuca) cumulanta*, com quem ocorre em simpatria ao longo da costa da América do Sul. As duas formas, todavia, podem ser diferenciadas pelo exame do abdome, fusionados em *U. (Leptuca) leptodactyla*, e livres em *U. (Leptuca) cumulanta*. *Uca (Leptuca) leptodactyla* ocorre em simpatria no sul do Brasil (do Rio de Janeiro até Santa Catarina) com outra espécie de *Leptuca*, *U. (Leptuca) uruguayensis*. As duas formas apresentam os segmentos abdominais fusionados, porém, em *U. (Leptuca) leptodactyla* a carena do própodo do primeiro par de patas ambulatorias está ausente. Para outras diferenças diagnósticas entre estas espécies, ver Crane (1975: 305).

A primeira menção à *U. (Leptuca) leptodactyla* é feita por Guérin-Méneville, com base em três machos, depositados na “Academy of Natural Science, Philadelphia” etiquetados como *Gelasimus leptodactylus*. O trabalho de descrição de Guérin-Méneville contudo, nunca foi publicado. A primeira descrição da espécie foi feita por Rathbun (1898). No que diz respeito ao epíteto *leptodactyla*, Chace & Hobbs (1969: 212) afirmam que parece ter havido uma intenção de Guérin-Méneville em criar um epíteto em concordância (“apposition”) com o nome genérico *Gelasimus*. Como não há provas absolutas dessa intenção no manuscrito de Guérin-Méneville, e como Rathbun (1918) usa o epíteto *stenodactylus* para outra espécie do gênero, Holthuis (1959b) sugere adotar o nome original presente na descrição. Essa argumentação é seguida por Crane (1975: 306), sendo então, a espécie referida com o epíteto *leptodactyla*.

Ng *et al.* (2008) referem a espécie como *U. (Leptuca) leptodactylus*, por acreditar que o epíteto *leptodactyla* só vinha sendo utilizado por concordar com o nome genérico *Uca*. Alertado sobre os argumentos exposto acima e por concordar com os mesmos, o Dr. Peter Ng irá retificar o nome específico na próxima corrigenda do Systema Bachyurorum (Dr. Peter Ng, com. pess.).

Uca (Leptuca) panacea Novak & Salmon, 1974

Estampa XIX, Apêndice II

Gelasimus pugilator Stimpson, 1859: 62 (em parte); Smith, 1870: 136 (em parte).

Uca pugilator Ortmann, 1897: 352 (em parte); Rathbun, 1900a: 585 (em parte); 1918: 400 (em parte); Fingerman, 1956: 274; 1957: 7; Rao & Fingerman, 1968: 27; Felder, 1973: 83.

Uca panacea Novak & Salmon, 1974: 313, figs.1-7; Powers, 1977: 144; Salmon *et al.* 1978: 252; Barnwell & Thurman, 1984: 41.

Uca (Celuca) pugilator Crane, 1975: 223, pl. 29E-H, figs. 37K, 69F, 101 (em parte).

Uca (Leptuca) panacea Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241; Bezerra & Coelho, 2009.

Localidade-tipo: Estados Unidos, Flórida, Panacea.

Material-tipo: Holótipo macho. Uma fêmea (Alótipo). 50 machos e 50 fêmeas (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 127 machos e 73 fêmeas. Holótipo (USNM 150096, 1m); alótipo (USNM 150097, 1f); Parátipo (USNM 150098, 50m, 50f). **Estados Unidos:** Flórida: Alligator Harbor (USNM 90748, 4m, 1f); Alligator Harbor (USNM 90749, 1m); Panacea (USNM 125578 em parte, 3m); Carabelle (USNM 244066, 33m); Pensacola (USNM 244075, 3m); Alabama, Mobile County: Bayou la Batre, Point Aux Pins (AMNH 9030, 22m, 11f como *Uca* sp.); Dauphin Island (AMNH 9097, 3m, 3f como *Uca* sp.); Texas: Nueces County, Corpus Christi (USNM 138637, 1m, 1f); San Patricio County, Ingleside (USNM 72189, 3m, 3f); **México:** Tamaulipas: Laguna San Andres (USNM 171530, 1m, 1f); Veracruz: Laguna La Mancha (USNM 180188, 1m, 1f); Campeche: Laguna de Terminos (USNM 180189, 1m, 1f).

Diagose – Macho: Fronte larga. Órbitas moderadamente oblíquas. Superfície dorsal da carapaça sem pubescência aveludada, mas com pequenas granulações, especialmente nas regiões branquiais. Margens ântero-laterais levemente divergentes, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelhas moderadamente largas, quase verticais, com margem inferior perlada.

Crenulações sub-orbitais pouco desenvolvidas na margem interna, tornando-se maiores e mais separadas em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par de estrias póstero-lateral curto, mal definidos. Dedos do quelípodo menor com poucas serrilhações na margem interna, com uma linha de cerdas na margem ventral da região distal. Margem ântero-dorsal do carpo do quelípodo maior com uma linha de tubérculos, terminando proximalmente em um tubérculo forte e agudo. Face externa da palma coberta por tubérculos grandes, diminuindo de tamanho em direção a margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma e tubérculos ao longo da cavidade carpal ausentes. Pólex e dátilo delgados, mais longos que a palma, sendo o primeiro reto, levemente voltado para cima e o segundo oblíquo. Pubescência do hiato do grande quelípodo presente ou ausente. Mero das patas ambulatórias delgado. Mero, carpo e própodo da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com tubérculos na face anterior. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Crenulações sub-orbitais mais desenvolvidas do que nos machos.

Comentários: A análise do material adicional revelou que a estria póstero-lateral não é tão mal definida quanto no holótipo, e o tubérculo agudo da margem ântero-dorsal do carpo do quelípodo maior pode estar ausente em alguns indivíduos.

A descrição original de *Uca (Leptuca) panacea*, apresentada por Novak & Salmon (1974), foi muito criticada por não mencionar vários caracteres morfológicos e por não seguir padrões taxonômicos (Barnwell & Thurman, 1984). Com isso, e devido às dificuldades em separar esta espécie de *Uca (Leptuca) pugilator* [ver comentário de *U. (Leptuca) pugilator* abaixo], Bezerra & Coelho (2009) apresentam uma redescrição de *U. (Leptuca) panacea* com alguns caracteres morfológicos úteis para a separação entre as duas formas (Apêndice II).

Com relação às fêmeas de *Uca (Leptuca) panacea* e *Uca (Leptuca) pugilator* não existem caracteres morfológicos para uma distinção segura entre estas duas espécies. Barnwell & Thurman (1984) mencionam a presença de pequenos tubérculos na superfície dorsal da carapaça de *Uca (Leptuca) pugilator*. Tubérculos semelhantes podem ser encontrados, também, na margem dorsal da carapaça de *Uca (Leptuca) panacea*, de modo que distinções confiáveis entre estas duas espécies só podem ser feitas após o exame de uma grande quantidade de indivíduos. Para mais detalhes, ver Bezerra & Coelho (2009).

Uca (Leptuca) pugilator (Bosc, 1802)

Estampa XX, Apêndice II

Ocypoda pugilator Bosc, 1802: 197.

Gelasimus pugilator Le Conte, 1855: 403; Stimpson, 1859: 62 (em parte); Smith, 1870: 137 in part; Kingsley, 1880: 150 (em parte); Ives, 1891: 192.

Uca pugilator Ortmann, 1897: 352 (em parte); Rathbun, 1900a: 585; 1918: 400 (em parte); Salmon & Stout, 1962: 15; Powers, 1977: 145; Salmon *et al.*, 1978: 252; Barnwell & Thurman, 1984: 40; Abele & Kim, 1986: 707, 711.

Gelsimus pugilator Hyman, 1920: 485.

Planuca pugilator Bott, 1973b.

Uca (Celuca) pugilator Crane, 1975: 223 pl. 29E-H, figs. 37K, 69F, 101.

Uca (Leptuca) pugilator Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241; Bezerra & Coelho, 2009.

Localidade-tipo: "Caroline", Estados Unidos.

Material-tipo: não existente.

Material examinado: 734 machos e 267 fêmeas (14 ovígeras). **Estados Unidos:** Massachusetts: (USNM 32481, 2m, 1f); Cape Cod (USNM 143599, 1m); Barnstable Co., Cape Cod, First Encounter Beach (AMNH 14756, 31m, 2f); (AMNH 14737, 46m, 8fov); Wellfleet, Light Island (AMNH 14701, 39m); New York: Long Island (USNM 43356, 1m); Easthampton, (AMNH 2405, 7m, 2f); Nassau Co., Oyster Bay (USNM 138635, 15m, 7f); Brooklyn Kings Co., near Coney Island, Plum Beach (AMNH 14754, 3m, 5f); New York harbor (AMNH 55, 2m); Cartest Co., Beaufort, W of Davis Fish Co. (AMNH 14763, 3m, 33f); Virginia: Smith's Island (USNM 74453, 20m, 14f, 2fov); Lynnhaven Bay (USNM 55553, 13m, 10f, 1fov); North Carolina: Beaufort (USNM 71316, 2m, 1f); Morehead City (USNM 22184, 3m, 3f); Carteret Co. (AMNH 14734, 26m); (AMNH 14748, 44m); (AMNH 14772, 16m); South Carolina: (USNM 17186, 23m, 8f); (USNM 17187, 4m, 2f); (USNM 17188, 5m, 5f); Kendal (USNM 22280, 8m, 5f); Georgia: Liberty Co., St. Catherines Island (AMNH 17633, 9m, 1f); (AMNH 17745, 3m); (AMNH 17658, 5m, 2f); (AMNH 17744, 4m); (AMNH 17639, 3m); McQueen Inlet, N from South Beach (AMNH 17746, 3m); (AMNH 17747, 3m); Cracker Tom Hammock (AMNH 17748, 2m, 3f); Florida: Matanzas River, (USNM

99904, 9m, 6f); St Augustine, St Johns Co., Johnson's Fish Camp (AMNH 14784, 36m); Crescent beach (AMNH 14761, 47m, 5f); Flagler Co., Flagler Beach Bridge (AMNH 14751, 5m, 3f); (AMNH 14773, 4m, 8f); Volusia Co., New Smyrna Beach (AMNH 14764, 53m, 3f); Shilon and Cocoa (AMNH 8669 em parte, 4m, 2f); Ponce Park (USNM 39193, 1m); Indian River (USNM 170171, 5m, 1f, 3fov), (USNM 170172, 7m, 3f); Boca Raton (AMNH 16210, 1m); Fort Lauderdale (USNM 138636, 2m, 2f); Miami (AMNH 3014, 5m, 2f); Coral Gables (USNM 76118, 1m); Coconut Grove (USNM 48924, 7m, 3f); Key West (USNM 18552, 2m); Cape Sable Creek, (USNM 15254, 13m, 18f); Marco (USNM 71254, 1m, 3f); (USNM 6964, 21m, 8f); (USNM 15252, 2m, 1f); Punta Rasa (USNM 6435, 33m, 10f); Punta Gorda (AMNH 2600, 1m); (AMNH 2886, 2m, 2f); (AMNH 2631, 3m, 1f); Seven Oaks (AMNH 2389, 2m); Pine Key (USNM 6440, 40m, 7f); Tampa Bay, St. Petersburg (USNM 75579, 21m, 9f); Tampa Bay (USNM 55548, 1f); Clearwater (USNM 3276, 7m, 11f); Cedar Keys (USNM 6412, 25m, 25f); Spring Creek (USNM 65772, 2m, 2f); Franklin co., St. Andrews Bay (AMNH 16331, 4m, 4f); Panacea (USNM 125578 em parte, 3m); Panama City, Bay Co. (AMNH 16374, 2m, 1f); (AMNH 16381, 1f); (AMNH 16336, 4m, 2f); Pensacola (USNM 180190, 1m, 1f); Alabama: Mobile Co., Bayou la Batre, Point Aux Pins (AMNH 9030 em parte, 1m); Louisiana: Plaquemines County, Breton Island (USNM 64084, 3m, 1f), Plaquemines Islands, Chandelleur (USNM 92430, 2m, 4f); Texas: Port Aransas (USNM 104738, 1m); **Bahamas**: Andros Island (AMNH 2406, 1m, 1f); **República Dominicana**: Santo Domingo (AMNH 2555, 4m, 1f).

Diagose – Macho: Fronte larga. Órbitas moderadamente oblíquas. Sem pubescência aveludada na superfície dorsal da carapaça, mas com pequenos tubérculos na região branquial. Margens ântero e póstero-laterais levemente divergentes, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelhas moderadamente largas, quase verticais, com margem inferior perlada. Crenulações sub-orbitais pouco desenvolvidas na margem interna, tornando-se maiores e mais separadas em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par de estrias póstero-lateral curto, mal definidos. Dedos do quelípodo menor com poucas serrilhações na margem interna, com uma linha de cerdas na margem ventral da região distal. Margem ântero-dorsal do carpo do quelípodo maior com uma linha de tubérculos, terminando proximalmente em um tubérculo forte e agudo. Face externa

da palma coberta por tubérculos grandes, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma e tubérculos ao longo da cavidade carpal ausentes. Pólex e dátilo delgados, mais longos que a palma, sendo o primeiro reto, levemente voltado para cima e o segundo oblíquo. Pubescência do hiato do quelípodo maior presente ou ausente. Mero das patas ambulatórias delgados. Mero, carpo e própodo da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com tubérculos na face anterior. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça finamente granulada, especialmente ao longo das margens póstero-laterais.

Comentários: *Uca (Leptuca) pugillator* e *U. (Leptuca) panacea* são espécies simpátricas no norte do Golfo do México, representando um típico caso de espécies crípticas, isto é, são facilmente diferenciadas por comportamento e isoladas reprodutivamente, mas bastante semelhantes em morfologia (Mayr, 1963). Barnwell & Thurman (1984) listam alguns caracteres úteis para a diferenciação entre as duas espécies, como a presença de tubérculos na margem dorsal da carapaça, e na região anterior da primeira pata ambulatória, bem como uma mancha pigmentar presente em *U. (Leptuca) pugillator* e ausente em *U. (Leptuca) panacea*. A análise do material depositado do USNM e no AMNH revelou que os tubérculos da margem dorsal da carapaça também podem estar presentes em *U. (Leptuca) panacea*, assim como a mancha pigmentar. Além disso, 78% dos espécimes de *U. (Leptuca) pugillator* examinados apresentavam pubescência no hiato do quelípodo maior, o que poderia ser útil na distinção entre as duas formas.

Ademais, von Hagen (1980) ao examinar os gonópodos do holótipo de *U. (Leptuca) panacea* afirma que os mesmos são idênticos ao de *U. (Leptuca) pugillator*. Por outro lado, Barnwell & Thurman (1984) mencionam uma leve diferença entre os gonópodos destas duas espécies. Bezerra & Coelho (2009) apresentam uma série de variações morfológicas existentes nas duas espécies que podem ser úteis para se evitar confusões na identificação entre estas formas, além de uma análise dos gonópodos utilizando Microscopia Eletrônica de Varredura, onde as diferenças entre os mesmos são clarificadas (Apêndice II).

Uca (Leptuca) speciosa (Ives, 1891)

Estampa XXI

Gelasimus vocator von Martens, 1872: 104 (em parte).

Gelasimus speciosus Ives, 1891: 179, pl. 5, figs. 6, 7.

Uca stenodactylus Ortmann, 1897: 356 (em parte).

Uca speciosa Rathbun, 1918: 408; Crane, 1957; Chace & Hobbs, 1969: 215, fig. 73c, d; Powers, 1977: 148; Salmon *et al.* 1979; Barnwell & Thurman, 1984: 47; Abele & Kim, 1986: 708, 713.

Uca (Celuca) speciosa Crane, 1975: 236, pl. 31, figs. 68G, K, 101.

Uca (Leptuca) speciosa Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: México, Yucatán, Port of Silam (Provavelmente “Dzilam de Bravo”, Chace & Hobbs, 1969: 215).

Material-tipo: Holótipo macho. Dois machos e uma fêmea (Parátipos). Academy of Natural Sciences, Philadelphia.

Material examinado: 66 machos, 42 fêmeas (7 ovíferas). **Estados Unidos**: Florida: Cocoa (AMNH 8669 em parte, 13m, 13f, 7fov); Walculla beach (USNM 90606, 1m); Miami, Key Biscayne (USNM 138823, 5m, 7f, 1fov); Miami (USNM 138824, 5m, 3f, 1fov); Coconut Grove (USNM 48980, 3m, 1f); Key West (USNM 71290, 3m); Sarasota, Sarasota Bay (USNM 73417, 7m, 2f), (USNM 42616, 1m, 2fov); Tortugas (USNM 65942, 13m, 3f, 3fov); Mississippi: Jackson County, Ocean Springs (USNM 180201, 1m, 1f); **México**: Campeche: Champoton, mouth of Rio Champoton (USNM 171532, 2m, 1f); Quintana: Isla Cancun (USNM 171533, 1m, 1f).

Diagose – Macho: Fronte larga. Órbitas levemente oblíquas. Pubescência aveludada presente na superfície dorsal da carapaça em forma de manchas, dispostas ao longo das margens ântero-laterais e preenchendo a depressão em forma de “H”. Margens ântero-laterais longas e bem definidas, retas ou levemente côncavas. Margens póstero-laterais curtas, mal definidas. Sobrancelhas curtas. Crenulações sub-orbitais bem desenvolvidas ao longo de toda a margem, formada por pequenos

tubérculos na margem interna, tornando-se maiores e mais separados em direção à margem orbital externa a partir da região mediana da margem sub-orbital. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais ausente. Apenas um par de estrias póstero-laterais, o qual é longo e mal definido. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações no terço distal da margem interna. Mero do quelípodo maior com pubescência aveludada na margem póstero-dorsal. Carpo com tubérculo grande na margem ântero-dorsal, coberto por pubescência. Margem interna do carpo com uma linha de tubérculos mal definidos próximo à região ventral. Face interna da palma com carena oblíqua de tubérculos presente, alta na região proximal, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo mais longos que a palma, sendo o primeiro reto, com um dente mediano bem definido, e o segundo oblíquo, curvado para baixo no terço distal. Mero das patas ambulatórias delgado, com pubescência aveludada na margem dorsal do segundo e terceiro pares e, as vezes, na margem dorsal do quarto par. Carpo e própodo cobertos por pubescência aveludas na margem dorsal nos primeiros 3 pares de patas. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmeas: Pubescência aveludada na margem dorsal da carapaça abundante, mais conspícua do que nos machos. Pubescência aveludada na margem dorsal do mero, carpo e própodo em todos os pares de patas ambulatórias. Três últimos pares de patas com a superfície póstero-lateral do mero, carpo e própodo coberta por pubescência aveludada. Gonóporo com um pequeno tubérculo.

Comentários: *Uca (Leptuca) speciosa* é intimamente relacionada com *U. (Leptuca) spinicarpa*. Crane (1975: 9, 236) classificou *U. (Leptuca) spinicarpa* como subespécie de *U. (Leptuca) speciosa*, por falta de material suficiente para comparação entre as duas formas, embora tenha listado mais de 17 diferenças entre as mesmas. Salmon *et al.* (1979) apresentam evidências comportamentais e eletroforéticas que confirmam que as duas espécies devem ser tratadas como distintas. Dessa forma, vários autores subseqüentes reconhecem a validade das duas espécies (Barnwell & Thurman, 1984; Rosenberg, 2002; Beinlich & von Hagen, 2006), embora uma comparação entre os tipos não é possível, uma vez que o tipo de *U. (Leptuca) speciosa* não foi encontrado na coleção do “Academy of Natural Sciences”, na Filadélfia (Barnwell & Thurman, 1984: 48) e o de *U. (Leptuca) spinicarpa* encontra-se decomposto.

A presente contribuição confirma as diferenças listadas por Crane (1975) entre as duas formas, o que garante o tratamento das duas como espécies distintas. Em uma fêmea examinada, (USNM 48980), a pubescência da margem dorsal da carapaça era completamente ausente, mas estava presente nas patas ambulatórias. Segundo Crane (1975: 237), a ausência de pubescência aveludada em alguns espécimes pode se dar devido à abrasão. Para uma lista completa de diferenças diagnósticas entre as duas espécies, ver Crane (1975: 238, 239).

Os 7 espécimes machos e a fêmea ovígera de *U. (Leptuca) speciosa* listados para Curaçao por Rathbun (1918: 408) são *U. (Leptuca) cumulanta* (ver Crane, 1975: 239; Barnwell & Thurman, 1984: 48). Holthuis (1959b), no seu trabalho sobre os crustáceos decápodos do Suriname, ao comentar sobre a ocorrência de *U. (Minuca) thayeri*, faz uma comparação com o que observou em Curaçao e afirma que *U. (Leptuca) speciosa* é comum na localidade de Piscadera Bay, ocorrendo junto com espécimes de *U. (Minuca) rapax*, *U. (Minuca) major* e *U. (Minuca) thayeri* (Holthuis, 1959b: 277). Entretanto, não foram encontrados na bibliografia comentários sobre a ocorrência de *U. (Leptuca) speciosa* em Curaçao. Esta espécie é considerada endêmica do Golfo do México, e este registro deve ser visto com reservas.

Uca (Leptuca) spinicarpa Rathbun, 1900

Estampa XXII, Apêndice III

Uca spinicarpa Rathbun, 1900a: 586; 1918: 411; Felder, 1973: 83, 85; Powers, 1977: 148; Barnwell & Thurman, 1984: 48; Abele & Kim, 1986: 708, 713.

Uca speciosa Buitendijk, 1950: 279; Fingerman, 1956.

Uca (Celuca) spinicarpa Crane, 1975: 238, pl. 31, figs. 68G, K, 101.

Uca (Leptuca) spinicarpa Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Estados Unidos, Texas, Galveston.

Material-tipo: Dois machos e uma fêmea (Síntipos). Em más condições. National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 21 machos e 8 fêmeas. **Estados Unidos:** Flórida: Escambia County (USNM 180203, 1m); Alabama: Mobile County, Mobile Bay (USNM 180204, 1m, 1f); Dauphin Island (AMNH 14265, 2m 2f); Mississippi: Harrison County, Biloxi (USNM 73419, 3m) (USNM 101103, 3m, 1f) (USNM 90305, 1m, 1f); Jackson County, Ocean Springs (180205, 1m, 1f); Texas: Matagorda Peninsula, Colorado River (USNM 180206, 1m); Nueces County, Corpus Christi Bay (USNM 180207, 1m, 1f); Cameron County, Boca Chica, Rio Grande (USNM 180208, 1m, 1f); **México:** Veracruz: Mouth of Rio Atoyac (USNM 171534, 1m, 1f); Tabasco: Puerto Ceiba, Mouth of Rio Seco (USNM 180209, 1m, 1f); Rio Grijalva (USNM 180210, 1m); Tampico (USNM 139174, 2m).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas retas. Superfície dorsal da carapaça finamente granulada, com esparça pubescência na depressão em forma de “H”. Margens ântero-laterais longas, levemente convergentes, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral a qual é moderadamente curta e convergente. Sobrancelha moderadamente larga. Crenulações sub-orbitais bem desenvolvidas ao longo de toda a margem sub-orbital, formada por pequenos tubérculos na margem interna, que aumentam de tamanho e tornam-se mais separados em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas

imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Um ou dois pares de estrias póstero-laterais, sendo o primeiro longo e bem definido, e o segundo, quando presente, obsolecente. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações no terço distal. Margem ântero-dorsal do carpo do quelípodo maior com um tubérculo agudo. Margem interna do carpo com tubérculo próximo à margem ventral. Face externa da palma lisa, exceto por pequenos tubérculos presentes na margem superior e finas granulações proximais, próximo a articulação com o carpo. Carena oblíqua da face interna da palma alta proximalmente, continuando ao longo da margem da cavidade carpal, e formada por pequenos tubérculos distalmente. Pólex e dátilo mais longos que a palma, sendo o primeiro reto, com um dente mediano, e o segundo oblíquo, fortemente curvado para baixo na porção distal. Pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior ausente. Mero das patas ambulatórias moderadamente delgados. Margem dorsal do carpo e própodo dos 3 primeiros pares de patas ambulatórias do lado do quelípodo maior com pubescência aveludada escassa. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Crenulações sub-orbitais mais separadas que nos machos na margem interna da órbita. Mero das patas ambulatórias mais largos que nos machos, com pequenas serrilhações nas margens ventral e dorsal. Mero, carpo e própodo desprovidos de pubescência aveludada. Gonóporo sem tubérculo.

Comentários: Os sítipos depositados no USNM encontram-se completamente danificados, com apenas um quelípodo maior em boas condições. A diagnose acima foi baseada em um macho proveniente da localidade-tipo. *Uca (Leptuca) spinicarpa* é a única espécie do gênero que apresenta pubescência aveludada apenas nas patas ambulatórias do lado do quelípodo maior, bem como na margem dorsal do carpo e palma da quela. Apenas em três machos examinados (USNM 73419; USNM 139174; USNM 180205) as patas ambulatórias do lado do quelípodo menor apresentavam pubescência, mas eram escassa. Em dois machos examinados (USNM 180207; USNM 180209), a região proximal da carena oblíqua na face interna da palma era extremamente alta, continuando ao longo da margem da cavidade carpal em um nível mais baixo. Nestes exemplares, o tubérculo da margem interna do carpo era mais desenvolvido do que nos demais. As linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais estavam completamente ausentes em um macho examinado (USNM 180203). Em

alguns indivíduos, um pequeno tubérculo pode ser encontrado próximo ao tubérculo maior da margem interna do carpo, mas nunca formam uma linha como em *U. (Leptuca) speciosa*.

Rathbun (1900) ao apresentar a espécie, se limita a mencioná-la em uma chave de identificação e reportar o número de tombo do USNM, sem apresentar uma descrição e desenho. Subsequentemente, Rathbun (1918) fornece uma diagnose para a espécie. Felder (1973) também menciona a espécie somente em uma chave de identificação, enquanto Barnwell & Thurman (1984) trazem apenas uma pequena diagnose. Crane (1975), como considerava *U. (Leptuca) spinicarpa* uma subespécie de *U. (Leptuca) speciosa*, não a descreve, apresentando uma breve diagnose comparativa. Bezerra & Coelho (2009) trazem uma descrição e desenhos da espécie baseados em um exemplar proveniente da localidade-tipo (Apêndice III). Este exemplar não pôde ser designado como lectótipo, uma vez que ainda resta uma quela grande remanescente dos sítipos originais (Dr. Rafael Lamaitre, com. pess.).

Uca (Leptuca) subcylindrica (Stimpson, 1859)

Estampa XXIII

Gelasimus subcylindricus Stimpson, 1859: 63; Smith, 1870: 137; Kingsley, 1880: 152.

Uca pugilator Ortmann, 1897: 352 (em parte).

Uca subcylindrica Rathbun, 1900a: 585; 1918: 419, pl. 155, 160, fig. 5; Felder, 1973: 83; Powers, 1977: 148; Thurman, 1984;

Uca (Minuca) subcylindrica Crane, 1975: 209, pl. 28E-H, figs. 67, 100.

Uca (Celuca) subcylindrica Barnwell & Thurman, 1984: 45.

Uca (Leptuca) subcylindrica Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: México, Matamorros, Rio Grande.

Material-tipo: Um macho e três fêmeas (Síntipos). Museum of Comparative Zoology, Cambridge.

Material examinado: 15 machos, 5 fêmeas e 33 juvenis. **Estados Unidos:** Texas: Refugio County, Compano Bay, mouth of Aransas River (USNM 180211, 1f); Nueces County, Annaville (USNM 171535, 1m, 1f); Nueces County, Corpus Christi (USNM 23655, 1m); Kleberg County, Kingsville (USNM 191219, 1m, 33j); Kenedy County (USNM 99826, 4m), (USNM 180213, 1m, 1f); Willacy County, Salvieja (USNM 122074 part, 2m); Cameron County (USNM 17807, 1m); Cameron County, Brownsville (USNM 122074, 3m); **México:** Tamaulipas, Laguna de San Andres (USNM 171536, 1m, 1f).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas retas. Carapaça semi-cilíndrica, desprovida de pubescência aveludada na superfície dorsal. Margens ântero-laterais retas a levemente convexas e divergentes. Margens póstero-laterais mal definidas a ausentes. Sobrancelhas moderadamente largas. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se maiores e mais separados em direção à margem orbital externa. Região sub-orbital com longas e curvadas cerdas, mas sem pubescência aveludada. Um par de estrias póstero-laterais longas, mas mal definidas, o segundo par ausente. Dedos do quelípodo menor largos,

armados com moderadas serrilhações na margem interna, com hiato estreito, quase ausente. Margem ventral do mero do quelípodo maior com duas linhas de tubérculos. Linha de tubérculos da margem ântero-dorsal do carpo terminando em 2-3 tubérculos agudos na região proximal. Face externa da palma coberta por pequenos tubérculos, similares em tamanho ao logo de toda a face. Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Pólex tão longo quanto a palma, com um dente mediano. Dátilo um pouco mais longo que a palma, curvado para baixo na região distal. Pubescência aveludada do hiato ausente. Mero das patas ambulatórias delgado, sem pubescência aveludada. Abdome largo, não fusionado.

Fêmea: Carapaça com pequenos tubérculos na região dorsal, ao longo das margens ântero e pósterolaterais. Mero das patas ambulatórias mais largo do que nos machos, armados com pequenas serrilhações na margem dorsal. Gonópodo extremamente largo, oval, com um longo axis dirigido ântero-posteriormente apresentando um pequeno tubérculo.

Comentários: Em um macho examinado (USNM 171536) as serrilhações da margem interna dos dedos do quelípodo menor e o tubérculo da margem ântero-dorsal do carpo estavam ausentes. Em um grande espécime examinado, o tubérculo da margem ântero-dorsal do carpo era mal definido, quase ausente (USNM 122075). Neste exemplar, o dátilo e o pólex eram bem mais longos que a palma e o dente mediano do pólex bem desenvolvido. O exame dos gonópodos, bem como das demais características diagnósticas, confirmaram a identificação como *U. (Leptuca) subcylindrica*. Uma descrição completa dos gonópodos desta espécie pode ser encontrada em Crane (1975: 210).

Uca (Leptuca) subcylindrica é encontrada no Golfo do México, vivendo em ambientes semi-áridos, de salinidade extremamente alta sendo, portanto, a espécie mais terrestre do gênero. Crane (1975) coloca *U. (Leptuca) subcylindrica* entre as demais espécies de *Minuca*, uma vez que a mesma apresenta características dos dois subgêneros, e afirma que, com o aumento do conhecimento acerca dessa espécie, uma mudança para *Celuca* poderia ser indicada no futuro (Crane, 1975: 209). Thurman (1984) e Barnwell & Thurman (1984) listam uma série de caracteres morfológicos e comportamentais que garantem a classificação desta espécie dentro do subgênero *Celuca* (= *Leptuca*).

Uca (Leptuca) uruguayensis Nobili, 1901

Estampa XXIV

Uca uruguayensis Nobili, 1901: 14; Rathbun, 1918: 413, pl. 150; Luederwaldt, 1919a: 384, 400; Luederwaldt, 1919b: 435; 1939: 54; Maccagno, 1928: 38; Oliveira, 1939: 130, pl. 8, figs. 45, 46; Boschi, 1964: 68, pl. 3, 20, 21; Coelho & Ramos, 1972: 199; Melo, 1990: 80; Boschi *et al.* 1992: 84, fig. 98; Coelho, 1995: 140; Melo, 1996: 494; 1998: 504.

Uca olympioi Oliveira, 1939: 128, pl. 8, 14, figs. 41, 42, 48, 63, 64; Lacerda, 1975.

Uca (Celuca) uruguayensis Crane, 1975: 229, pl. 30A-D, figs. 68I, 101.

Uca (Leptuca) uruguayensis Rosenberg, 2001; Beinlich & Von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Uruguai, La Sierra

Material-tipo: Holótipo macho. Régio Museo Zoológico di Torino, Torino.

Material examinado: 106 machos e 18 fêmeas. **Brasil:** Rio de Janeiro: Paquetá (USNM 71181, 23m), (USNM 138876, 4m); Ilha Oinheiro (USNM 138841, 11m, 2f), (USNM 138842, 14m, 7f); Angra dos Reis (MZUSP 3063, 1m, como *U. leptodactyla*), (MZUSP 3064, 2m); Lago Araruama (MZUSP 11711, 1m); São Paulo: Ubatuba, Mar Pequeno (MZUSP 7356, 5m); Santos (USNM 138877, 15m); Paraná: Santa Antonina (MZUSP 423, 1m); Pontal do Sul (MZUSP 9638, 1m, 1f, como *U. leptodactyla*); Santa Catarina: Itajaí (MZUSP 678, 8m, 1f); Florianópolis (USNM 138844, 5m, 3f); Rio Grande do Sul: Lagoa de Tramandai (MZUSP 6660, 7m, 3f); **Uruguai:** Montevideo (MZUSP 415, 1m, 1f); **Argentina:** Buenos Aires (USNM 54716, 6m).

Diagnose – Macho: Fronte moderadamente larga. Órbitas levemente oblíquas. Carapaça fortemente arqueada, praticamente semi-cilindrica, desprovida de pubescência aveludada na superfície dorsal. Margens ântero-laterais retas a levemente convexas, formando um ângulo agudo na transição para as margens póstero-laterais. Crenulações sub-orbitais pouco desenvolvidas na porção interna da margem sub-orbital, tornando-se bem desenvolvidas e mais separadas em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo

das crenulações sub-orbitais. Par de estrias póstero-lateral curto, mal definidos. Serrilhações dos dedos do quelípodo menor fortes na porção mediana. Mero do quelípodo maior longo e delgado. Carena oblíqua da face interna da palma alta, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex tão longo quanto a palma, levemente curvado para cima. Dátilo mais longo que a palma, reto proximalmente, e fortemente curvado para baixo no terço distal. Pubescência aveludada presente no hiato do quelípodo maior. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Mero do 2º e 3º pares de patas levemente largos, com a margem dorsal levemente convexa a quase reta. Superfície anterior do primeiro par de patas ambulatórias com uma carena bem definida. 4º ao 6º segmentos abdominais parcialmente fusionados.

Fêmea: Crenulações sub-orbitais mais bem definidas na margem interna do que no machos. Margem póstero-ventral do mero dos primeiros 3 pares de patas ambulatórias armados com serrilhações. Gonópodo desprovido de tubérculo.

Comentários: Em alguns exemplares examinados, apenas o quinto e sexto segmentos abdominais eram fusionados. Segundo Crane (1975: 230), a fusão entre os segmentos em *U. (Leptuca) uruguayensis* pode ser mal definida em alguns casos.

Uca (Leptuca) uruguayensis apresenta a distribuição mais meridional entre as espécies de *Uca* do Novo Mundo, atingindo a região do Mar Chiquita, na Argentina (Spivak *et al.*, 1991). Seu limite norte de distribuição é o litoral do Rio de Janeiro, onde ocorre em simpatria com as demais espécies de *Uca* do Brasil, dentre as quais *U. (Leptuca) cumulanta* e *U. (Leptuca) leptodactyla*, o que faz com que confusões quanto a separação entre estas 3 espécies sejam comuns. Os machos de *U. (Leptuca) uruguayensis* podem ser reconhecidos pela presença da carena na superfície anterior do primeiro par de patas ambulatórias, caráter que parece ser único dentre todas as espécies do gênero (Crane, 1975: 230). As fêmeas podem ser distinguidas pelas suturas dos somitos abdominais, livres em *U. (Leptuca) cumulanta* e fusionados do terceiro ao sexto em *U. (Leptuca) leptodactyla*, embora variações entre o número de somitos fusionados seja comum nesta espécie.

Chave de identificação para as espécies do subgênero *Uca* s. str. do Pacífico Oriental

1. Mero das patas ambulatórias com um espinho agudo em ambos os sexos. Margem dorso-lateral do mero nas fêmeas com um tubérculo agudo.....2

Mero das patas ambulatórias sem espinho agudo em ambos os sexos. Margem dorso-lateral do mero nas fêmeas desprovido de tubérculo agudo.....3
- 2(1). Mero do quelípodo maior com um tubérculo agudo na porção distal da margem ântero-lateral. Margem dorsal da carapaça das fêmeas com tubérculos e grânulos.....*U. (Uca) ornata*

Mero do quelípodo maior com uma linha de tubérculos agudos na margem ântero-dorsal. Margem dorsal da carapaça das fêmeas desprovida de tubérculos e grânulos.....*U. (Uca) insignis*
- 3(1). Mero do quelípodo maior com uma crista baixa na margem ântero-lateral. Gonóporo das fêmeas desprovido de tubérculo.....4

Mero do quelípodo maior com uma crista alta ao longo da margem ântero-lateral. Gonóporo das fêmeas com tubérculo.....6
- 4(3). Cerdas oculares dos machos muito mais longa que a córnea. Dedos do quelípodo menor das fêmeas cobertos por moderadas cerdas.....*U. (Uca) stylifera*

Cerdas oculares ausentes nos machos; quando presentes, nunca são mais longas que a córnea. Dedos do quelípodo menor das fêmeas desprovidos de cerdas (desconhecido em *U. intermedia*).....5
- 5(4). Face externa da palma coberta por grandes tubérculos. Dedos do quelípodo menor não serrilhados na margem interna em ambos os sexos. Mero das patas ambulatórias delgado; margem ventral armada com moderadas serrilhações.....*U. (Uca) heteropleura*

Face externa da palma coberta por tubérculos moderados. Dedos do quelípodo menor armados com fortes e agudas serrilhações na margem interna. Mero das patas ambulatórias largo, com as margens ventral e dorsal convexas, não serrilhadas.....*U. (Uca) intermedia*

- 6(3). Pólex e dátilo do quelípodo maior largos e achatados. Margens ântero e póstero-laterais indistintas, de quase ausentes à ausentes nos machos; desarmadas ou levemente serrilhadas nas fêmeas. Margem dorsal da carapaça das fêmeas com pequenas granulações na região posterior.....*U. (Uca) monilifera*

Pólex e dátilo do quelípodo maior delgados e achatados. Margens ântero e póstero-laterais distintas, perladas ou com granulações em ambos os sexos. Margem dorsal da carapaça das fêmeas desprovida de granulações na região posterior.....*U. (Uca) princeps*

Diagnose para as espécies do subgênero *Uca* s. str. do Pacífico Oriental

Uca (Uca) heteropleura (Smith, 1870)

Estampa XXV, Figura 7

Gelasimus heteropleura Smith, 1870: 118, pl. 2, 3, fig. 7, 2-2b; 1871: 91; Kingsley, 1880: 139.

Uca heteropleura Rathbun, 1918: 385, pl. 161, figs. 1-4; Crane, 1941: 171; Holthuis, 1954a: 162; von Hagen, 1968: 435, Pl. 2, 3, figs. 2-2b, 7; Hendrickx, 1995: 142.

Uca stylifera Bott, 1954.

Heteruca heteropleurus Bott, 1973b.

Uca (Uca) heteropleura Crane, 1975: 133, pl. 19E-H, figs. 24D, E, 32J, K, 40A, B, 54D, 65D, 82D, 99; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Localidade-tipo: El Salvador, Golfo de Fonseca.

Material-tipo: Holótipo macho. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.

Material examinado: 63 machos e 19 fêmeas. **Costa Rica**: Golfito (USNM 138544, 2m, 2f); **Panamá**: Balboa (USNM 138545, 2m); Bahia Honda (USNM 138546, 7m, 3f); Panama City (USNM 138547, 1m); Panama City, Bellavista (USNM 138548, 43m), (USNM 138549, 14f); **Equador**: Puerto Bolivar, Guayas River mouth (USNM 138550, 8m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Cerdas ocular ocasional em juvenis e adultos. Superfície dorsal da carapaça finamente granulada. Margens ântero-laterais curtas, ausentes no lado do quelípodo maior. Margens pósterolaterais elevadas, marcadas por grânulos moderados. Sobrancelha ausente. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos largos, tornando-se agudos na margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor delgados, com longas cerdas na porção distal. Margem ântero-lateral do mero do quelípodo maior com um dente grande e achatado na porção distal e pequenas serrilhações na porção proximal. Face externa da palma coberta por moderados tubérculos na região mediana e

grandes tubérculos na margem superior e próximo ao pólex. Carena oblíqua da face interna da palma formada por tubérculos achatados, com um ou dois tubérculos maiores proximalmente, não continuando ao longo da cavidade carpal. Pólex e dátilo moderadamente largos, achatados lateralmente, em contato na porção distal. Margem interna do pólex côncava; face externa com uma linha de tubérculos imediatamente acima da margem ventral. Cavidade que acompanha a linha de tubérculos preenchida com pubescência aveludada. Pubescência aveludada presente no hiato do quelípodo maior. Mero das patas ambulatórias moderadamente largo, com serrilhações bem desenvolvidas na margem póstero-lateral. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada.

Fêmea: Margens ântero-laterais curtas, bem definidas em ambos os lados. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos mais bem seprados que nos machos, aumentando de tamanho a partir da margem interna em direção à margem orbital externa. Gonóporo desprovido de tubérculo.

Comentários: A margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior pode não ser serrilhada em alguns machos; porém, o dente da porção distal está sempre presente. A cerda ocular, quando presente, nunca é maior que a córnea (Figura 7). Apenas 17 dos 63 machos examinados apresentavam a cerda ocular; a pubescência do hiato do quelípodo maior estava ausente em apenas três exemplares. Crane (1941: 171) afirma que a presença da cerda ocular em *U. (Uca) heteropleura* é rara, e estava presente em apenas 28 dos 85 machos analisados, não existindo nenhuma relação entre a ausência/presença da cerda e o tamanho dos animais.

Uca (Uca) heteropleura é muito semelhante a *U. (Uca) stylifera*, no entanto, as duas espécies podem ser facilmente distinguidas pela presença/comprimento da cerda ocular nos machos, pela quantidade de cerdas na porção distal do quelípodo menor e pela forma do gonóporo nas fêmeas, o qual é menos curvado do que em *U. (Uca) stylifera*. Crane (1975) mencionou que por muito tempo, uma série de razões a fizeram pensar que *U. (Uca) heteropleura* deveria ser considerada sinônimo de *U. (Uca) stylifera* como, por exemplo, as poucas diferenças morfológicas entre as duas espécies, as quais poderiam ser explicadas por variações no crescimento e a forma de aceno. A Autora afirma, ainda, nunca ter observado um macho de *U. (Uca) heteropleura* conseguir a atenção de uma fêmea. Apesar dessas questões, ela afirma que parece ser claro que as formas são espécies distintas. Para maiores informações sobre a distinção entre que *U. (Uca) heteropleura* e *U. (Uca) stylifera*,

ver Crane (1975: 140, 141). O lote da localidade-tipo (El Salvador, USNM 180489) estava em más condições, não tendo sido possível confirmar a identificação dos exemplares. *Uca (Uca) heteropleura* é a menor e mais abundante espécie do subgênero *Uca* s. str. (Crane, 1975).

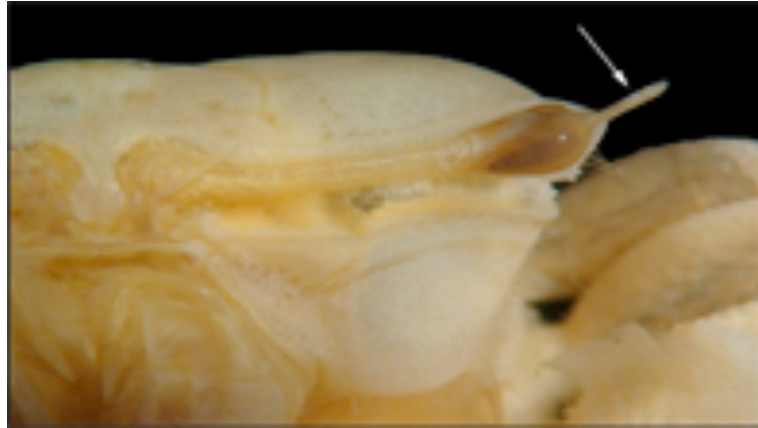


Figura 7. Macho de *U. (Uca) heteropleura* com cerda ocular (seta) menor que a córnea (USNM 138550, 19,3 mm de LC).

Uca (Uca) insignis (H. Milne Edwards, 1852)

Estampa XXVI, Figura 8

Acanthoplax insignis H. Milne Edwards, 1852: 151; H. 1854: 162, pl. 11, figs. 1, 1a, 1b.

Gelasimus armatus Smith, 1870: 123, pl. 2, 3, figs. 4, 4a, b, c, 5.

Gelasimus insignis Smith, 1870: 126.

Uca insignis Rathbun, 1911: 550; 1918: 385-387, pl. 161, figs. 9, 10, 11, 12; Crane, 1941: 173, 174, fig. 5; von Hagen, 1968: 442, figs. 14e, 15b, 16b, 20.

Gelasimus insignis Bott, 1973b.

Uca (Uca) maracoani insignis Crane, 1975: 147.

Uca (Uca) insignis Bott, 1954: 156, pl. 14, fig. 1a, b; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Uca maracoani insignis Hendrickx, 1995: 142.

Localidade-tipo: "Chili" (Chile ?).

Material-tipo: Holótipo fêmea. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Material examinado: 5 machos e 1 fêmea. **Ecuador**: Puerto Bolivar, Guayas River mouth (USNM 138577, 4m, 1f); **Peru**: Bay of Sechura (USNM 40489, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Margens ântero-laterais curtas, com um tubérculo agudo na transição para as póstero-laterais, as quais são de mal definidas à ausentes. Par de tubérculos agudos na região posterior da carapaça. Sobrancelhas verticais, ausentes em vista dorsal. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos de similar tamanho ao longo de toda margem, sendo mais largos na porção mediana e estreitos nas margens orbital interna e externa. Dedos do quelípodo menor delgados, longos e com poucas cerdas na região distal. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior armado com uma linha de de tubérculos grandes, agudos e bem separados, tornando-se mais desenvolvidos na porção distal. Tubérculos da margem ântero-ventral pequenos. Face externa da palma com tubérculos bem separados. Carena oblíqua da face interna da palma tendendo a obsolescente. Pólex e dátilo largos e fortemente achatados lateralmente. Mero das patas ambulatórias largo. Margens póstero-ventral dos 3 primeiros pares de patas

armadas com espinhos curtos e agudos. Pubescência aveludada presente na margem dorsal do mero, carpo e própodo, sendo que no mero a pubescência é limitada à porção distal e, no própodo, à porção proximal.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça escassamente coberta por tubérculos e grânulos. Pubescência aveludada presente na superfície lateral da carapaça, imediatamente acima do 3º e 4º pares de patas ambulatórias. Margens ântero e póstero-laterais e margem lateral da carapaça com tubérculos moderados e largamente esparçados. Mero das patas ambulatórias delgado, armado com espinhos agudos na margem póstero-ventral. Gonópore com um grande tubérculo externo.

Comentários: Em um macho examinado (USNM 138577) os tubérculos agudos da margem póstero-ventral do mero das patas ambulatórias eram quase ausentes, restrito a apenas um tubérculo muito pequeno no segundo par e três no terceiro par. Um macho (USNM 40489) apresentava apenas um tubérculo na região posterior da carapaça.

O quelípodo maior de *U. (Uca) insignis* se assemelha ao de *U. (Uca) ornata*; entretanto, em *U. (Uca) insignis* a linha de tubérculos próximo à margem ventral na face externa do póllex é ausente e a carena oblíqua da face interna da palma é menos desenvolvida. Embora Rathbun (1918) tenha sinonimizado *U. (Uca) ornata* com *U. (Uca) insignis* devido, provavelmente, a semelhanças entre as carapaças das fêmeas da primeira espécie com a dos machos da segunda, a carapaça das fêmeas destas duas formas são diferentes, podendo ser diferenciadas, principalmente, pela ausência de tubérculos na superfície da carapaça de *U. (Uca) insignis*, enquanto que em *U. (Uca) ornata*, esta é recoberta por tubérculos e grânulos (Figura 8).

Crane (1975) considerou *U. (Uca) insignis* como subespécie de *U. (Uca) maracoani*. A distribuição geográfica bem como as variações morfológicas entre as duas espécies não suportam tal classificação. Uma distinção entre essas duas formas pode ser encontrada em Crane (1975: 147, 148).

A localidade-tipo de *U. (Uca) insignis* é incerta, uma vez que não são conhecidos registros desta espécie para o Chile. Segundo Crane (1975: 147), na etiqueta encontrada com o holótipo fêmea da espécie, pode-se ler: "*Acanthoplax insignis* Edw. M. Gay Chili." Vários autores [e.g. von Hagen (1968), Crane (1975) e Hendrickx (1995)], tratam a ocorrência dessa espécie no Chile com reservas, uma

vez que não são conhecidos registros atuais de populações de *Uca* para aquela região. Crane (1975) afirma que a costa pacífica do sul da América do Sul (sul do Peru e norte do Chile) é uma das mais pobres do mundo no que diz respeito à ocorrência de populações de *Uca*, devido à falta de habitat adequado e à fria corrente de Humboldt que banha a região.

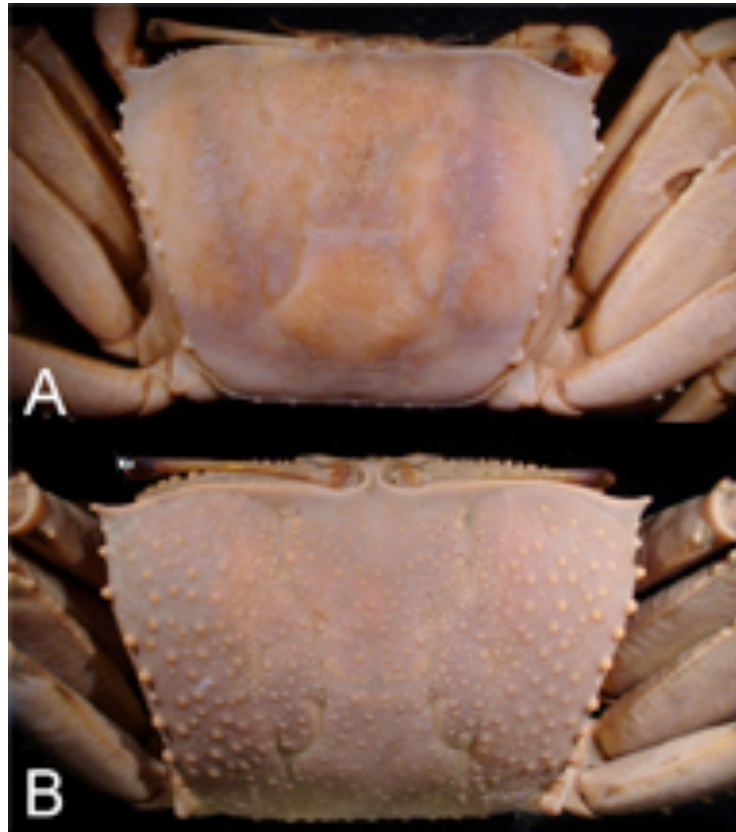


Figura 8. A. Margem dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) insignis* (USNM 138577, 34 mm de LC). B. Margem dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) ornata* (USNM 136616, 38,8 mm de LC).

Uca (Uca) intermedia von Prael & Toro, 1985

Estampa XXVII

Uca (Uca) intermedia von Prael & Toro, 1985: 274; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Uca intermedia Hendrickx, 1995: 142.

Localidade-tipo: Colômbia, Buenaventura Bay, Rio D'água.

Material-tipo: Holótipo macho. Uma fêmea (Alótipo). Colección de Biología Marina, Universidad del Valle, Cali. Três machos (Parátipos). Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

Material examinado: 3 machos. Parátipo (RMNH D35788, 3m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Superfície dorsal da carapaça desprovida de tubérculos e granulações. Margens ântero-laterais muito curtas, formando um ângulo agudo na transição para as margens póstero-laterais. Sobrancelha ausente. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, aumentando um pouco de tamanho na região mediana e tornando a diminuir de tamanho na margem orbital externa; obscurecida por um linha de cerdas de tamanho moderado. Dedos do quelípodo menor armados com serrilhações agudas e bem desenvolvidas. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior com uma crista baixa ao longo de toda a margem, mas sem formar um dente na porção distal. Face externa da palma coberta por pequenos tubérculos, similares em tamanho. Carena oblíqua da face interna da palma formada por pequenos tubérculos, exceto por um tubérculo maior presente proximalmente; continuando ao longo da cavidade carpal. Pólex e dátilo mais curtos que a palma, achatados lateralmente, sendo o primeiro curvado para cima e um pouco mais largo que o dátilo, o qual é oblíquo e em contato com o pólex distalmente. Face externa do pólex com uma linha de tubérculos imediatamente acima da margem ventral. Cavidade que acompanha a linha de tubérculos preenchida com pubescência aveludada. Pubescência do hiato do quelípodo maior presente. Mero das

ambulatórias largo, com margens ventral e dorsal fortemente convexas, não serrilhadas, desprovida de tubérculos e pubescência aveludada.

Fêmea: Infelizmente, não havia fêmeas disponíveis no material analisado e os caracteres das fêmeas não são citados na descrição original da espécie.

Comentários: von Prael & Toro (1985: 277) afirmam que *U. (Uca) intermedia* é muito semelhante a *U. (Uca) heteropleura* e a *U. (Uca) stylifera*, apresentando alguns caracteres morfológicos que diferenciam estas espécies. Em adição aos caracteres citados pelos autores da espécie, *U. (Uca) intermedia* é facilmente distinguida de *U. (Uca) stylifera* pela ausência da cerda ocular na primeira espécie. Segundo von Prael & Toro (1985: 275), a cerda ocular é ausente nos adultos e ocasional nos juvenis. Com relação à *U. (Uca) heteropleura*, as duas espécies podem ser separadas pelo comprimento da palma e dátilo do quelípodo maior mais curtos na primeira, e pelas serrilhações na margem interna dos dedos do quelípodo menor em *U. (Uca) intermedia*. A linha de cerdas abaixo das crenulações sub-orbitais é única no gênero e o mero é muito largo para os padrões do subgênero *Uca* s. str.

Uca (Uca) monilifera Rathbun, 1914

Estampa XXVIII

Uca monilifera Rathbun, 1914: 126, pl. 9; 1918: 380; Maccagno.1928: 15; Barnwell & Stillman, 1990: 138A.

Uca (Uca) princeps monilifera Crane, 1975: 131, 132, pl. 18E-H; Hendrickx, 1995: 143.

Uca (Uca) monilifera Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Localidade-tipo: México, Guaymas.

Material-tipo: Holótipo macho. Sete machos (Parátipos). Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge. Um macho (Parátipo). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 18 machos, 13 fêmeas (3 ovígeras). Parátipo (USNM 22180, 1m); **México**: Gulf of California, San Felipe (USNM 67735, 1m, 1f), (USNM 207834 em parte, 7m, 4f, 2fov), (USNM207834 em parte, 3m, 2f), (USNM 207834 part, 4m, 1f), (USNM 207834 em parte, 1m, 2f, 1fov); Gulf of California, mouth of Colorado River (USNM 48829, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Superfície dorsal da carapaça desprovida de tubérculos e grânulos. Regiões branquiais arqueadas e expandidas. Margens ântero e pósterolaterais ausentes. Sobrancelhas ausentes. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos de tamanho moderado, semelhantes em tamanho e bem separados ao longo de toda a margem orbital. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior com uma crista alta. Face externa da palma com poucos e pequenos tubérculos, largamente esparçados. Carena oblíqua da face interna da palma tendendo a obsolescente, apenas com um pequeno tubérculo proximal. Pólex e dátilo largos e achatados lateralmente. Face externa do pólex lisa, exceto por uma linha de pequenos tubérculos imediatamente acima da margem ventral, sem pubescência na cavidade adjacente. Mero das patas ambulatórias largo, não serrilhado e desprovido de tubérculos. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada.

Fêmea: Margens ântero e póstero-laterais presentes, com moderados tubérculos. Superfície posterior da carapaça com granulações. Sobrancelhas mais conspícuas que nos machos, com a margem superior perlada. Margem dorsal do mero da segunda e terceira patas ambulatórias armado com moderados tubérculos. Quarto par de patas ambulatórias com pubescência aveludada na margem dorsal e região proximal da margem ventral do mero, margem dorsal do carpo e região proximal da margem dorsal do própodo. Gonóporo com tubérculo marginal grande.

Comentários: No parátipo examinado, a carena oblíqua da face interna da palma do quelípodo maior era quase ausente, estando marcada apenas por uma elevação, ao invés de tubérculos. Em oito machos examinados (USNM 67735, 1m; USNM 207834 em parte, 1m; USNM 207834 em parte, 3m; USNM 207834 em parte, 3m), a carena oblíqua da face interna da palma estava presente, sendo formada por tubérculos moderados. A pubescência aveludada da margem dorsal do mero do quarto par de patas ambulatórias nas fêmeas pode envolver todo o mero, ou estar presente apenas na porção distal, mas sempre é abundante distalmente.

Crane (1975) considerou *U. (Uca) monilifera* como subespécie de *U. (Uca) princeps* por acreditar que alguns espécimes coletados em Nayarit, México, eram híbridos. Esses exemplares, embora citados por Crane (1975) como tombados no USNM (USNM 20654), não foram encontrados para que pudessem ser analisados. As duas espécies apresentam diferenças morfológicas e comportamentais que garantem serem tratadas como espécies distintas (Barnwell & Stillman, 1990; Stillman & Barnwell, 2004).

Uca (Uca) ornata (Smith, 1870)

Estampa XXIX

Gelasimus ornatus Smith, 1870: 125, pl. 2, 3, figs. 5-5c, 9, 9a.

Uca insignis Rathbun, 1918: 385, pl. 161, fig. 5, 6, 13-15 (em parte); Crane, 1941: 173.

Uca pizarri von Hagen, 1968: 439, figs. 14d, 15a, 16a, 20.

Uca (Uca) ornata Crane, 1975: 150, pl. 21E-H, figs. 26E, 31D, 39C, D, 46G, 65G, 99; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Uca insignis Hendrickx, 1995: 143.

Localidade-tipo: “Costa oeste da América Central”

Material-tipo: Holótipo fêmea. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.

Material examinado: 31 machos, 32 fêmeas (1 ovígera). **Panamá:** Balboa, La Boca (USNM 138612, 1m); Panama Bay, Bellavista (USNM 138613, 1m); Panama Viejo, Rio Abajo (USNM 138614, 4m, 1fov), (USNM 138615, 25m), (USNM 138616, 31f).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Margens ântero-laterais não se diferenciam claramente das póstero-laterais, as quais são marcadas por tubérculos de tamanho moderado e bem espaçados. Sobrancelha vertical, ausente em vista dorsal. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos largos, parcialmente fusionados próximo à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor longos, delgados e com longas cerdas na região distal. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior com pequenos tubérculos ao longo de toda a margem, e com um grande e agudo tubérculo na margem distal. Tubérculos da margem ântero-ventral mais desenvolvidos do que os da margem ântero-dorsal. Face externa da palma coberta por tubérculos achatados e bem separados, com pubescência aveludada na margem superior. Carena oblíqua da face interna da palma formada por tubérculos achatados, com um grande tubérculo proximal; não continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo largos e fortemente achatados lateralmente. Face externa do pólex com uma linha de pequenos tubérculos

imediatamente acima da margem ventral. Cavidade que acompanha a linha de tubérculos preenchida com pubescência aveludada. Margem póstero-ventral do mero das ambulatórias armado com tubérculos agudos. Pubescência aveludada abundante na margem dorsal do mero de todas as ambulatorias e no carpo e região proximal do própodo dos 3 primeiros pares de patas.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça com tubérculos e grânulos. Margens ântero e póstero-laterais com 8-11 tubérculos grandes e bem separados. Mero das patas ambulatórias armados com tubérculos agudos como nos machos, mas com pubescência aveludada apenas na margem dorsal do mero do quarto par de patas. Gonópore com um tubérculo baixo e longo.

Comentários: Em quase todos os machos examinados, o mero da primeira pata ambulatória, do lado do quelípodo, maior apresentava pubescência na margem ântero-ventral. Nos juvenis examinados, esses caracteres estavam ausentes. Um juvenil examinado apresentava cerda ocular menor do que a córnea. O pedúnculo ocular é sempre maior no lado do quelípodo maior.

Smith (1870) descreve *Uca (Uca) ornata* a partir de uma fêmea depositada na coleção do Peabody Academy of Sciences (a qual foi, posteriormente, doada para a coleção do Museum of Comparative Zoology, Cambridge). Na descrição, o autor menciona que o espécime foi coletado por J. A. McNiel e que, infelizmente, não consta na etiqueta a localização exata da coleta, mas afirma não haver dúvidas de que foi coligido em algum lugar da costa oeste da América Central.

Rathbun (1918: 385) sinonimiza *U. (Uca) ornata*, a qual era representada apenas pelo holótipo fêmea, com *U. (Uca) insignis* após examinar machos dessa última espécie. De fato, a carapaça do macho de *U. (Uca) insignis* é bastante semelhante a da fêmea de *U. (Uca) ornata*, especialmente quanto à presença de tubérculos ao longo das margens ântero e póstero-laterais. Entretanto, Crane (1975) afirma que, provavelmente, a falta de exemplares fêmeas das duas espécies para fazer comparações levou Rathbun (1918) a fazer tal confusão, aliado ao fato de que, até aquele momento, machos de *U. (Uca) ornata* não eram conhecidos.

Uca (Uca) princeps (Smith, 1870)

Estampa XXX, Figura 9

Gelasimus princeps Smith, 1870: 120, pl. 2, 3, figs. 3, 3c, 10; 1871; Bott, 1973.

Uca princeps Rathbun, 1911: 550; 1918: 382; 1924c: 376; Maccagno, 1928: 16; Crane, 1941: 170; 1944; 1957; Bott, 1954: 158; von Hagen, 1968: 436; Barnwell & Stillman, 1990: 138A.

Uca (Uca) princeps Crane, 1975: 128, 18E, H, 19A-D, figs. 54E, 65A, C, 99; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Uca (Uca) princeps princeps Hendrickx *et al.* 1983: 189; Hendrickx, 1984: 40, pl. IV A-B, fig. 7A

Uca princeps princeps Hendrickx, 1995: 143.

Localidade-tipo: Nicaragua, Corinto.

Material-tipo: Nove machos (Síntipos). Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.

Material examinado: 55 machos e 8 fêmeas. **México**: Baja California, estuary near Los Morros, Nopolo (USNM 228002, 1m); Gulf of California, San Felipe (USNM 207834 em parte, 12m, 1f); Lower California, Abreojos point (USNM 20689, 6m, 3f); San Blas, Nayarit (USNM 99751, 5m), (USNM 99750, 1m, 1f), (USNM 99752, 4m); **Nicarágua**: West Coast (USNM 74428, 2m); **Costa Rica**: Golfito (USNM 138630, 3m); Balenas Bay (USNM 138631, 1m); Puente Arenas (USNM 39099, 1m); **Panamá**: Balboa, La Boca (USNM 138632, 3m); **Ecuador**: Puerto Bolivar, near Guayas River mouth (USNM 139633, 11m), (USNM 138634, 3f); **Perú**: Salt Flats at Puerto Grande, Rio Zarumilla (USNM 40648, 1m); Saltmarsh back of Chulliyache, Bay of Sechura (USNM 40467, 3m).

Diagnose - Macho: Fronte extremamente estreita. Região branquial expandida. Margens ântero e pósterolaterais perladas ou granuladas. Sobrancelhas ausentes. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos moderados, bem separados, aumentando de tamanho em direção à margem orbital externa. Margem ântero-

dorsal do mero do quelípodo maior com uma crista alta, fortemente serrilhada no topo. Margem ventral com tubérculos agudos. Face externa da palma coberta por moderados tubérculos, similares em tamanho. Carena oblíqua da face interna da palma formada por tubérculos moderados, com um tubérculo grande no ápex, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo delgados, achatados lateralmente. Face externa do pólex lisa, exceto por uma linha de pequenos tubérculos imediatamente acima da margem ventral, iniciando-se na região mediana do pólex, desprovida de pubescência aveludada na cavidade adjacente. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada presente ou ausente. Mero das patas ambulatórias moderadamente largo. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência e tubérculos

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça coberta por granulações. Margens ântero-laterais curtas, formando um ângulo agudo na transição para as margens póstero-laterais; ambas armadas com tubérculos de tamanho moderado. Mero das patas ambulatórias mais largos que nos machos. Patas ambulatórias notavelmente mais “fortes” que nos machos. Quarto par de patas com pubescência aveludada na margem dorsal do mero, carpo e própodo. Gonóporo com tubérculo marginal grande

Comentários: *Uca (Uca) princeps* é muito semelhante a *U. (Uca) monilifera*; no entanto, os machos destas duas espécies são facilmente distinguíveis pela forma do pólex e dátilo do quelípodo maior, mais delgados em *U. (Uca) princeps*, e pela presença das margens ântero e póstero-laterais, as quais são ausentes em *U. (Uca) monilifera*. Com relação às fêmeas, em *U. (Uca) princeps*, toda a superfície dorsal da carapaça é finamente granulada, enquanto em *U. (Uca) monilifera* as granulações são restritas à superfície posterior, além das margens ântero e póstero-laterais serem mais fortes em *U. (Uca) princeps* do que em *U. (Uca) monilifera* (Figura 9). Para mais informações sobre a diferenciação entre essas duas espécies, ver Crane (1975: 131, 132).

Três fêmeas examinadas (USNM 99752, 1f e USNM 138634, 2f) não apresentavam granulações na superfície dorsal da carapaça; entretanto, os demais caracteres, como as margens ântero e póstero-laterais fortes, confirmam a identificação como *U. (Uca) princeps*. Em duas fêmeas (USNM 138634), a pubescência aveludada do quarto par de patas ambulatórias estava restrita ao mero.

Uca (Uca) princeps apresenta uma das maiores distribuições conhecidas para as espécies de *Uca* do Pacífico oriental, ocorrendo desde o Golfo da Califórnia até o

Peru. No entanto, essa espécie apresenta variações no comportamento de coorte e morfotipos com relação a cor, com as populações do Panamá sendo diferentes das encontradas nas demais localidades. Crane (1975) afirma não ter observado diferenças morfológicas entre essas populações que justificassem a separação em subespécies. Uma descrição do comportamento de coorte das populações de *U. (Uca) princeps* e de ritmos circadianos é apresentado por Crane (1941; 1975) e Stillman & Barnwell (2004), respectivamente

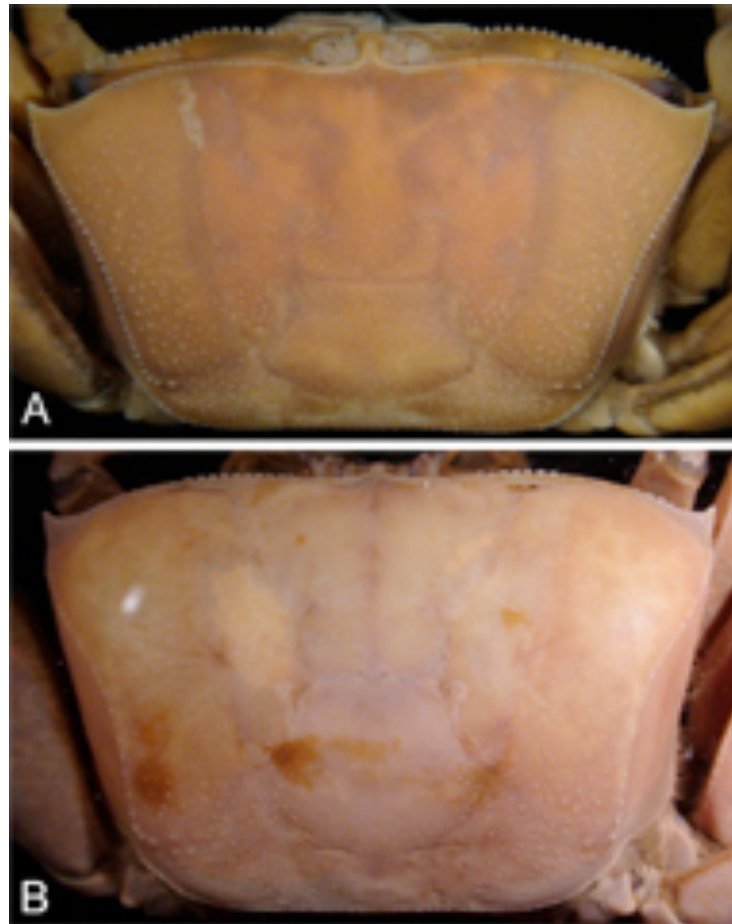


Figura 9. A. Superfície dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) princeps* (USNM 14826, 34 mm de LC). B. Superfície dorsal da carapaça da fêmea de *U. (Uca) monilifera* (USNM 67735, 41 mm de LC).

Uca (Uca) stylifera (H. Milne-Edwards, 1852)

Estampa XXXI

Gélasime platidactyle H. Milne Edwards, 1836: pl. 18, fig. 1a

Gelasimus styliferus H. Milne Edwards, 1852: 145, pl. 3, figs. 3, 3a; Smith, 1870: 118.

Gelasimus heterophtalmus Smith, 1870: 116, pl. 2, 3, figs. 1, 1b, 6, 6a; 1871: 147.

Gelasimus sp. Smith, 1870: 126, pl. 2, fig. 8.

Uca platydactylus var. *stylifera* Ortmann, 1897: 347.

Uca stylifera Rathbun, 1918: 383; Crane, 1941: 171; Holthuis, 1954a: 162; Crane, 1957; Bott, 1954: 159, pl. 15, fig. 3a-b; von Hagen, 1968: 433; Hendrickx, 1995: 143.

Gelasimus stylifera Bott, 1973.

Uca (Uca) stylifera Crane, 1975: 140, pl. 20A-D, fig. 29C, 65 E, 99; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Localidade-tipo: Equador, Guayaquil.

Material-tipo: Holótipo macho. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Material examinado: 19 machos e 8 fêmeas. **Nicarágua**: Corinto (USNM 138834, 4m, 1f); **Costa Rica**: Golfito (USNM 138835, 9m, 7f); Puenta Arenas (USNM 61592, 1m), (USNM 32325, 2m); **Panamá**: Balboa, La Boca (USNM 138836, 2m); **Equador**: Puerto Bolivar (USNM 138837, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte extremamente estreita. Cerda ocular sempre presente no pedúnculo ocular do lado do quelípodo maior, tão longa quanto o pedúnculo. Margens ântero e póstero-laterais mal definidas, quase ausentes, sendo esta última, marcada por granulações muito pequenas. Sobrancelhas completamente ausentes. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos largos na porção mediana e pequenos na margem interna e externa da órbita. Dedos do quelípodo menor delgados, com poucas cerdas na região distal. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior com uma crista baixa ao longo de todo o comprimento, terminando distalmente em um dente bem desenvolvido. Face externa da palma coberta por moderados tubérculos. Carena oblíqua da face interna da palma bem desenvolvida, com um tubérculo grande proximalmente, continuando ao longo da margem da

cavidade carpal, mas em um nível mais baixo. Pólex e dátilo moderadamente largos, achatados lateralmente, em contato na região distal. Margem proximal interna do pólex côncava, terminando em um dente grande. Face externa do pólex com uma linha de pequenos tubérculos imediatamente acima da margem ventral, desaparecendo antes da porção distal do pólex. Mero das patas ambulatórias largo; margem ventral armada com pequenas serrilhações. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada e tubérculos.

Fêmea: Margem dorsal da carapaça finamente granulada. Margens ântero e póstero-laterais mais desenvolvidas do que nos machos, sendo a primeira curta e a última marcada por pequenas granulações. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos de tamanho similar ao longo de toda a margem orbital. Mero das patas ambulatórias mais largo que nos machos, com as serrilhações da margem póstero-ventral mais desenvolvidas. Gonóporo desprovido de tubérculo.

Comentários: Uma das principais características dessa espécie é a presença de uma cerda no pendúnculo ocular do lado do quelípodo maior, similar à encontrada em espécies do gênero *Ocypode*, vindo justamente daí o epíteto *stylifera*, o qual é derivado do francês “stylet” (em inglês, “style”). Essa cerda é sempre maior do que o comprimento do pendúnculo ocular; apenas em um macho examinado, esta era menor que o pendúnculo. Crane (1975: 455) não achou evidências de que essa estrutura estivesse envolvida no comportamento de corte ou nas atividades de aceno (“waving display”), sugerindo que possa ter alguma função hormonal.

Chave de identificação para as espécies do subgênero *Minuca* do Pacífico Oriental

1. Fronte moderadamente estreita.....*U. (Minuca) umbratila*
 Fronte larga a muito larga.....2
- 2(1). Carena oblíqua da face interna da palma vestigial a ausente, ou limitada a porção proximal. Gonópore desprovido de tubérculo ou com tubérculo pequeno; 4º par de patas ambulatórias delgado [exceção: moderadamente largo em *U. (Minuca) argilicola*].....3
 Carena oblíqua da face interna da palma presente. Gonópore com tubérculo. 4º par de patas ambulatórias largo.....6
- 3(2). Órbitas oblíquas; margens ântero-laterais curtas.....4
 Órbitas retas; margens ântero-laterais longas e convexas.....5
- 4(3). Superfície dorsal da carapaça com escassa pubescência aveludada. Mero do 4º par de patas ambulatórias delgado.....*U. (Minuca) zacae*
 Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Mero do 4º par de patas ambulatórias largo.....*U. (Minuca) argilicola*
- 5(3). Densa pilosidade aveludada presente na superfície dorsal da carapaça e nas patas ambulatórias. Carena oblíqua da face interna da palma vestigial a ausente.....*U. (Minuca) ecuadoriensis*
 Margem dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada e apenas esparsa nas patas ambulatórias. Carena oblíqua da face interna da palma ausente na parte distal, mas muito alta na porção proximal.....*U. (Minuca) brevifrons*

6(2). Sobrancelhas largas, carapaça arqueada. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada.....*U. (Minuca) galapagensis*

Sobrancelhas levemente estreitas, carapaça pouco arqueada. Patas ambulatórias com pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e própodo.....*U. (Minuca) herradurens*

Diagnose para as espécies do subgênero *Minuca* do Pacífico Oriental

Uca (Minuca) argilicola Crane, 1941

Estampa XXXII

Uca argilicola Crane, 1941: 183, pl. I, II, figs. 3, 6; Garth, 1948: 61; Hendrickx, 1995: 142.

Uca (Celuca) argilicola Crane, 1975: 220, pl. 29A-D, figs. 68J, 101.

Uca (Minuca) argilicola Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 242.

Localidade-tipo: Costa Rica, Golfito, Golfo Dulce.

Material-tipo: Holótipo macho. Duas fêmeas (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 5 machos, 2 fêmeas. Holótipo (USNM 137401, 1m); Parátipo (USNM 137400, 2f); **México**: Sinaloa, Escuinapa (USNM 60231, 2jm, como *U. pugillator*); **Panamá**: San José, Rio Marina (AMNH 9673, 2m).

Diagnose – Macho: Fronte moderadamente larga. Órbitas oblíquas. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência. Margens ântero-laterais muito curtas, quase ausentes, sem formar ângulo agudo na transição para as margens pósterolaterais, as quais são convergentes. Sobrancelhas largas. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se maiores e mais separados em direção à margem orbital externa. Linhas de cerdas dispostas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias pósterolaterais longo. Dedos do quelípodo menor armados com moderadas serrilhações. Face externa da palma coberta por tubérculos moderados, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Pólex e dátilo mais curtos que a palma. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência. Mero dos 3 primeiros pares de patas ambulatórias largo, o do 4º par, delgado. Superfície anterior do carpo da primeira pata ambulatória

do lado do quelípodo maior com linha de pequenos tubérculos. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Mero das patas ambulatórias, incluído os do 4º par, largo. Gonópore desprovido de tubérculo, com a margem externa mais elevada que a interna.

Comentários: Na descrição da espécie, Crane (1941) afirma que as órbitas são fortemente oblíquas; entretanto, a órbita de *U. (Minuca) argilicola* não é tão oblíqua quanto as de *U. (Leptuca) pygmaea* e *U. (Minuca) zacaе*. Na presente diagnose, as órbitas foram consideradas oblíquas, e não fortemente oblíquas. *Uca (Minuca) argilicola* é uma espécie muito pequena, mas ainda maior do que *U. (Minuca) zacaе*.

Crane (1975: 217) classificou *U. (Minuca) argilicola* como um membro do subgênero *Celuca* (= *Leptuca*) devido às suas características morfológicas respaldarem sua presença nesse subgênero; apesar disso, a autora afirma que a espécie não parece ter relações com os demais membros de *Celuca* (= *Leptuca*). Entretanto, Levinton *et al.* (1996), após análises de DNA, sugerem a transferência de *U. (Minuca) argilicola* para o subgênero *Minuca*. Rosenberg (2001), estudando a filogenia com base em caracteres morfológicos, afirma que *U. (Minuca) argilicola* apresenta uma estranha relação, agrupando com as demais espécies do Indo-Pacífico, sendo difícil fazer uma afirmação sólida sobre a relações dessa espécie. No entanto, a presença dos dois pares de estrias póstero-laterais é considerado por Beinlich & von Hagen (2006) como principal carácter apomórfico do subgênero *Minuca*, confirmando a presença de *U. (Minuca) argilicola* entre as demais espécies desse subgênero.

Os espécimes do lote (USNM 60231) proveniente de Sinaloa, México, identificados como *U. pugilator* parecem ser *U. (Minuca) argilicola*. O quelípodo maior é muito semelhante ao desta última espécie, embora o quelípodo menor não seja serrilhado e as órbitas não sejam tão oblíquas quanto as do holótipo de *U. (Minuca) argilicola*. As patas ambulatórias estavam ausentes e o fato de se tratarem de juvenis não permitiu uma identificação segura. Além disso, não são conhecidos registros de *U. (Leptuca) pugilator* para o oceano Pacífico.

Não foi possível analisar um número maior de exemplares para que comparações com os tipos pudessem ser feitas. O lote do AMNH (AMNH 9673) apresentava uma quela de *U. (Leptuca) panamensis*.

Uca (Minuca) brevifrons (Stimpson, 1860)

Estampa XXXIII

Gelasimus brevifrons Stimpson, 1860: 292; Smith, 1870: 131; Lockington, 1877: 147.

Gelasimus vocator Nobili, 1897: 3.

Uca brevifrons var. *delicata* Maccagno, 1928: 51.

Uca brevifrons Rathbun, 1918: 395, pl. 139; Crane, 1941: 177 (em parte), pl. 7, figs 35; Garth, 1948: 60; Holthuis, 1954a: 162; 1954b: 41; Hendrickx, 1995: 142.

Minuca brevifrons Bott, 1973b.

Uca (Minuca) brevifrons Crane, 1975: 180, pl. 26A-D, figs, 24F-H, 30E, F, 32G-I, 34C, 35E, F, 36D, 37J, 45M-OO, 46I, 47C, D, 48C, D, 66H, 100.

Uca (Minuca) brevifrons Rosenberg, 2001, Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241

Localidade-tipo: México, Baja Califórnia, Cabo de San Lucas

Material-tipo: Holótipo fêmea. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.

Material examinado: 31 machos e 22 fêmeas. **México:** Puerto Angeles (USNM 138482, 1m); Tenicatila Bay (USNM 207834, 1m, 1f); **Costa Rica:** Negritos Island (USNM 138484, 11m, 13f); Uvita Bay (USNM 138485, 3m, 2f); Golfito (USNM 138486, 3f); Parida Island (USNM 138487 2m, 2f); **Panamá:** Marrangati (USNM 48277, 1m); Rio Calabre (USNM 43988, 4m); Pinas Bay, Pinas River (AMNH 10702, 8m, 1f).

Diagnose – Macho: Fronte muito larga. Órbitas retas. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência. Margens ântero-laterais fortemente convexas, tornando-se, indistintamente, as margens pósterio-laterais, as quais são mal definidas. Sobrancelhas estreitas e curtas, com margem inferior perlada. Crenulações suborbitais formada por tubérculos muito pequenos, quase ausentes na margem interna, tornando-se maiores e mais bem separados em direção à margem orbital externa, escondidas por numerosas cerdas. Par superior de estrias pósterio-laterais longo. Margem interna dos dedos do quelípodo menor serrilhadas. Margem superior

da palma achatada, face externa coberta por grandes tubérculos, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma muito alta no terço proximal, mas completamente ausente no terço distal. Carena de tubérculos ao longo da margem superior da cavidade carpal completamente ausente. Pólex e dátilo muito longos. Hiato do quelípodo maior muito largo e desprovido de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatorias delgados, com escassa pubescência aveludada na margem dorsal do carpo.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça com tubérculos moderados próximos às margens ântero-laterais. Sobrancelhas curtas e mais estreitas do que nos machos. Armaduras das patas ambulatorias mais fortes que nos machos, desprovidas de pubescência aveludada. Gonóporo com um pequeno tubérculo.

Comentários: Um macho examinado (USNM 207834) não apresentava a carena oblíqua da face interna da palma; apesar disso, os demais caracteres confirmam a identificação como *U. (Minuca) brevifrons*. Nos juvenis, a parte proximal da carena oblíqua da face interna da palma assim como a pubescência aveludada da margem dorsal do carpo estavam completamente ausentes.

Maccagno (1928) descreve uma variação, a qual ele chamou de *Uca brevifrons* var. *delicata*, a partir de espécimes originalmente referidos como *Gelasimus vocator* por Nobili (1897), com base na tuberculação da face externa da palma, as quais eram menos pronunciadas do que em *U. (Minuca) brevifrons*. Entretanto, Crane (1941), após analisar exemplares coletados em uma mesma localidade, percebeu que havia vários padrões de tuberculação na face externa da palma, com uma quantidade igual de animais com o padrão típico ou menos pronunciado de tuberculação, e ainda alguns com um padrão intermediário entre as duas formas, e afirma que essa diferença pode se dar devido à idade do animal ou a uma simples variação fenotípica, não podendo, então, a variação *delicata* ser considerada válida.

Uca (Minuca) ecuadoriensis Maccagno, 1928

Estampa XXXIV

Gelasimus vocator Nobili, 1901: 49.

Uca ecuadoriensis Maccagno, 1928: 49.

Uca mordax Rathbun, 1918: 391 (em parte); Crane, 1941: 176 (em parte).

Uca schmitti Crane, 1943a: 31, pl. 1, fig. 1, 2; Garth, 1968: 60.

Uca lanigera von Hagen, 1968: 421.

Minuca lanigera Bott, 1973b.

Uca (Minuca) vocator ecuadoriensis Crane, 1975: 166, pl. 23A-D. figs. 16, 66C, 99;
Hendrickx *et al.* 1983: 189; Hendrickx, 1984: 42, pl. V C-D.

Uca vocator ecuadoriensis Hendrickx, 1995: 143.

Uca (Minuca) ecuadoriensis Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.*
2008: 242.

Localidade-tipo: Equador, Esmeraldas

Material-tipo: Três machos jovens (Síntipos). Museo di Torino, Torino.

Material examinado: 121 machos, 23 fêmeas e 6 fêmeas ovígeras. **México:** Nayarit, San Blas (USNM 80451, 1m, holótipo de *U. schmitti*), (USNM 22306, 3m, parátipo de *U. schmitti*); Baja California Sur, Nopolo (USNM 228003, 1m); **Nicarágua:** San Juan del Sur (USNM 138845, 1m); **Costa Rica:** Golfito (USNM 138846, 2m); **Panamá:** Bahia Honda (USNM 138847, 5m, 1f); **Colômbia:** Buenaventura (USNM 138848, 1m), (USNM 138849, 2m, 2f), (USNM 138853, 1m), (USNM 138854, 2f); **Equador:** Puerto Bolivar (USNM 138850, 8m, 4f); Guayaquil, El Salado (USNM 138851, 96m), (USNM 138852, 14f, 6fov).

Diagnose – Macho: Fronte muito larga. Órbitas levemente oblíquas. Superfície dorsal da carapaça com pubescência aveludada preenchendo a depressão em forma de “H” e ao longo das margens ântero e póstero-laterais. Margens ântero-laterais longas e convexas. Margens póstero-laterais convergentes. Sobrancelhas moderadamente largas, fortemente inclinadas, com a margem inferior perlada. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos, diferindo pouco em tamanho em direção à margem orbital externa. Par superior de estrias póstero-

laterais muito longo e forte. Carpo do quelípodo maior com uma linha de moderados tubérculos na margem ântero-dorsal, que continuam para baixo ao longo da margem interna. Carena oblíqua da face interna da palma vestigial a ausente. Pólex e dátilo pouco mais longos que a palma, sendo o primeiro reto e o último oblíquo. Mero das patas ambulatórias moderadamente delgado, com pubescência aveludada na margem dorsal. Pubescência aveludada cobrindo quase toda a superfície do carpo e própodo.

Fêmea: Crenulações sub-orbitais quase ausentes na margem orbital interna, e com moderados tubérculos próximos à margem orbital externa. Linha de cerdas presente imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Patas ambulatórias com pubescência aveludada no mero, carpo e própodo como nos machos, mas mais escassa. Gonóporo com uma elevação anterior, mas pobremente desenvolvida.

Comentários: A carena oblíqua da face interna da palma estava completamente ausente em 20 machos examinados (USNM 138851, 20m) e era vestigial em 47 machos (USNM 138851, 44m; USNM 228003, 1m e USNM 138846, 2m) onde apenas de dois a quatro tubérculos estavam presentes na região proximal, junto da cavidade carpal. A pubescência aveludada das patas ambulatórias é muito variável, sendo mais conspícua nos machos. Em quase 50% dos machos analisados, este caráter estava presente no mero (USNM 138851, 46m), enquanto que em 48 espécimes (USNM 138851, 45m; USNM 228003, 1m; USNM 138846, 2m) o mero era desprovido de pubescência aveludada. Um macho não apresentava pubescência em nenhum artigo das patas ambulatórias (USNM 138851). Em alguns exemplares, a pubescência aveludada estava presente na margem ventral do própodo. Já nas fêmeas, a pubescência aveludada das patas ambulatórias é mais escassa do que nos machos. Em três fêmeas examinadas, sendo duas ovígeras (USNM 138852), a pubescência aveludada era abundante, incluindo o mero, a qual poderia estar presente também na margem ventral do própodo. Segundo Crane (1975: 166), a pubescência das patas ambulatórias é facilmente removida, e pode estar ausente em alguns exemplares devido à abrasão.

Crane (1975) considerou *U. (Minuca) ecuadoriensis* como subespécie de *U. (Minuca) vocator*. Estas espécies são bastante semelhantes, tendo sido formadas, provavelmente, pelo soerguimento do Istmo do Panamá. As diferenças morfológicas

e a distribuição geográfica das duas formas, permitem considerá-las espécies distintas.

Nos tipos de *Uca schmitti* [= *U. (Minuca) ecuadoriensis*] a carena oblíqua da face interna da palma é vestigial, com pequenos tubérculos na região proximal. Os demais caracteres, contudo, confirmam a sinonímia com *U. (Minuca) ecuadoriensis*.

Uca (Minuca) galapagensis Rathbun, 1902

Estampa XXXV

Gelasimus macrodactylus H. Milne-Edwards & Lucas, 1843: 27, pl. 11, figs. 3, 3a; Smith, 1870: 128.

Gelasimus annulipes Kingsley, 1880: 148 (em parte).

Uca macrodactyla Nobili, 1901: 49; Maccagno, 1928: 37; Porter, 1913: 316.

Uca galapagensis Rathbun, 1902b: 275, pl. 12, figs. 1, 2; 1918: 403, pl. 142; Crane, 1941: 176; von Hagen, 1968: 415.

Uca galapagensis galapagensis Bott, 1954: 166, pl. 16, figs. 8a, b.; Hendrickx, 1995: 142.

Uca macrodactyla macrodactyla Bott, 1954: 167 (em parte).

Planuca galapagensis Bott, 1973b.

Uca (Minuca) galapagensis galapagensis Crane, 1975: 183, pl. 26E-H, figs. 67 A, B, 100.

Uca (Minuca) galapagensis Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Equador, Arquipelago de Galápagos, Ilha Indefatigable.

Material-tipo: Seis machos (Síntipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 53 machos e 26 fêmeas. Síntipos (USNM 22319, 6m); **Equador**: Puerto Bolivar, mouth of Guayas River (USNM 138536, 19m, 14f); Guayaquil (USNM 138537, 16m, 10f); Galapagos Archipelago: Indefatigable Island (USNM 138538, 1m); James Island (USNM 57743, 3m, 1f), (USNM 138539, 1m); Eden Island (USNM 138540, 1m); South Seymour Island (USNM 57742, 1f); **Perú**: Carpon, Rio Zarumilla (USNM 40488 em parte, 5m), (USNM 40488 em parte, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas levemente oblíquas. Carapaca arqueada, com as regiões pobremente definidas, sem pubescência na superfície dorsal. Margens ântero-laterais levemente convexas, sem formar ângulo agudo na transição para as margens pósterio-laterais, as quais são convergentes. Sobrancelhas moderadamente largas. Crenulações sub-orbitais formada por tubérculos bem

definidos, aumentado pouco de tamanho em direção à margem orbital externa. Cerdas quase ausentes abaixo das crenulações. Par de estrias póstero-laterais longo e fraco. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações na porção distal. Carpo do quelípodo maior com pequenos tubérculos na margem ântero-lateral, e com 2-4 tubérculos na margem interna. Face externa da palma lisa, exceto por pequenos tubérculos na margem superior. Carena oblíqua da face interna da palma alta e formada por grandes tubérculos, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo mais longos que a palma, sendo o primeiro reto e o último fortemente curvado para baixo no terço distal. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatorias moderadamente largo. Mero do 4º par delgado. Patas ambulatorias desprovidas de pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Carapaça mais arqueada do que nos machos. Mero das patas ambulatorias largo, com as margens dorsal e ventral armadas com pequenas serrilhações. Gonóporo com um tubérculo pequeno.

Comentários: No material adicional examinado, o par superior de estrias póstero-laterais não era tão fraco quanto no holótipo. A pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior estava presente em cinco machos examinados (USNM 138536, 3m; USNM 57743, 2m). Nos juvenis, as órbitas são mais oblíquas do que nos adultos. Esta característica, aliada ao fato dos exemplares serem pequenos, pode fazer com que os juvenis de *U. (Minuca) galapagensis* sejam confundidos com *U. (Minuca) zaca*. A porção distal da carena oblíqua da face interna da palma pode ser pobremente definida em alguns exemplares. Em um macho examinado (USNM 138537) a porção distal era completamente ausente, lembrando a carena oblíqua de *U. (Minuca) brevifrons*.

H. Milne-Edwards & Luca (1843) descrevem a espécie *Gelasimus macrodactylus* com base em exemplares coletados, supostamente, em Valparaíso, Chile. Entretanto, Crane (1975: 186) afirma não ter encontrado os tipos dessa espécie quando da sua visita ao Muséum National d'Histoire Naturelle, em Paris, os quais haviam sido analisados por Rathbun (1918). Além disso, havia no museu várias caixas contendo exemplares em más condições, assinalados como "Types non-marqués", todos rotulados como "*Gelasimus macrodactylus* Edwards & Lucas" sendo um deles marcado com "M. d'Orbigny-Valparaiso". A localidade-tipo também foi questionada, uma vez que não existem citações de *U. macrodactylus* no Chile, à

exceção do registro feito por Porter (1913). Entretanto, o material mencionado por Porter (1913) está, aparentemente, perdido (Crane, 1975).

Com isso, von Hagen (1968) propõe à Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica que descarte o epíteto *macrodactylus*, uma vez que o material que se encontra em Paris, coletado em Valparaíso é, provavelmente, *Uca (Minuca) rapax* [embora registros de *U. (Minuca) rapax*, especialmente no Pacífico, sejam bastantes duvidosos] e adote o epíteto *galapagensis* como válido e não como sinônimo de *macrodactylus*. Crane (1975) concorda com von Hagen (1968) e afirma que essa atitude fez com que a espécie *U. macrodactylus* passasse a ser referida como *U. galapagensis*, uma espécie bem descrita e representada por tipos em boas condições.

Uca (Minuca) herradurens Bott, 1954

Estampa XXXVI

Uca macrodactylus Rathbun, 1918: 404 (em parte), pl. 143; Crane, 1941: 178.

Uca galapagensis herradurens Bott, 1954: 166, pl. 16, figs. 91, b; Barnwell, 1968: 221-222.

Uca macrodactyla macrodactyla Bott, 1954: 167 (em parte).

Uca macrodactyla glabromana Bott, 1954: 168 (em parte), pl. 16, figs. 10a, b.

Uca herradurens von Hagen, 1968: 417.

Minuca herradurens Bott, 1973b.

Uca (Minuca) galapagensis herradurens Crane, 1975: 186.

Uca galapagensis herradurens Hendrickx, 1995: 142.

Uca (Minuca) heradurens Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: El Salvador, La Herradura.

Material-tipo: Holótipo macho. Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt.

Material examinado: 112 machos, 22 fêmeas e 1 fêmea ovígera fêmeas. **Nicarágua:** Corinto (USNM 138541, 12m, 1f); **Costa Rica:** Puntarenas, Mata Lion (USNM 123790, 10m, 4f); mouth of Rio Jesus Maria (USNM 32320, 1m, 1f); **Panamá:** Viejo, mouth of Rio Abajo (USNM 138542, 89m), (USNM 138543, 16f, 1fov).

Diagnose – Macho: Fronte larga. Órbitas levemente oblíquas. Depressão em forma de “H” da superfície dorsal da carapaça preenchida com pubescência aveludada. Margens ântero-laterais convexas, sem formar ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelha moderadamente larga, perlada nas margens superior e inferior. Crenulações sub-orbitais formada por tubérculos bem definidos, aumentando de tamanho em direção à margem orbital externa. Linha de cerdas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor armados com pequenas serrilhações na porção distal. Carpo do quelípodo maior com uma linha de tubérculos agudos na margem ântero-dorsal, continuando ao longo da margem interna. Face externa da palma com tubérculos moderados na margem superior e na

região mediana, tornando-se ausentes em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma alta e marcada por grandes tubérculos, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo um pouco mais longos que a palma. Terço distal do dátilo fortemente curvado para baixo, ultrapassando o pólex. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Três primeiros pares de patas com pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e própodo. Mero do 2º e 3º pares moderadamente largo; mero do 4º par delgado. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça com pequenos tubérculos próximos às margens ântero e póstero-laterais. Mero das patas ambulatórias muito largo. Pubescência aveludada presente na margem dorsal do carpo e própodo, e na superfície posterior do própodo dos 3 primeiros pares de patas. Gonóporo com um pequeno tubérculo.

Comentários: No juvenis, as patas ambulatórias e a depressão em forma de “H” da superfície dorsal da carapaça são desprovidas de pubescência aveludada, e as órbitas são mais oblíquas do que nos adultos, o que faz com que juvenis de *U. (Minuca) herradurens* e *U. (Minuca) galapagensis* sejam difíceis de diferenciar. Além do mais, confusão com juvenis de *U. (Minuca) zaca* também pode ocorrer. Nos adultos, a carena da margem da cavidade carpal na face interna da palma estava ausente em alguns exemplares examinados.

Bott (1954) descreve *Uca macrodactyla glabromana* com base em um macho coletado em El Salvador. Entretanto, von Hagen (1968) e Crane (1975), após examinarem o material concluem que se trata de um juvenil de *U. (Minuca) herradurens*. Ademais, os parátipos incluem espécimes de *U. (Minuca) zaca*. Provavelmente, essa confusão se deu devido à ausência de alguns caracteres nos juvenis, como os listados acima.

Uca (Minuca) umbratila Crane, 1941

Estampa XXXVII

Uca umbratila Crane, 1941: 181, pl. 7, fig. 34

Uca thayeri thayeri Bott, 1954: 163, pl. 15, figs. 5a, b.

Uca thayeri zilchi Bott, 1954: 164, pl. 15, figs. 6a, b.

Planuca zilchi Bott, 1973b.

Uca (Boboruca) thayeri umbratila Crane, 1975: 113, pl. 17A-D fig. 73B, 99.

Uca thayeri umbratila Abele & Kim, 1989: 40; Hendrickx, 1995: 143.

Uca (Minuca) umbratila Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Costa Rica, Golfo de Nicoya, Puntarenas.

Material-tipo: Holótipo macho. Uma fêmea (Parátipo). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 27 machos e 12 fêmeas. Holótipo (USNM 138132, 1m); Parátipo (USNM 138133, 1f); **Costa Rica**: Golfo de Dulce, Golfito (USNM 138135, 3m, 5f); Ballenas Bay (USNM 138136, 1m); **Panamá**: Rio Abajo, Panama Viejo (USNM 138137, 2m); Balboa, La Boca (USNM 138134, 19m, 7f);

Diagnose – Macho: Fronte estreita. Órbitas retas. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Margens ântero-laterais curtas, retas, fortes e perladas, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral a qual também é forte e perlada. Sobrancelha moderadamente estreita. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos, diferindo pouco em tamanho. Linha de cerdas imediatamente acima e abaixo das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo e forte. Carpo do tubérculo maior com uma linha de tubérculos na margem dorsal e um tubérculo grande na margem interna. Carena oblíqua da face interna da palma bem desenvolvida. Pólex e dátilo mais longos que a palma, o primeiro reto e o ultimo oblíquo, fortemente curvado para baixo no terço distal. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatórias muito largo. Margem dorsal e superfície posterior do mero, carpo

e própodo cobertos por pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Porção externa posterior do gonóporo levemente aumentada, mas não o suficiente para ser considerado um tubérculo.

Comentários: Nos juvenis, a superfície dorsal da carapaça é densamente coberta por pubescência aveludada, as crenulações sub-orbitais são ocultadas pela presença de pubescência e cerdas, e a pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior está presente. O quelípodo menor está ausente no holótipo, mas o exame do material adicional revelou que os dedos são armados com serrilhações muito pequenas no terço distal, e o hiato é muito estreito.

Uca (Minuca) umbratila, assim como sua espécie-irmã do Atlântico *U. (Minuca) thayeri* possui a fronte estreita quando comparadas as demais *Minuca*, porém, não tão estreitas quanto às dos representantes do subgênero *Uca* s. str. Bott (1973) coloca *Uca zilchi* Bott, 1954 [= *U. (Minuca) umbratila*] e *U. (Minuca) thayeri*, juntamente com mais cinco espécies no gênero *Planuca*. Crane (1975), propõe o subgênero *Boboruca* para abrigar as duas formas, no que é seguida por vários autores subsequentes. Entretanto, von Hagen (1987) afirma que *U. (Minuca) umbratila* e *U. (Minuca) thayeri* devem ser tratadas como membros do subgênero *Minuca*, argumentação que é confirmada pelas análises moleculares em Levinton *et al.* (1996) e morfológicas por Rosenberg (2001) e Beinlich & von Hagen (2006) uma vez que as mesmas agrupam entre as demais espécies de *Minuca*. Por outro lado, se as espécies forem mantidas em um subgênero próprio, o mesmo teria que ser designado como *Planuca* seguindo a nomenclatura proposta por Bott (1973b).

Crane (1975) considerava *U. (Minuca) umbratila* subespécie de *U. (Minuca) thayeri*, mas várias diferenças morfológicas entre estas duas espécies, dentre as quais a ausência da pubescência aveludada na superfície dorsal da carapaça em *U. (Minuca) umbratila*, garantem com que sejam consideradas espécies distintas. Outras características diagnósticas para diferenciação entre *U. (Minuca) umbratila* e *U. (Minuca) thayeri* podem ser encontradas em Crane (1941: 183) e Crane (1975: 113-114).

Uca (Minuca) zacaе Crane, 1941

Estampa XXXVIII

Uca zacaе Crane, 1941: 175, pl. 2, fig. 5; Holthuis, 1954b: 41; Barnwell, 1968; Hendrickx, 1995: 143.

Uca macrodactyla glabromana Bott, 1954: 168 (em parte).

Uca (Minuca) zacaе Crane, 1975: 206, pl. 28A-D, figs. 68F, 100; Hendrickx *et al.* 1983: 189; Hendrickx, 1979: 200; 1984: 42, pl. IV E-F, fig. 7D; Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Costa Rica, Golfito, Golfo Dulce

Material-tipo: Holótipo macho. 15 machos e 12 fêmeas (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 27 machos e 14 fêmeas. Holótipo (USNM 137426, 1m); Parátipo (USNM 137427, 15m, 12f); **Nicarágua**: Corinto (USNM 79408, 2m, 2f); San Juan del Sur (USNM 138871, 2m); **Costa Rica**: Puntarenas, Quebrada, Salina (USNM 122237, 6m); Golfito (USNM 138872, 1m).

Diagnose – Macho: Fronte moderadamente larga. Órbitas oblíquas. Manchas esparças de pubescência aveludada presente na superfície dorsal da carapaça, especialmente na região branquial e na depressão em forma de “H”. Margens ântero-laterais curtas, não formando um ângulo agudo na transição para as póstero-laterais. Crenulações sub-orbitais quase ausentes na margem interna, tornando-se mais desenvolvidas em direção à margem orbital externa. Linha de cerdas presente imediatamente abaixo e acima das crenulações sub-orbitais. Par superior de estrias póstero-laterais longo. Face externa da palma lisa, exceto pela presença de grandes tubérculos na margem superior. Depressão rasa, em forma de triângulo e preenchida com pubescência aveludada presente na face externa da palma, junto à base do pólex. Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Pólex e dátilo tão longos quanto a palma. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatorias delgado. Escassa pubescência aveludada

presente na margem dorsal do carpo e própodo. Terceiro ao sexto somito abdominais parcialmente fusionados.

Fêmea: Pubescência aveludada da superfície dorsal da carapaça restrita a depressão em forma de “H”. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Segmentos abdominais não fusionados. Gonóporo elevado, margem interna elevada, mas sem tubérculo.

Comentários: Nos parátipos, tubérculos moderados estão presentes na margem superior da face externa da palma. Ao contrário do holótipo, todos os parátipos e o material adicional apresentavam pubescência aveludada no hiato do quelípodo maior, assim como a pubescência da superfície dorsal da carapaça, a qual era escassa, mas evidente. Crane (1975: 206) afirma que as patas ambulatórias são desprovidas de pubescência, podendo ocorrer apenas algumas manchas na margem dorsal do carpo e própodo, as quais são frágeis e, talvez, variáveis. Entretanto, todos os machos examinados na presente contribuição apresentavam pubescência aveludada nas patas ambulatórias.

Chave de identificação para as espécies do subgênero *Leptuca* do Pacífico Oriental

1. Crenulações sub-orbitais quase ausentes a ausentes.....2
Crenulações sub-orbitais presentes.....3
- 2(1). Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Pubescência aveludada presente no carpo e própodo das patas ambulatórias nos machos e no própodo nas fêmeas. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada.....*U. (Leptuca) batuenta*
Superfície dorsal da carapaça com 8 manchas de pubescência aveludada. Carpo e própodo das patas ambulatórias desprovidos de pubescência aveludada. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada abundante.....*U. (Leptuca) inaequalis*
- 3(1). Pólex e dátilo do quelípodo menor cobertos por cerdas longas e abundantes na porção final.....*U. (Leptuca) panamensis*
Pólex e dátilo do quelípodo menor desprovidos de cerdas longas e abundantes na porção final.....4
- 4(3). Órbitas de moderadas a extremamente oblíquas.....5
Órbitas retas ou quase retas.....9
- 5(4). Órbitas extremamente oblíquas. Margens ântero-laterais muito curtas, quase ausentes.....*U. (Leptuca) pygmaea*
Órbitas moderadamente oblíquas. Margens ântero-laterais curtas, porém bem definidas.....6
- 6(5). Mero das patas ambulatórias notadamente delgado...*U. (Leptuca) tenuipedis*
Mero das patas ambulatórias de moderado a muito largo.....7

- 7(6). Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Mero, carpo e própodo do 3º par de patas ambulatórias das fêmeas com pubescência aveludada abundante.....*U. (Leptuca) helleri*
- Superfície dorsal da carapaça e do 3º par de patas ambulatórias desprovidos de pubescência aveludada.....8
- 8(7). Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos na superfície anterior. Mero das patas ambulatórias muito largo, com a margem dorsal do 2º e 4º pares fortemente convexa. Pólex do quelípodo maior um pouco mais longo que a palma.....*U. (Leptuca) tomentosa*
- Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com uma longa linha de tubérculos na superfície anterior. Mero das patas ambulatórias moderadamente largo, com a margem dorsal moderadamente convexa. Pólex do quelípodo maior mais curto que a palma.....*U. (Leptuca) tallanica*
- 9(4). Carapaça semi-cilíndrica.....10
- Carapaça fortemente arqueada ou não, porém não semi-cilíndrica.....17
- 10(9). Carena oblíqua da face interna da palma do quelípodo maior ausente. Superfície dorsal da carapaça das fêmeas finamente granulada.....*U. (Leptuca) latimanus*
- Carena oblíqua da face interna da palma do quelípodo maior presente. Superfície dorsal da carapaça das fêmeas desprovida de finas granulações [exceção: fêmeas de *U. (Leptuca) deichmani* e *U. (Leptuca) musica* com pequenos tubérculos ao longo das margens ântero e póstero-laterais].....11

- 11(10). Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada abundante. Dedos do quelípodo menor fortemente serrilhados.....12
- Pubescência do hiato do quelípodo maior ausente, se presente, não é abundante. Dedos do quelípodo menor não serrilhados.....13
- 12(11). Carpo e própodo da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com tubérculos na superfície anterior. Superfície posterior da carapaça das fêmeas desprovida de pubescência aveludada.....*U. (Leptuca) beebei*
- Carpo da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com tubérculos na superfície anterior. Superfície posterior da carapaça das fêmeas com pubescência aveludada.....*U. (Leptuca) stenodactylus*
- 13(11). Margens póstero-laterais curtas, tornando-se de obsoletas à ausentes em direção à região posterior da carapaça.....*U. (Leptuca) dorotheae*
- Margens póstero-laterais bem definidas.....14
- 14(13). Patas ambulatórias com pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e própodo. Dedos do quelípodo menor ds fêmeas armados com serrilhações moderadas*U. (Leptuca) saltitanta*
- Patras ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada na margem dorsal do carpo e própodo. Dedos do quelípodo menor das fêmeas não serrilhados.....15
- 15(14). Sobrancelhas curtas, menores que o diâmetro do pendúnculo ocular adjacente. Margem sub-orbital sinuosa, com crenulações formadas por tubérculos bem desenvolvidos.....*U. (Leptuca) deichmani*
- Sobrancelhas largas, igual ao diâmetro do pendúnculo ocular adjacente. Margem sub-orbital reta, com crenulações formadas por tubérculos moderados.....16

- 16(15). Face externa da palma coberta por tubérculos medianos. Superfície anterior do mero e do carpo da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com tubérculos numerosos, principalmente no carpo. Dedos do quelípodo menor fortemente arqueados em ambos os sexos, formando um hiato largo.....*U. (Leptuca) musica*

Face externa da palma coberta por tubérculos pequenos. Superfície anterior do mero e do carpo da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo menor com tubérculos menos numerosos, sendo esparços nos carpo. Dedos do quelípodo menor levemente arqueados em ambos os sexos, formando um hiato estreito.....*U. (Leptuca) terpsichores*

- 17(9). Pólex e dátilo do quelípodo maior extremamente longos. Pubescência aveludada presente na superfície posterior do mero, carpo e própodo do 3º e 4º pares de patas ambulatórias das fêmeas.....*U. (Leptuca) festae*

Pólex e dátilo do quelípodo maior longos, mas não extremamente. Patas ambulatórias das fêmeas desprovidas de pubescência aveludada.....18

- 18(17). Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatórias delgado, com as margens dorsal e ventral retas em ambos os sexos.....*U. (Leptuca) limicola*

Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatórias largo, com as margens dorsal e ventral convexas em ambos os sexos.....19

- 19(18). Superfície dorsal da carapaça, nos machos, com pubescência aveludada. Estria póstero-lateral longa em ambos os sexos.....*U. (Leptuca) oerstedii*

Superfície dorsal da carapaça, nos machos, desprovida de pubescência aveludada. Estria póstero-lateral fraca em ambos os sexos.....20

- 20(19). Margem dorsal da palma do quelípodo maior moderadamente achatada. Margens póstero-laterais da carapaça das fêmeas desprovidas de um par de manchas de pubescência aveludada.....*U. (Leptuca) crenulata*

Margem dorsal da palma do quelípodo maior fortemente achatada. Margens póstero-laterais da carapaça das fêmeas com um par de grandes manchas de pubescência aveludada.....*U. (Leptuca) coloradensis*

Diagnose para as espécies do subgênero *Leptuca* do Pacífico Oriental

Uca (Leptuca) batuenta Crane, 1941

Estampa XXXIX

Uca batuenta Crane, 1941: 187, pl. 6, figs. 4n, 5, 8, 26; von Hagen, 1968: 411; Hendrickx, 1995: 142.

Uca saltitanta batuenta Bott, 1954: 178.

Uca (Celuca) batuenta Crane, 1975: 244, pl. 32E-H, figs. 70A, 93, 101.

Uca (Leptuca) batuenta Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Canal Zone (= “Panamá”), Balboa, La Boca.

Material-tipo: Holótipo macho. Três fêmeas ovígeras (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 11 machos e 3 fêmeas ovígeras. Holótipo (USNM 137405, 1m); Parátipo (USNM 137406, 3m); **Costa Rica**: Puntarenas (USNM 137404, 4m, 2fov), (USNM 79399, 3m, 1fov).

Diagnose – Macho: Carapaça praticamente semi-cilíndrica. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Fronte moderadamente larga. Órbitas levemente oblíquas. Margens ântero-laterais curtas, retas, sem formar ângulo agudo na transição para às margens póstero-laterais. Sobrancelhas curtas. Crenulações sub-orbitais quase ausentes, formadas por tubérculos obsoletos na margem interna e fusionados na margem orbital externa, formando uma longa crista. Linha de cerdas imediatamente acima da margem orbital. Único par de estrias póstero-laterais curto. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações no terço distal. Carena oblíqua da face interna da palma formada por tubérculos grandes na porção proximal, mas quase ausentes na porção distal. Pólex mais longo que a palma, delgado, com a margem proximal superior côncava, formando um dente triangular na porção distal. Dáctio mais longo que a palma, oblíquo, fortemente curvado para baixo no terço distal. Hiato do quelípodo maior desprovido de

pubescência aveludada. Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatórias moderadamente largos. Carpo e própodo dos 3 primeiros pares de patas com pubescência aveludada na margem dorsal. Tubérculos da superfície anterior da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior ausentes. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Crenulações sub-orbitais mais bem desenvolvidas do que nos machos. Primeiro e segundo pares de patas ambulatórias com pubescência aveludada na margem dorsal do carpo.

Comentários: As crenulações sub-orbitais dos parátipos (USNM 137406; USNMM 137404) são mais bem desenvolvidas do que no holótipo, com pequenos tubérculos na margem interna, que aumentam de tamanho em direção à margem orbital externa, sem formar uma crista alongada como no holótipo. Entretanto, quando as crenulações sub-orbitais dos parátipos e das fêmeas são comparadas com as dos demais membros do subgênero *Leptuca* do Pacífico, as mesmas são pobremente desenvolvidas, quase ausentes.

Os machos de *U. (Leptuca) batuenta* podem ser diferenciados dos demais machos do subgênero *Leptuca* pela forma do pólex do quelípodo maior, que apresenta a porção distal triangular. Crane (1975: 245) afirma que os juvenis de *U. (Leptuca) batuenta* podem ser facilmente confundidos com adultos de *U. (Leptuca) tenuipedes*. Estas espécies podem ser separadas pela presença da carena oblíqua na face interna da palma do quelípodo maior, ausente em *U. (Leptuca) tenuipedes* e presente em *U. (Leptuca) batuenta*, mesmo quando a quela ainda é muito pequena. Além do mais, o mero das patas ambulatórias é mais largo nesta última espécie do que na primeira.

Uca (Leptuca) beebei Crane, 1941

Estampa XL

Uca stenodactylus H. Milne-Edwards & Lucas, 1843; Rathbun, 1918: 417 (em parte): pl. 152, 153, fig. 3.

Uca beebei Crane, 1941: 192, pl. 4, 5, 6, figs. 16, 20, 27; Crane, 1944; Holthuis, 1954b: 41; von Hagen, 1968: 432; Hendrickx, 1995: 142.

Uca stenodactyla beebei – Bott, 1954: 175, pl. 17, figs. 17, 17a.

Leptuca beebei Bott, 1973b.

Uca (Celuca) beebei Crane, 1975: 278, pl. 37E-H, 50B, figs. 40C, D, 49C, D, 71A, 93, 101.

Uca (Leptuca) beebei Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Canal Zone (= “Panama”), Balboa, La Boca.

Material-tipo: Holótipo macho. Onze machos, três fêmeas e quatro fêmeas ovígeras (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 83 machos, 37 fêmeas (5 ovígeras) e 2 juvenis. Holótipo (USNM 137423, 1m); Parátipos (USNM 137414, 9m, 3f, 4fov); Topótipo (USNM 79400, 2m, 2f); **Nicarágua**: Corinto (USNM 138476, 2m); **Costa Rica**: Puntarenas (USNM 138477, 2m, 1f, 1fov), (USNM 46263, 1m), (USNM 32322, 3m, como *U. stenodactylus*); Boca del Río Jesús María (USNM 32321, 1m, como *U. stenodactylus*); **Panamá**: Bahía Honda (USNM 138478, 1m), Balboa, La Boca (USNM 138474, 31m, 16f, 2j); Panama City, Bellavista (USNM 138475, 16m, 6f); **Equador**: Puerto Bolívar (USNM 138840, 7m, 1f).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Fronte moderadamente larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais sinuosas, sem formar ângulo agudo na transição para as margens pósterio-laterais. Sobrancelhas largas. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, aumentando de tamanho e tornando-se mais separadas em direção à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor

com pequenas serrilhações (ver comentários). Margem superior da palma do quelípodo maior com tubérculos achatados, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma alta, formada por tubérculos grandes. Pólex e dátilo levemente oblíquos, mais longos que a palma. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada abundante. Mero das patas ambulatórias moderadamente largo. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com uma linha de tubérculos na superfície anterior do mero, carpo e própodo. Do 3º ao 6º somitos abdominais parcialmente fusionados

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça finamente granulada. Dedos do quelípodo menor armados com serrilhações bem desenvolvidas. Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatórias levemente mais largo do que nos machos e com margem póstero-ventral serrilhada.

Comentários: As serrilhações da margem interna dos dedos do quelípodo menor nos parátipos e nos 74 machos examinados eram bem desenvolvidas. Na descrição original da espécie e na apresentada na monografia de 1975, Crane afirma que “although rarely (including in Holotype) the serrations are low and appear worn” (Crane, 1941: 192; Crane, 1975: 279). Como a atual diagnose foi feita baseada no holótipo, esse caráter é citado como se apresenta no exemplar; na chave de identificação proposta, a presença de serrilhações fortes na margem interna dos dedos do quelípodo menor é citada como um caráter diagnóstico. Crane (1975: 628), também cita esse caráter em sua chave de identificação.

A carena oblíqua da face interna da palma estava ausente em alguns machos examinados. Por outro lado, a abundante pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior estava presente em todos os machos.

Crane (1975: 270) afirma que, inquestionavelmente, *U. (Leptuca) beebei* é intimamente relacionada com *U. (Leptuca) stenodactyla*. Rosenberg (2001) também encontra uma relação muito próxima entre as duas espécies. As duas formas podem ser distinguidas pelo padrão de tuberculação da primeira pata do lado do quelípodo maior, nos machos, e pela ausência de pubescência aveludada na superfície dorsal da carapaça nas fêmeas. Outras características diagnósticas entre essas duas espécies podem ser encontradas em Crane (1975: 283).

Uca (Leptuca) coloradensis (Rathbun, 1893)

Estampa XLI

Gelasimus coloradensis Rathbun, 1893: 246.

Uca coloradensis Rathbun, 1900a: 586; 1918: 210, pl. 147.

Uca (Celuca) crenulata coloradensis – Crane 1975: 234, pl. 30I (em parte).

Leptuca coloradensis Bott, 1973b.

Uca crenulata coloradensis Hendrickx, 1995: 142.

Uca (Leptuca) coloradensis Rosenberg, 2001, Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Mexico, Golfo da Califórnia, Sonora, próximo à barra do Rio Colorado, Horseshoe Bend.

Material-tipo: Holótipo macho. National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 33 machos e 13 fêmeas. Holótipo (USNM 17459, 1m); **México**: Gulf of California, Sonora, Colorado River (USNM 18292, 32m, 13f).

Diagnose – Macho: Carapaça pouco arqueada. Superfície dorsal desprovida de pubescência aveludada. Fronte larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais longas, retas, divergentes, formando um ângulo moderadamente agudo na transição para a margem pósterio-lateral. Sobrancelhas moderadamente largas. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos moderados, bem separados ao longo de toda a margem, aumentando pouco de tamanho em direção à margem orbital externa. Estria pósterio-lateral fraca. Dedos do quelípodo menor armados com serrilhações agudas, formando um hiato estreito. Margem superior da palma do quelípodo maior fortemente achatada, coberta por tubérculos que se estendem para à face externa e diminuem de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma alta, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo longos, o primeiro reto e o último oblíquo, curvado para baixo no terço distal, ultrapassando o pólex. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada, com o mero do 2º e 3º pares

largo. Carpo do primeiro par de patas ambulatórias com uma linha longitudinal de pequenos tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmeas: Pubescência aveludada na superfície dorsal da carapaça formando um grande par de manchas. Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatórias mais largos do que nos machos, com margem ventral serrilhada.

Comentários: Em alguns exemplares examinados, o pólex e o dátilo do quelípodo maior eram muito mais longos que a palma. Em 13 machos que apresentavam o quelípodo maior, apenas em cinco a pubescência do hiato estava presente, entretanto a margem dorsal do pólex era fortemente achatada, como no holótipo. Todas as fêmeas apresentavam o par de manchas pubescentes na superfície dorsal da carapaça.

Uca (Leptuca) crenulata (Lockington, 1877)

Estampa XLII

Gelasimus crenulatus Lockington, 1877: 149.

Gelasimus gracilis Rathbun, 1893: 244.

Uca gracilis Rathbun, 1898b: 603; 1900: 586.

Uca crenulata Rathbun, 1918: 409, pl. 146; Maccagno, 1928: 43; Crane, 1941: 198.

Uca (Celuca) crenulata Crane, 1975: 232, pl. 30E-H, I (em parte), figs. 70D, G, 101

Uca (Leptuca) crenulata crenulata Hendrickx *et al.* 1983: 189; Hendrickx, 1984: 42, pl. IV E-F, fig. 7B.

Uca (Leptuca) crenulata Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: México, Lower California, Baía de Todos os Santos.

Material-tipo: não existente. Um macho rotulado como "tipo" encontra-se depositado na Universidade de Torino (Crane, 1975).

Material examinado: 342 machos, 35 fêmeas (4 ovígeras). **Estados Unidos:** California: Newport Beach (USNM 138513, 2m), (USNM 89489, 2m, 1f, 2fov); San Diego (USNM 68327, 1m, 1f), (USNM 17504, 5m); San Diego, Mission Bay (USNM 207834, 20m, 3f); **México:** Baja California, San Filipe (USNM 207834, 167m, 42f, 2fov).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada. Fronte larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais longas, retas, divergentes, formando um ângulo moderadamente agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelhas moderadamente estreitas. Crenulações sub-orbitais formadas por moderados tubérculos, diferindo pouco em tamanho. Dois pares de estrias póstero-laterais, mas o par superior é mal definido e o inferior é forte. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações; hiato estreito. Margem superior da palma do quelípodo maior achatada, coberta por tubérculos moderados, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma formada por tubérculos de tamanho

moderado, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex tão longo quanto a palma. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo, curvado para baixo no terço distal. Pubescência do hiato do quelípodo maior presente ou ausente. Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatorias moderadamente largos. Patas ambulatorias desprovidas de pubescência aveludada. Carpo da primeira pata ambulatoria do lado do quelípodo maior, menor, ou em ambos os lados com uma linha longitudinal de pequenos tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Crenulações suborbitais mais fortes do que nos machos, sendo mais escavadas. Mero das patas ambulatorias mais largos do que nos machos, com a margem ventral serrilhada.

Comentários: Um lote depositado no USNM continha uma grande quantidade de espécimes (USNM 207834) originalmente identificados como *U. (Leptuca) coloradensis*. Entretanto, todas as fêmeas apresentavam a carapaça desprovida de pubescência aveludada na região posterior e, dos 187 machos, apenas 15 apresentavam pubescência aveludada no hiato do quelípodo maior. Com isso, os exemplares desse lote foram identificados como *U. (Leptuca) crenulata*.

Uca (Leptuca) crenulata é bastante similar a *U. (Leptuca) coloradensis*, tendo Crane (1975) tratado esta última espécie como subespécie de *Uca (Leptuca) crenulata*. Distinções seguras entre as mesmas só podem ser feitas após o exame de uma certa quantidade de espécimes. Uma lista de caracteres morfológicos úteis na distinção entre estas duas espécies pode ser encontrada em Crane (1975: 234).

Esta espécie é a única do gênero *Uca* reportada para a costa oeste dos Estados Unidos; entretanto, estes registros foram feitos no início do século passado, não sendo conhecidas citações recentes para a região.

Uca (Leptuca) deichmanni Rathbun, 1935

Estampa XLIII, Figura 10

Uca deichmanni Rathbun, 1935: 51; Crane, 1941: 199, pl. 4, 5, 6, figs. 4u, 18, 23, 30.

Planuca deichmani Bott, 1973b.

Uca (Celuca) deichmanni Crane, 1975: 311, pl. 42A-D, figs. 69A, 93, 101.

Uca deichmanni Hendrickx, 1995: 142.

Uca (Leptuca) deichmanni Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Panamá, Shore of Panama.

Material-tipo: Holótipo macho. National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 46 machos, 20 fêmeas (1 ovígera). Holótipo (USNM 70832, 1m); **Costa Rica**: Port Parker (USNM 138521, 10m, 6f); Piedra Blanca (USNM 138522, 1m); Uvita Bay (USNM 138523, 7m, 5f); Golfito (USNM 138524, 10m); **Panamá**: Bahia Honda (USNM 138525, 1m); Panama City (USNM 138526, 6m, 7f); Panama City, Bellavista (USNM 1385267 6m, 7f), Panama City, Panama Viejo (USNM 138528, 2m, 1f, 1fov), (USNM 138529, 2m); Balboa, La Boca (USNM 130530, 5m).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Órbitas levemente oblíquas. Margens ântero-laterais longas, levemente côncavas, sem formar ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelha muito estreita. Margem sub-orbital sinuosa. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos pequenos na margem interna, tornando-se maiores e mais separados em direção à margem orbital externa. Face externa da palma do quelípodo maior coberta por pequenos tubérculos. Carena oblíqua da face interna da palma alta nos dois terços proximais, formada por tubérculos mal definidos. Pólex e dátilo mais longos que a palma. Pólex com margem ventral levemente convexa. Dátilo com um dente moderado na região proximal. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatorias delgado. Patas ambulatorias desprovidas de pubescência aveludada. Mero do segundo e terceiro pares de patas com margem dorsal

levemente convexa e primeiro e quarto pares com margem dorsal retas. Carpo da primeira pata do lado do quelípodo maior com pequenos tubérculos na superfície anterior. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmeas: Superfície dorsal da carapaça com pequenos a moderados tubérculos, especialmente ao longo das margens ântero e póstero-laterais. Mero das patas ambulatórias delgados como nos machos, mas a margem póstero-ventral é serrilhada.

Comentários: O holótipo estava desprovido do quelípodo menor. A análise do material adicional revelou que os dedos não são serrilhados, e o hiato é largo. As granulações da superfície dorsal da carapaça das fêmeas são formadas por pequenos a moderados tubérculos, distribuídos ao longo das margens ântero e póstero-laterais, e diferem de *U. (Leptuca) latimanus* onde as granulações são formadas por tubérculos muito pequenos, distribuídos ao longo da margem anterior da carapaça [ver comentários de *U. (Leptuca) latimanus*].

Com relação a fusão dos segmentos abdominais, Rathbun (1935: 51) não menciona as características do abdome na curta descrição apresentada, embora afirme que a espécie é "near *U. stenodactylus*" [= *U. (Leptuca) stenodactyla*], que apresenta os segmentos abdominais parcialmente fusionados. Crane (1975: 312) afirma que do terceiro ao sexto somitos abdominais são fusionados. Entretanto, tanto no holótipo, como nos demais exemplares examinados, os segmentos abdominais eram livres (Figura 10).



Figura 10. Abdome do holótipo de *U. (Leptuca) deichmanni* com os segmentos abdominais não fusionados (USNM 70832, 12 mm de LC).

Uca (Leptuca) dorothea von Hagen, 1968

Estampa, XLIV

Uca dorotheae von Hagen, 1968: 429, figs. 11, 12a, 18.

Uca (Celuca) dorotheae Crane, 1975, pl. 37A-D, fig. 71F.

Uca (Leptuca) dorotheae Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Peru, Puerto Pizarro.

Material-tipo: Holótipo macho. Quinze machos e dez fêmeas (Parátipos). Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

Material examinado: 10 machos e 4 fêmeas. **Panamá**: Balboa, La Boca (USNM 138535, 1m, 1f); **Ecuador**: Puerto Bolivar (USNM 138534, 8m, 3f).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Superfície dorsal desprovida de pubescência aveludada. Fronte moderadamente larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais sinuosas, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral, a qual é curta e torna-se de obsolescente à ausente em direção a região posterior da carapaça. Sobrancelha larga. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, aumentando abruptamente de tamanho a partir da região mediana em direção à margem orbital externa, tornando-se largos e altos. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações na margem interna, sem entrar em contato. Face externa da palma coberta por moderados tubérculos achatados na porção superior, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma formada por múltiplas linhas de fortes tubérculos, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo mais longos que a palma, delgados, sendo o primeiro reto e o último oblíquo. Hiato do quelípodo maior largo, com pubescência aveludada abundante. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Mero de todos os pares de patas ambulatórias longo e delgado. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com pequenos tubérculos na superfície anterior, presentes

distalmente no mero, em todo o carpo e proximalmente no própodo. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça finamente granulada. Segmentos do 2º e 3º pares de patas ambulatórias mais largos que nos machos, com a margem póstero-ventral serrilhada.

Comentários: Alguns exemplares presentes no lote (USNM 138538) apresentavam o dátilo reto, como consequência, o hiato era muito estreito. A fusão dos segmentos abdominais parece ser extremamente variável nessa espécie. Na descrição original, von Hagen (1968: 429) afirma que, dos 94 machos examinados, apenas 24 apresentavam segmentos abdominais fusionados (incluindo o holótipo; das 52 fêmeas examinadas, 39 apresentavam fusão do quinto e sexto segmentos abdominais. Crane (1975: 276) afirma que os segmentos abdominais apresentam apenas traços de fusão parcial ("3rd to 6th abdominal segments with traces only of partial fusion") tanto nos machos quanto nas fêmeas. O material examinado no presente trabalho também foi anteriormente examinado por Crane, e todos os machos presentes nesses lotes apresentavam os segmentos abdominais livres. Em apenas uma fêmea (USNM 138534) o quinto e sexto segmentos eram parcialmente fusionados, mostrando que essa fusão parece ser mais comum nas fêmeas do que nos machos.

Uca (Leptuca) festae Nobili, 1902

Estampa XLV

Uca festae Nobili, 1901: 51; Rathbun, 1918: 420; Maccagno, 1928: 32, fig. 18; Bott, 1954: 171, pl. 17, figs. 12, 12a; Hendrickx, 1995: 142.

Uca guayaquilensis Rathbun, 1935: 50.

Uca orthomana Bott, 1954: 175, pl. 18, figs. 19, 18a.

Uca leptochela Bott, 1954: 176; Hendrickx, 1995: 142; Beinlich & von Hagen, 2006;

Uca leptochela eibli Bott, 1968.

Leptuca festae Bott, 1973b.

Leptuca leptochela Bott, 1973b.

Uca festae Abele & Kim, 1989: 39.

Uca (Celuca) festae Crane, 1975: 267, pl. 36A-D, figs. 71C, D. 101.

Uca (Celuca) leptochela Crane, 1975: 274, fig. 71E.

Uca (Leptuca) festae Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Equador, Rio Daule

Material-tipo: Holótipo macho. Museo di Zoologia della Università di Torino, Torino.

Material examinado: 64 machos, 48 fêmeas (7 ovígeras). **Panamá:** Panama City, Rio Abajo (USNM 138531, 3m, 1f); **Equador:** Guayaquil, El Salado (USNM 138532, 1m, 2fov); Guayaquil, El Rio (USNM 138533, 48m, 35f, 7fov); Salada (= “El Salado”) (USNM 70901, 2m, 1f), (USNM 70831, 2m, como tipos de *U. guayaquilensis*); Suayas (USNM 98040, 1m); Suayas, Rio Magro (USNM 98048, 3f), (USNM 98045, 2m); Esmeralda, San Lorenzo (USNM 98044, 1m); Santa Rosa, El Oro (USNM 98042, 1m), (USNM 98047, 2f).

Diagnose – Macho: Carapaça arqueada, mas não semi-cilíndrica. Fronte moderadamente larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais retas, divergentes, formando um ângulo agudo na transição para a margem póstero-lateral. Sobrancelha moderadamente estreita. Cenuações sub-orbitais formada por tubérculos bem desenvolvidos, tornando-se levemente maiores e mais separados em direção à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor longos, com

pequenas serrilhações no terço distal da margem interna. Hiato muito estreito. Margem dorsal da palma do quelípodo maior achatada, face externa com pequenos tubérculos na porção superior e inferior, e com tubérculos medianos na porção mediana, próximo ao dátilo. Carena oblíqua da face interna da palma bem desenvolvida, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo delgados e extremamente longos. Pubescência do hiato do quelípodo maior presente ou ausente. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Mero das patas moderadamente delgado, com margem dorsal levemente convexa. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça moderadamente granulada, com os grânulos sendo mais desenvolvidos na região posterior. Pubescência aveludada abundante nas margens laterais da carapaça, ao longo das margens póstero-laterais e preenchendo a depressão em forma de “H”. Margens ântero e póstero-laterais do mero das patas ambulatórias serrilhados. Pubescência aveludada presente na face posterior do mero, carpo e própodo do 3º e 4º pares de patas.

Comentários: A pubescência do quelípodo maior estava presente em cerca de 50% dos machos analisados. Em alguns machos, a margem ventral do mero das patas ambulatórias é serrilhada, como nas fêmeas. Crane (1975: 268) afirma que os dedos do quelípodo menor são armados com serrilhações fortes. Nos exemplares examinados na presente contribuição, as serrilhações eram muito pequenas em ambos os sexos.

No exemplar tipo de *U. guayaquilensis* [= *U. (Leptuca) festae*], o pólex e dátilo eram extremamente longos; no entanto, os demais caracteres confirmam a sinonímia com *U. (Leptuca) festae*.

As espécies *U. orthomana* e *U. leptochela* descritas por Bott (1954) são juvenis de *U. (Leptuca) festae* (Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.*, 2008). No entanto, Crane (1975) considerava que apenas dois parátipos de *U. leptochela* eram juvenis de *U. (Leptuca) festae*, considerando-a como válida em sua monografia de 1975; esta espécie foi considerada válida até recentemente (e.g. Hendrickx, 1995; Rosenberg, 2001).

Uca (Leptuca) helleri Rathbun, 1902

Estampa XLVI; Figura 11

Uca helleri Rathbun, 1902b: 277, pl. 12, figs. 3, 4; 1918: 415, pl. 151, figs. 170; Crane, 1941: 198, fig. 4r.

Uca leptochela leptochela Bott, 1954: 210.

Leptuca leptochela Bott, 1973.

Uca (Celuca) helleri Crane, 1975: 271, pl. 36E-H, figs. 70H, 101.

Uca (Leptuca) helleri Beinlich & von Hagen, 2006, Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Equador, Arquipélago de Galápagos, Ilha Narborough.

Material-tipo: Holótipo macho. Dois machos e uma fêmea ovígera (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 5 machos, 2 fêmeas (1 ovígera). Holótipo e Parátipos (USNM 24829, 1m, 2m e 1fov); **Equador**: Galapagos Archipelago: (USNM 63154, 1m, 1f); Albermale Island, Black Bight (USNM 25666, 1m).

Diagnose – Macho: Carapaça fortemente convexa, mas não semi-cilíndrica. Fronte moderadamente larga. Órbitas oblíquas. Margens ântero-laterais muito curtas, retas, convergentes, continuando indistitamente para formar as margens póstero-laterais, as quais são mal definidas. Sobrancelha larga. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, aumentando de tamanho e tornado-se mais separados em direção à margem orbital externa. Serrilhações dos dedos do quelípodo menor pequenas, bem separadas e presentes apenas no pólex. Margem ventral do mero do quelípodo maior serrilhada na porção distal. Face externa da palma lisa, exceto por pequenos tubérculos presentes na porção superior. Carena oblíqua da face interna da palma formada por moderados tubérculos na região proximal, diminuindo de tamanho em direção à porção distal, tornando-se quase ausente. Pólex tão longo quanto a palma. Dátilo mais longo que a palma, fortemente curvado para baixo no terço distal. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada. Mero dos 3 primeiros pares de patas ambulatórias largo, o do 4º par, delgado. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Primeira pata

ambulatória do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça com pequenas granulações, especialmente próximo às margens ântero-laterais e na região posterior. Serrilhações dos dedos do quelípodo menor maiores e mais numerosas do que nos machos. Mero das patas ambulatórias mais fortes e largos do que nos machos. Terceiro par de patas ambulatórias com pubescência aveludada abundante e fortemente aderida na margem ventral do mero, margem póstero-ventral do carpo e em toda a superfície posterior do própodo. Pubescência aveludada presente ainda na margem ventral do mero e própodo do 4º par de patas.

Comentários: O material adicional depositado no USNM encontra-se em más condições, de modo que não foi possível fazer comparações com as espécies-tipo. Um macho (USNM 25666) apresenta um quelípodo maior em boas condições. Esse quelípodo difere dos tipos por ter um pólex muito mais longo que a palma, carena oblíqua da face interna da palma mais forte, e pela fraca pubescência aveludada do hiato do quelípodo maior. Crane (1975) apresenta a foto desse quelípodo (Crane, 1975: 573, pl 36 G-H) e afirma na descrição da espécie, provavelmente baseada na análise do mesmo, que a pubescência do hiato do quelípodo maior é quase ausente (Crane, 1975: 272). No entanto, no holótipo e nos parátipos, a pubescência está presente e é abundante. A figura 11 traz a foto do quelípodo do holótipo e do quelípodo presente na monografia de Crane (1975).

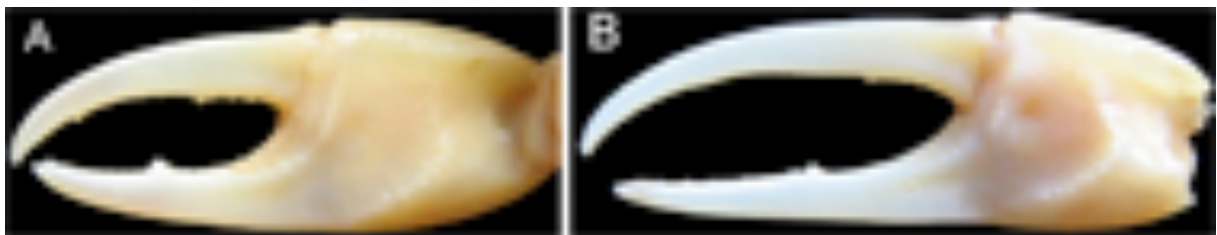


Figura 11. *Uca (Minuca) helleri*. A. Quelípodo maior do holótipo (USNM 24829, palma + pólex = 11mm). B. Quelípodo maior utilizado por Crane (1975) (USNM 25666, palma + pólex = 16mm).

Uca (Leptuca) inaequalis Rathbun, 1935

Estampa XLVII, Figura 12

Uca inaequalis Rathbun, 1935: 51; Crane, 1941: 185, pl. 2, 3, figs. 4L, 8, 9; Bott, 1954: 176, pl. 18, fig. 20a, b, 21; von Hagen, 1968: 410, fig. 4a.

Leptuca inaequalis Bott, 1973b.

Uca (Celuca) inaequalis Crane, 1975: 254, pl. 34A-D, figs. 26G, 31F, 70K, 101.

Uca (Leptuca) inaequalis Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Equador, Guayaquil, “Salada” (= El Salado).

Material-tipo: Holótipo macho. National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 60 machos, 31 fêmeas (10 ovígeras). Holótipo (USNM 70833, 1m); **Nicarágua**: Corinto (USNM 138557, 2m); **Costa Rica**: Golfito (USNM 138554, 10m, 3f); Ballenas Bay (USNM 138555, 3m, 1fov); **Panamá**: Balboa, La Boca (USNM 138553, 10m, 7f, 3fov); **Equador**: Puerto Bolivar (USNM 138551, 6m, 3f); Guayaquil, El Salado (USNM 138552, 21m, 5f, 6fov), (USNM 70900, 1m).

Diagnose – Macho: Carapaça moderadamente convexa, mas não semi-cilíndrica. Fronte moderadamente larga. Órbitas levemente oblíquas. Superfície dorsal da carapaça com 8 manchas de pubescência aveludada. Margens ântero-laterais curtas, retas, levemente convergentes, formado um ângulo agudo na transição para às margens póstero-laterais. Sobrancelha muito estreita. Crenulações sub-orbitais ausentes, exceto por um largo dente presente na margem orbital externa. Par de estrias póstero-laterais longo. Dedos do quelípodo menor delgados, mais longos que a palma, com pequenas serrilhações no terço distal. Superfície anterior do mero do quelípodo maior lisa. Face externa da palma coberta por pubescência aveludada na região proximal. Carena oblíqua da face interna da palma situada próximo à margem ventral da palma, formada por pequenos tubérculos. Pólex tão longo quanto a palma, triangular. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo, fortemente curvado para baixo na porção distal. Pubescência do hiato do quelípodo maior presente, e se estendendo por toda a margem interna do pólex. Patas ambulatórias desprovidas de

pubescência aveludada. Mero do 2º e 3º pares de patas moderadamente largo. Superfície anterior do mero da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com 2 pequenos tubérculos, e com uma linha de 9 tubérculos no carpo. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça finamente granulada, especialmente próximo às margens ântero-laterais. Serrilhações dos dedos do quelípodo menor mais desenvolvidas do que nos machos. Patas ambulatories com densa pilosidade no carpo e própodo.

Comentários: Na curta descrição de *U. (Leptuca) inaequalis*, Rathbun (1935) afirma que existem 8 manchas pubescentes na superfície dorsal da carapaça. Crane (1941), apresenta uma descrição detalhada da espécie e afirma que podem ocorrer 12 ou mais manchas pubescentes, caráter também mencionado na monografia de 1975 (Crane, 1941: 185; 1975: 254). A análise dos parátipos confirma esse padrão; os espécimes apresentaram 12 ou mais manchas de pubescência, diferindo das oito manchas presentes no holótipo. Um macho examinado(USNM 138555), no entanto, não exibiu as manchas pubescentes na superfície dorsal da carapaça. Crane (1975: 254) afirma que a essa pubescência é facilmente destacável, devendo-se, então, esta ausência, a provável abrasão.

Um dos parátipos machos apresenta uma leve pubescência próximo às margens ântero-laterais. Em algumas fêmeas, de dois a três tubérculos bem desenvolvidos podem estar presentes na margem orbital externa. A figura 12 mostra os tubérculos na superfície anterior do carpo da primeira pata ambulatória.



Figura 12. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com tubérculos no carpo (seta). (USNM 138852, 8mm de LC).

Uca (Leptuca) latimanus (Rathbun, 1893)

Estampa XLVIII

Gelasimus latimanus Rathbun, 1893: 245.

Uca latimana Nobili, 1901: 52; Maccagno, 1928: 42, fig. 26; Bott, 1954: 172, pl. 17, figs. 14, 14a, b.

Uca latimanus Rathbun, 1918: 422, pl. 157; Crane, 1941: 201, pl. 6, 7, 8, figs. 2, 3, 4v, 33, 36, 38, 39, 40; 1957; Hendrickx, 1995: 142.

Uca (Celuca) latimanus Crane, 1975: 319, pl. 43E-H, 48, figs. 45P-RR, 46N, 53C, 70C, 101; Hendrickx *et al.* 1983: 189; Hendrickx, 1984: 39, pl. IV C-D.

Uca (Leptuca) latimanus Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2007; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: México, Baja California, La Paz.

Material-tipo: Holótipo macho. National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 53 machos, 15 fêmeas e 1 juvenil. Holótipo (USNM 17500, 1m); **México**: Nayarit, San Blas (USNM 99754, 10m); **Nicarágua**: Corinto (USNM 138558, 1m, 1f); **Costa Rica**: Puerto Parker (USNM 138560, 1m, 1f); Culebra Bay (USNM 138561, 1m); Golfito (USNM 138562, 4m, 4f), (USNM 138563, 3m); **Panamá**: Panama City (USNM 138564, 4m, 1f); Balboa, La Boca (USNM 138565, 24m, 7f, 1j); Contreras Island (AMNH 11563, 1m); **Equador**: Puerto Bolivar (USNM 138566, 2m).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Superfície dorsal desprovida de pubescência aveludada, mas com pequenos grânulos ao longo das margens ântero-laterais. Fronte larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais longas, levemente côncavas e divergentes, sem formar ângulo agudo na transição para às margens pósterio-laterais. Sobrancelha larga. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos fortes e bem desenvolvidos, aumentando pouco de tamanho em direção à margem orbital externa. Par de estrias pósterio-laterais curto. Dedos do quelípodo menor não serrilhados. Margem ventral do mero do quelípodo maior com tubérculos pequenos e agudos. Face externa da palma coberta por pequenos tubérculos, sendo um pouco maiores na margem superior, diminuindo de tamanho em direção à

margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Pólex e dátilo muito mais curtos que a palma. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada, com mero moderadamente largo. Região distal da superfície anterior do mero da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com uma larga crista formada por pequenos tubérculos, que se estendem até os dois terços proximais da região mediana do carpo. Terceiro ao 6º segmentos abdominais parcialmente fusionados.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça inteiramente granulada.

Comentários: Em alguns machos examinados (USNM 138558; USNM 99754), a carena oblíqua da face interna da palma é formada por tubérculos muito pequenos na porção distal ou na porção proximal. Segundo Crane (1975: 320), a pubescência do hiato do quelípodo maior é abundante. Entretanto, em todos os machos estudados na presente contribuição a pubescência do hiato do quelípodo maior estava presente, mas não era abundante, como em *U. (Leptuca) beebei* e *U. (Leptuca) pygmaea*; em um macho, a pubescência estava ausente (USNM 138566) mas, provavelmente, devido à abrasão.

As fêmeas de *U. (Leptuca) deichmani* apresentam a superfície dorsal da carapaça com tubérculos, apesar dos mesmos serem maiores do que em *U. (Leptuca) latimanus* e restritos às proximidades das margens ântero e póstero-laterais, como em *U. (Leptuca) musica*, e não distribuídos ao longo da carapaça como em *U. (Leptuca) latimanus*.

Uca (Leptuca) latimanus e *U. (Leptuca) deichmani* podem ser distinguidas pela largura da sobrançelha, mais curta nesta última espécie, e pelas crenulações sub-orbitais, mais desenvolvidas em *U. (Leptuca) deichmani*. Com relação à *U. (Leptuca) musica*, as fêmeas podem ser separadas pela análise da região hepática e branquial, mais arqueadas nesta espécie do que em *U. (Leptuca) latimanus*.

Uca (Leptuca) limicola Crane, 1941

Estampa XLIX, Figura 13

Uca limicola Crane, 1941: 198, pl. 4, 5, 6, figs. 4, 17, 22, 29; Holthuis, 1954b: 41; Crane, 1957; Hendrickx, 1995: 142.

Gelasimus coloradensis Bott, 1954: 171

Uca (Celuca) limicola Crane, 1975: 308, pl. 41E-H, figs. 70F, 93, 101.

Uca (Leptuca) limicola Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng et al. 2008: 241.

Localidade-tipo: Costa Rica, Golfito

Material-tipo: Holótipo macho. Quatro machos e uma fêmea (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 6 machos e 1 fêmea. Holótipo (USNM 137415, 1m); Parátipos (USNM 137416, 3m), (USNM 79401, 1m, 1f); **Costa Rica**: Golfito (USNM 138573, 1m)

Diagnose – Macho: Carapaça pouco arqueada. Superfície dorsal desprovida de pubescência aveludada e granulações. Fronte moderadamente larga.; órbitas levemente oblíquas. Margens ântero-laterais levemente côncavas e convergentes, sem formar ângulo agudo na transição para as margens póstero-laterais. Sobrancelhas estreitas. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, aumentando pouco de tamanho em direção à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor não serrilhados, formado um hiato estreito. Superfície superior da palma achatada. Tubérculos da face externa bem distribuídos ao longo de toda a superfície. Carena oblíqua da face interna da palma formada por tubérculos moderados, bem definidos, diminuindo de tamanho em direção à porção distal; continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex mais longo que a palma, reto. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo e levemente curvado para baixo na porção distal. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada, mas não abundante. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada e sem tuberculações na primeira pata do lado do quelípodo maior. Mero das patas ambulatórias delgado. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmeas: Com as óbvias exceções, a diagnose dos machos se aplica à das fêmeas.

Comentários: Crane (1941: 199; 1975: 309) afirma que os segmentos abdominais são parcialmente fusionados entre o 3º e o 6º somitos. Entretanto, o exame das espécies-tipo, bem como do material adicional, revelou que os segmentos abdominais são livres e bem separados.



Figura 13. Abdome do parátipo de *U. (Leptuca) limicola* com os segmentos abdominais não fusionados (USNM 137416, 9,45 mm de LC).

Uca (Leptuca) musica Rathbun, 1914

Estampa L, Figura 14

Gelasimus gibbosus Streets, 1877: 113; Lockington, 1877: 150.

Uca stenodactylus (não *Gelasimus stendocatylyus* H. Milne-Edwards & Lucas) – Rathbun, 1898b: 603.

Uca musica Rathbun, 1914: 127, pl. 10, fig. 5.; 1918: 417: pl. 154.

Uca (Celuca) musica Crane, 1975: 314, pl. 43A-D, figs. 49A, B, 69H, 101.

Uca (Leptuca) musica musica Hendrickx, 1983: 189; Hendrickx *et al.* 1984: 41, Fig 7C

Uca musica musica Hendrickx, 1995: 143.

Uca (Leptuca) musica Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: México, Gulf of California, Lower California, Baía de Pichilínque.

Material-tipo: Holótipo macho. National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 191 machos e 119 fêmeas. Holótipo (USNM 22081, 1m); **México**: Gulf of California: San Felipe (USNM 207834 part, 2m, 80f), (USNM 207834 em parte, 90m), (USNM 207834 part, 8m, 30f), (USNM 67733, 1m, 1f); Tepoca Bay (USNM 58112, 1f); Magdalena Bay (USNM 50632, 1m); Isla Margarita (USNM 95527, 2m); Puertocito (USNM 106176, 10m, 1f); La Paz (USNM 2294, 6m); Nayarit: San Blas (USNM 99755, 70m, 6f).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Regiões hepática e branquial fortemente arqueadas. Órbitas retas. Margens ântero-laterais longas, sinuosas, levemente divergentes, sem formar ângulo agudo na transição para as margens pósterio-laterais. Sobrancelhas largas. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos, mas distintos tubérculos na margem interna, tornando-se maiores e mais separados em direção à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor não serrilhados, formando um hiato muito largo. Pequena mancha de pubescência aveludada presente no carpo do quelípodo maior, próximo à margem ventral. Face externa da palma coberta por tubérculos de tamanho moderado na região superior, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma alta, formada por grandes e bem separados tubérculos, que

diminuem de tamanho em direção à porção distal. Tubérculos da carena pré-dactilar grandes. Pólex e dátilo delgados, muito mais longos que a palma, formando um hiato muito largo, desprovido de pubescência aveludada. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Mero das patas ambulatórias delgados. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com uma linha de tubérculos na porção distal da superfície anterior do mero e ao longo de toda a margem anterior do carpo. Do 3º ao 6º segmentos abdominais completamente fusionados.

Fêmeas: Margem dorsal da carapaça com moderadas granulações, especialmente ao longo das margens ântero-laterais. Apenas o quinta e sexto segmentos abdominais parcialmente fusionados.

Comentários: Em alguns machos (USNM 207834), a mancha pubescente do carpo do quelípodo maior é formada por cerdas longas. A superfície dorsal da carapaça das fêmeas apresenta granulações moderadas, como em *U. (Leptuca) deichmani* e *U. (Leptuca) latimanus*. As fêmeas de *U. (Leptuca) musica* podem ser distinguidas das fêmeas destas duas espécies pelo exame da região hepática e branquial, a qual é fortemente arqueada.

Rathbun (1914: 128), na descrição original baseada em um único macho, e Crane (1975: 315) afirmam que os segmentos abdominais dos machos são quase completamente fusionados. Entretanto, no holótipo, bem como nos demais exemplares examinados, estes segmentos eram completamente fusionados (Figura 14), diferente das fêmeas, onde os somitos cinco e seis são apenas parcialmente fusionados. Crane (1975) não faz menção a fusão dos somitos nas fêmeas.

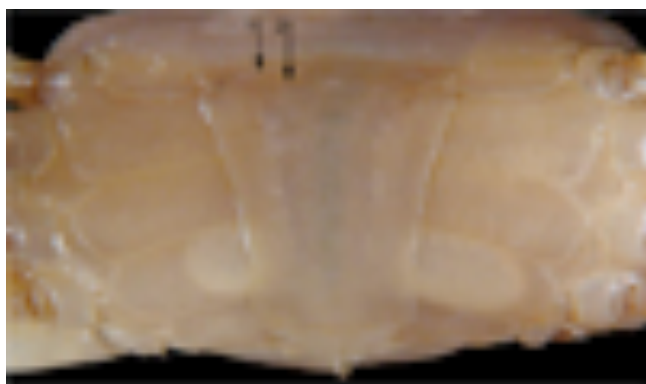


Figura 14. *Uca (Leptuca) musica*. Holótipo com os segmentos 3 ao 6 fusionados. As setas indicam os segmentos 1 e 2. (USNM 22081, 12,08 mm de LC).

Uca (Leptuca) oerstedii Rathbun, 1904

Estampa LI

Uca oerstedii Rathbun, 1904: 161; 1918: 414, pl. 152, figs. 1, 2; Crane, 1941: 184, figs. 2, 3, 4K; Bott, 1954: 178, pl. 19, figs. 18, 23a, b; 1957; Hendrickx, 1995: 143.

Leptuca oerstedii Bott, 1973b.

Uca (Celuca) oerstedii Crane, 1975: 251, pl. 33E-H, figs. 70I, 93, 101.

Uca oerstedii Abele & Kim, 1989: 39.

Uca (Leptuca) oerstedii Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Costa Rica, Puntarenas

Material-tipo: Holótipo macho. Uma fêmea (Parátipo). Universitets Zoologiske Museum, Copenhagen. Um macho (Parátipo) National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 60 machos, 10 fêmeas (4 ovígeras). Parátipo (USNM 31506, 1m); **Panamá**: Balboa, La Boca (USNM 138609, 9m, 5f); Panama Viejo (USNM 138610, 6m, 1fov), (USNM 138611, 44m, 1f, 3fov).

Diagnose – Macho: Carapaça não semi-cilíndrica. Superfície dorsal com um par de manchas pubescêntes na região posterior, próximo à depressão em forma de “H”. Fronte moderadamente larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais longas, retas e levemente divergentes, formando um ângulo agudo na transição para à margem póstero-lateral. Sobrancelhas moderadamente estreitas. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos muito pequenos na margem interna, aumentando de tamanho em direção à margem orbital externa. Par de estrias póstero-laterais forte. Dedos do quelípodo menor com serrilhações moderadas e agudas. Superfície superior da palma do quelípodo maior achatada; face externa coberta por tubérculos grandes, exceto próximo à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma formada por pequenos tubérculos, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex largo, levemente triangular, mais longo que a palma. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo, fortemente curvado para baixo na porção distal, ultrapassando

o pólex. Pólex e dátilo em contato no terço distal, formando um hiato estreito, com densa pubescência aveludada. Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatórias largos, com as margens dorsal e ventral convexas. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior sem tubérculos na face anterior. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Superfície dorsal da carapaça finamente granulada, com um par de manchas pubescêntes semelhantes a dos machos.

Comentários: Rathbun (1904: 161), na curta descrição da espécie, não menciona a presença de pubescência aveludada na superfície dorsal da carapaça. Em cinco fêmeas examinadas (USNM 138610, 1 fov; USNM 138611, 1f e 3fov) esta pubescência é rudimentar, porém bem visíveis, como afirmado por Crane (1975: 252). Por outro lado, em cinco fêmeas (USNM 138609) a pubescência na margem dorsal da carapaça é tão conspícua quanto nos machos. No parátipos, esta característica é quase ausente. Porém, todos os 59 machos examinados, apresentaram pubescência. Em alguns exemplares, a pubescência preenche a depressão em forma de "H". Nos juvenis, o hiato do quelípodo maior é bastante estreito, e desprovido de pubescência aveludada, mas os mesmos são facilmente identificados pela presença da pubescência na superfície dorsal da carapaça e pelo formato levemente triangular do pólex do quelípodo maior. O quelípodo menor está ausente e o pólex do quelípodo maior está quebrado nos parátipos.

Uca (Leptuca) panamensis (Stimpson, 1859)

Estampa LII

Gelasimus panamensis Stimpson, 1859: 63; Smith, 1870: 139, pl. 4, fig. 5; Kingsley, 1880: 150.

Uca panamensis Nobili, 1901: 49; Rathbun, 1918: 412; Maccagno, 1928: 40; Crane, 1941: 204; 1957; Holthuis, 1954a: 163; Bott, 1954: 162; Hendrickx, 1995: 143.

Uca galapagensis Boone, 1927 (em parte).

Uca mordax Boone, 1929: 581, figs. 17a, b, c.

Minuca panamensis Bott, 1973b.

Uca (Minuca) panamensis Crane, 1975: 158, pl. 22A-D, figs. 46H, 66G, 100; von Prael & Guhl: 147.

Uca (Leptuca) panamensis Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Panamá

Material-tipo: não existente.

Material examinado: 69 machos, 56 fêmeas (2 ovígeras). **Nicarágua**: Gulf of Fonseca (USNM 138617, 2m, 1f); Port Parker (USNM 138619, 8m, 10f); Corinto, Cardon (USNM 138618, 6m, 7f); **Costa Rica**: Rio Grande (USNM 62740, 1m); Puntarenas (USNM 39100, 1m); Uvita Bay (USNM 138624, 5m, 3f); Culebra Bay (USNM 138620, 1m); Ballenas Bay (USNM 138623, 1f); Piedra Blanca (USNM 138621, 5m, 4f), (USNM 138622, 3m, 3f); Golfito (USNM 138625, 7m, 5f); **Panamá**: Panama City (USNM 138627, 1m, 1f); Bahia Honda (USNM 138626, 3m, 1f); Panama Harbor (USNM 70868, 7m, 2f); Balboa (USNM 59331, 1m, 1f); Tabogella Island (USNM 48785, 2f), (USNM 75567, 1f); **Colômbia**: Cauca:, Gorgona Island (USNM 138628, 3m, 3f, 2fov), (USNM 138629, 13m, 9f); Tumaco (USNM 247230, 1m).

Diagnose – Macho: Carapaça pouco arqueada. Fronte larga. Órbitas levemente oblíquas. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência aveludada, mas com pequenos tubérculos próximos às margens ântero-laterais. Ângulos ântero-laterais fortemente agudos e pronunciados. Margens ântero-laterais curtas, retas,

formando um ângulo levemente agudo na transição para as margens póstero-laterais. Sobrancelhas levemente estreitas. Crenulações sub-orbitais formadas por moderados tubérculos, sendo abruptamente interrompida por uma quebra vertical e continuando em um nível mais baixo na direção da margem orbital externa, terminando na borda ântero-lateral. Par de estrias póstero-laterais curto. Dedos do quelípodo menor longos, com a margem interna não serrilhada, mas com a porção final do pólex e dátilo cobertos por uma densa camada de longas cerdas. Face interna da palma completamente lisa, exceto por uma linha de pequenos tubérculos ao longo da margem superior da cavidade carpal. Carena oblíqua da face interna da palma completamente ausente. Pólex e dátilo mais longos que a palma, retos, com a porção distal do dátilo curvada para baixo. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada; mero delgado, com as margens ventral e dorsal retas. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos na face anterior. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Tubérculos da superfície dorsal da carapaça mais fortes do que nos machos. Margens ântero e póstero-laterais levemente perladas. Estrias póstero-laterais mais longas do que nos machos. Patas ambulatórias fortes, margens dorsal e ventral do mero moderadamente serrilhadas. Gonópodo com um tubérculo externo.

Comentários: Dois juvenis machos examinados (USNM 138619) tinham apenas uma leve diferenciação entre as quelas, e ambas apresentavam a densa camada de cerdas longas. Como o quelípodo maior é desprovido de cerdas, a perda das mesmas deve ocorrer durante o processo de diferenciação entre as quelas. Alguns machos apresentavam tubérculos muito pequenos na porção proximal da margem superior da face externa da palma. Os ângulos ântero-laterais, pronunciados e agudos, são únicos entre os representantes do subgênero *Leptuca* (bem como de *Minuca*), se assemelhando ao das espécies do subgênero *Uca*.

Crane (1975: 159) afirma que *U. (Leptuca) panamensis* é um típico membro do subgênero *Minuca*, tanto pela frente larga, quanto pelo gonópodo, o qual se assemelha ao das espécies próximas de *U. (Minuca) vocator*. Entretanto, as análises morfológicas de Rosenberg (2001) revelaram um agrupamento com as demais espécies de *Leptuca* do Pacífico. Beinlich & von Hagen (2006: 15) consideram que a presença de dois pares de estrias póstero-laterais é um caráter apomórfico do subgênero *Minuca*, com os representantes de *Leptuca* podendo

apresentar de nenhuma a dois pares. No entanto, o segundo par é sempre obsoleto. Como *U. (Leptuca) panamensis* apresenta apenas um par, esses autores sugeriram a transferência para o subgênero *Leptuca*.

Uca (Leptuca) panamensis é a única espécie do gênero que vive sobre rochas, e usa as cerdas do quelípodo menor para raspar algas, as quais utilizam como alimento. Apenas os jovens (e ocasionalmente adultos) retiram a matéria orgânica do sedimento, como fazem as demais espécies do gênero (Crane, 1975).

Uca (Leptuca) pygmaea Crane, 1941

Estampa LIII

Uca pygmaea Crane, 1941: 174, pl. 1, 2, fig. 1, 4, 4b.

Uca (Minuca) pygmaea Crane, 1975: 161, pl. 22E-H, figs. 66E, 100.

Uca pygmaea Abele & Kim, 1989: 40.

Uca (Leptuca) pygmaea Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Costa Rica, Golfito.

Material-tipo: Holótipo macho. Quatorze machos (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC (em mau estado).

Material examinado: 16 machos. Holótipo (USNM 137419, 1m); Parátipos (USNM 137420, 12m), (USNM 79402, 2m); **Colômbia**: Buenaventura (USNM 138646, 1m).

Diagnose – Macho: Carapaça pouco arqueada. Fronte moderadamente larga. Órbitas extremamente oblíquas. Margens ântero-laterais quase ausente. Margens póstero-laterais fortemente convergentes. Crenulações sub-orbitais cobertas por densas cerdas, formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se maiores próximos à margem orbital externa. Único par de estrias póstero-laterais longo. Margem ventral do mero do quelípodo maior com uma linha de tubérculos agudos. Face externa da palma coberta por grandes e arredondados tubérculos na superfície superior, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral, tornando-se completamente na superfície inferior. Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Pólex mais curto que a palma, com um grande tubérculo na região proximal da margem superior. Dátilo tão longo quanto a palma, oblíquo, fortemente curvado para baixo na porção distal, com 3 grandes tubérculos na margem ventral, sendo 2 na região proximal e 1 na região distal. Escassa pubescência aveludada presente no hiato do quelípodo maior. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada, com mero moderadamente largo. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Desconhecida.

Comentários: *Uca (Leptuca) pygmaea* parece ser uma espécie muito rara, com poucos exemplares coletados disponíveis para análise. Abele & Kim (1989) por exemplo, referem essa espécie para o Panamá, mas com base em apenas 1 exemplar macho coletado. Ademais, não se tem notícia de trabalhos que cite as características das fêmeas, bem como de componentes do seu comportamento social.

A série-tipo encontra-se muito danificada, decomposta, com apenas um quelípodo maior em boas condições. Dois machos rotulados como parátipos (USNM 79402) estão em mau estado, mas foi possível identificar caracteres diagnósticos nos exemplares. Entretanto, J. Crane não cita esses exemplares na descrição original da espécie (Crane, 1941) bem como na sua monografia de 1975 (Crane, 1975: 162), considerando como série-tipo apenas os exemplares dos lotes USNM 137419 e USNM 137420. Como o único exemplar em boas condições disponível para análise era um macho de Buenaventura, Colômbia, a diagnose foi feita baseada nesse exemplar, e complementada com caracteres que foram possíveis identificar nos parátipos.

Crane (1975) classificou *U. (Leptuca) pygmaea* como pertencente ao subgênero *Minuca*, afirmando que a mesma parece ter uma íntima relação com *U. (Minuca) zaca*. Entretanto, Beinlich & von Hagen (2006) transferiram essa espécie para o subgênero *Leptuca* devido à presença de um único par de estrias póstero-laterais, já que esses autores consideraram que os representantes do subgênero *Minuca* apresentam um padrão fixo de dois pares de estrias póstero-laterais, um caráter apomórfico desse subgênero (Beinlich & von Hagen, 2006: 15). Rosenberg (2001) não analisou exemplares de *U. (Leptuca) pygmaea* no seu trabalho sobre a filogenia do gênero *Uca*, o que poderia ter lançado luz sobre as relações dessa espécie.

Uca (Leptuca) pygmaea é uma espécie muito pequena, bastante semelhante a *U. (Minuca) zaca* e *U. (Minuca) argilicola*, podendo ser diferenciada da primeira por não apresentar pubescência aveludada nas patas ambulatórias e na face externa da palma do quelípodo maior, e da segunda por apresentar o mero das patas ambulatórias mais estreito. Outros caracteres diagnósticos entre essas espécies pode ser encontrado em Crane (1975: 161).

Uca (Leptuca) saltitanta Crane, 1941

Estampa LIV

Uca saltitanta Crane, 1941: 189, pl. 2, 6, figs. 4o, 5, 10, 11, 14, 25; 1957.

Uca saltitanta saltitanta Bott, 1954: 177, pl. 19, figs. 21a, b, 22.

Leptuca saltitanta Bott, 1973b.

Uca (Celuca) saltitanta Crane, 1975: 247, pl. 33A-D, figs. 39I, 46O, 70B, 81M, 93, 101; Hendrickx, 1995: 143.

Uca (Leptuca) saltitanta Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Canal Zone (= “Panama”), Balboa, La Boca.

Material-tipo: Holótipo macho. Onze machos, duas fêmeas e nove fêmeas ovígeras (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 95 machos, 67 fêmeas (37 ovígeras). Holótipo (USNM 137407, 1m); Parátipos (USNM 137408, 7m, 2f, 5fov), (USNM 79403, 4m, 4fov); **Costa Rica**: Puntarenas (USNM 138821, 3m, 1f); **Panamá**: Balboa, La Boca (USNM 138822, 80m, 23f, 27fov).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Fronte moderadamente larga. Órbitas levemente oblíquas. Margens ântero-laterais levemente sinuosas, divergentes, formando um ângulo agudo na transição para às margens póstero-laterais. Sobrancelhas curtas, quase ausentes. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se mais desenvolvidos próximos à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor com pequenas serrilhações na margem interna, agudas e diferentes em tamanho. Mero do quelípodo maior com pubescência aveludada na região distal da margem dorsal. Face externa da palma coberta por tubérculos de tamanho moderado, achatados. Carena oblíqua da face interna da palma mal definida, com tubérculos grandes na porção proximal, tornando-se menores e quase ausentes na porção distal. Pólex mais longo que a palma, triangular, com a porção distal curvada para cima. Dátilo mais longo que a palma, obliquo, ultrapassando o pólex em comprimento e fortemente curvado para

baixo na região distal. Pubescência do hiato do quelípodo maior ausente. Mero do 2º e 3º pares de patas ambulatórias delgados, com a margem dorsal levemente convexa; no 4º par, a margem dorsal é reta. Pubescência aveludada presente na margem dorsal do carpo e própodo dos 3 primeiros pares de patas. Primeira pata do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos. Do 3º ao 6º segmentos abdominais parcialmente fusionados.

Fêmeas: Margens ântero-laterais não formam um ângulo agudo na transição para as pósterio-laterais. Crenulações sub-orbitais menores do que nos machos, com tubérculos de tamanho similar ao longo de toda a margem sub-orbital. Serrilhações dos dedos do quelípodo menor mais bem desenvolvidas do que nos machos. Pubescência aveludada das patas ambulatórias restrita a uma pequena mancha na região distal da margem dorsal do carpo e região proximal da margem dorsal do própodo.

Comentários: Em alguns exemplares fêmeas, incluindo os parátipos, a pubescência da margem dorsal do própodo das patas ambulatórias estava ausente, mesmo em exemplares que apresentavam abundante pubescência no carpo. Crane (1975: 248) afirma que esta característica é mais persistente no segundo par de patas. De fato, a pubescência é mais facilmente detectável no segundo par; em alguns espécimes examinados, a pubescência do própodo estava ausente mesmo nesse par. Nos machos, a pubescência aveludada das patas ambulatórias estava sempre presente e era abundante.

Uca (Leptuca) stenodactylus (H. Milne Edwards & Lucas, 1843)

Estampa LV

Gelasimus stenodactylus H. Milne-Edwards & Lucas, 1843: 26, pl. 11, figs. 2, 2a; Smith, 1870: 139; Cano, 1889: 234.

Gelasimus gibbosus Smith, 1870: 140.

Uca stenodactyla Crane, 1941: 195, pl. 4, 5, 6, 9, figs. 4q, 15, 21, 28, 41, 42; Holthuis, 1954a: 163.

Uca stenodactylus Bott, 1954: 173, pl. 17, 18, figs. 16, 16a, b; Hendrickx, 1995: 143.

Leptuca stenodactylus Bott, 1973b.

Uca (Celuca) stenodactylus Crane, 1975: 282, pl. 38A-D, 50B, figs. 24K-M, 25D-F, 27K, L, 30C, D, 32D-F, 34D, 35G, H, 36E, 37O, 45S-UU, 46P, 47E, F, 48E, F, 53D, 71B, 81L, 101.

Uca (Leptuca) stenodactylus Rosenberg, 2001, Beinlich & von Hagen, 2006, Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Chile, Valparaíso.

Material-tipo: Holótipo macho. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Material examinado: 53 machos e 10 fêmeas. **Nicarágua:** Corinto (USNM 138826, 23m, 8f); **Costa Rica:** San Lucas, (USNM 76140, 2m), (USNM 76133, 2m), (USNM 76139, 2m); Puntarenas (USNM 39098, 2m); Port Parker (USNM 138827, 1m); Golfito (USNM 138828, 1m); **Panamá:** Chitre, Arallero Bay, (USNM 138829, 1m); Panama City, Bellavista (USNM 138830, 13m), (USNM 138831, 2f), (USNM 48795, 1m); Balboa, La Boca (USNM 138832, 1m); **Ecuador:** Puerto Bolivar (USNM 138833, 2m, 2f).

Diagose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Regiões hepática e branquial notavelmente arqueadas. Superfície dorsal da carapaça desprovida de pubescência. Fronte moderadamente larga. Órbitas retas. Margens ântero-laterais retas ou levemente sinuosas, divergentes, sem formar ângulo agudo na transição para às margens póstero-laterais. Sobrancelha larga. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, que tornam-se maiores e mais separados em direção à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor armados com

serrilhações fortes na porção mediana do pólex e do dátilo. Face externa da palma coberta por moderados tubérculos na margem superior, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma bem desenvolvida, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo mais longos que a palma. O primeiro levemente arqueado para cima ao longo de todo o comprimento, e o segundo levemente oblíquo, curvado para baixo no terço distal. Pubescência do hiato do quelípodo maior abundante. Patas ambulatórias longas, desprovidas de pubescência aveludada. Mero delgado, levemente convexo na região proximal da margem dorsal. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com poucos tubérculos irregulares na superfície anterior do carpo, sendo obsoletas no própodo. Do 3º ao 6º segmentos abdominais parcialmente fusionados.

Fêmeas: Superfície dorsal da carapaça finamente granulada. Mero do segundo e terceiro pares de patas ambulatórias levemente mais largos do que nos machos, armados com serrilhações moderadas na margem póstero-ventral.

Comentários: Em alguns exemplares, as margens ântero e póstero-laterais são indistintas e em dois machos (USNM 138826) a carena oblíqua da face interna da palma é quase ausente. A carapaça de *U. (Leptuca) stenodactylus* é fortemente arqueada quando comparada à de *U. (Leptuca) beebei*, com as regiões hepática e branquial fusionadas, porém não tão arqueada quanto em *U. (Leptuca) musica*. *Uca (Leptuca) stenodactyla* é bastante similar a *U. (Leptuca) beebei* e uma distinção detalhada entre estas duas espécies é fornecida por Crane (1975: 283).

Uca (Leptuca) tallanica von Hagen, 1968

Estampa LVI

Uca tallanica von Hagen, 1968: 412, figs. 5b, c 6; Hendrickx, 1995: 143.

Uca (Celuca) tallanica Crane, 1975: 264, pl. 35E-H, fig. 70J.

Uca (Leptuca) tallanica Rosenberg, 2001, Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Peru, Puerto Pizarro.

Material-tipo: Holótipo macho. Cinco machos e três fêmeas (Parátipos). Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

Material examinado: 7 machos. **Ecuador:** Puerto Bolivar (USNM 138838, 7m).

Diagnose – Macho: Carapaça arqueada, mas não semi-cilíndrica. Superfície dorsal da carapaça com 3 manchas pareadas de pubescência aveludada, sendo 2 pares preenchendo a depressão em forma de "H" e um par lateralmente adjacente a depressão em forma de "H". Fronte moderadamente estreita. Órbitas oblíquas. Margens ântero-laterais curtas, retas e levemente convergentes, formando um ângulo agudo na transição para às margens pósterio-laterais. Sobrancelha moderadamente estreita. Crenulações suborbitais formada por pequenos mas distintos tubérculos na margem interna, aumentando de tamanho em direção à margem orbital externa. Par de estrias pósterio-laterais curto. Margem interna dos dedos do quelípodo menor com serrilhações agudas nos dois terços distais. Margem ventral do mero do quelípodo maior armada com tubérculos na porção distal. Face externa da palma com tubérculos arredondados na margem superior, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Margem ventral da palma com uma linha de tubérculos moderados e bem definidos, preenchida com pubescência aveludada. Pequena depressão triangular, preenchida com pubescência aveludada, presente na transição entre a face externa da palma e o pólex. Carena oblíqua da face interna da palma quase ausente, formada por pequenos tubérculos. Linha de tubérculos pré-dactilar formada por tubérculos grandes e bem separados. Pólex mais curto que a palma, com a porção distal triangular. Dátilo mais longo que a palma, reto no terço

proximal e curvado para baixo nos 2 terços distais, ultrapassando o pólex. Hiato do quelípodo maior com pubescência aveludada abundante. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Mero moderadamente largo. Superfície anterior do carpo da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com uma linha de pequenos tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea (segundo Crane, 1975: 265): O número de manchas pubescentes da superfície dorsal da carapaça varia de dois a seis pares. Crenulações sub-orbitais lateralmente separadas e diminuindo gradualmente de tamanho em direção à margem orbital externa.

Comentários: Não foi possível analisar nenhum exemplar fêmea. A descrição apresentada por Crane (1975: 265) foi baseada na descrição original de von Hagen (1968) e no exame de dois parátipos imaturos. Os parátipos fêmeas depositados no RMNH são duas fêmeas imaturas. Como o exame de espécimes imaturos não é adequado para a elaboração de chaves e diagnoses, e como as mesmas já haviam sido reportadas por von Hagen (1968) e Crane (1975), esse material não foi solicitado para análise, e a descrição de Crane (1975) foi então utilizada.

Uca (Leptuca) tenuipedes Crane, 1941

Estampa LVII

Uca tenuipedes Crane, 1941: 186, pl. 2, 3, figs. 4m, 7, 13; von Hagen, 1968: 410; Hendrickx, 1995: 243.

Uca (Celuca) tenuipedes Crane, 1975: 258, pl. 34E-H, figs. 68H, 101.

Uca (Leptuca) tenuipedes Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Costa Rica, Balenas Bay.

Material-tipo: Holótipo macho. Nove machos e duas fêmeas (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: Holótipo (USNM 137409, 1m); Parátipo (USNM 137410, 8m, 1f), (USNM 79404, 1m, 1f).

Diagnose – Macho: Carapaça fortemente convexa, mas não semi-cilíndrica. Fronte moderadamente larga. Órbitas levemente oblíquas. Margens ântero-laterais curtas, retas ou levemente côncavas, formando um ângulo agudo na transição para às margens póstero-laterais. Sobrancelhas muito curtas. Crenulações sub-orbitais formadas por tubérculos muito pequenos na margem interna, tornando-se muito grandes e bem separados em direção à margem orbital externa. Par de estrias póstero-laterais curto. Dedos do quelípodo menor com fortes serrilhações na região mediana da margem interna do pólex e dátilo. Margem ântero-ventral do mero do quelípodo maior armado com tubérculos agudos. Face externa da palma com pequenos tubérculos na margem superior, tornado-se ausente em direção à margem ventral, a qual apresenta um linha formada por tubérculos grandes e arredondados, extendendo-se até o início do pólex. Carena oblíqua da face interna da palma ausente. Linha pré-dactilar formada por tubérculos grandes e bem separados, que se estendem ao longo da margem superior do pólex. Pólex mais curto que a palma, triangular, com uma linha de tubérculos na superfície interna na margem superior. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo, com pequenos tubérculos na região proximal da margem dorsal. Patas ambulatórias muito delgadas, com leve

pubescência aveludada presente na margem dorsal do carpo e própodo. Primeira pata do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmeas: Superfície dorsal da carapaça com pequenas granulações, próximas às margens ântero-laterais. Patas ambulatórias mais delgadas do que nos machos.

Comentários: A pubescência das patas ambulatórias estava ausente em alguns parátipos examinados. Na descrição original, Crane (1941) não menciona a presença de pubescência aveludada nas patas ambulatórias, e na descrição apresentada na monografia de 1975, ela afirma que a mesma é inconspícua, podendo estar presente na margem dorsal do carpo, ou ausente devido à abrasão (Crane, 1975: 259). Nos exemplares examinados que apresentavam pubescência, a mesma estava presente na margem dorsal do carpo e própodo.

As patas ambulatórias extremamente delgadas, principalmente das fêmeas, é um caráter diagnóstico importante para a distinção de *U. (Leptuca) tenuipedes* das demais espécies do gênero.

Uca (Leptuca) terpsichores Crane, 1941

Estampa LVIII

Uca terpsichores Crane, 1941: 202, pl. 4, 5, 6, 7, figs. 4w, 19, 24, 31, 37; 1957; von Hagen, 1968: 428

Uca (Minuca) terpsichores Bott, 1954: 173

Leptuca terpsichores Bott, 1973b.

Uca (Celuca) musica terpsichores Crane, 1975: 316, pl. 42E-H, 49, figs. 26H, 31G, 39E, F, 46M, 69G.

Uca musica terpsichores Hendrickx, 1995: 143.

Uca (Leptuca) terpsichores Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241.

Localidade-tipo: Canal Zone (= “Panama”), Balboa, La Boca.

Material-tipo: Holótipo macho. Um macho e três fêmeas (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 15 machos e 8 fêmeas. Holótipo (USNM 137417, 1m); Parátipos (USNM 137418, 2f), (USNM 79405, 1m, 1f); **Nicarágua**: Corinto (USNM 138604, 1f); **Costa Rica**: Port Parker (USNM 138605, 1m, 3f); Golfito (USNM 138606, 4m, 1f); **Panamá**: Panama Viejo (USNM 138607, 2m); Contreras Island (AMNH 11562, 1m); **Equador**: Jambeli Island, near mouth of Guayas River (USNM 138608, 3m).

Diagnose – Macho: Carapaça semi-cilíndrica. Regiões hepática e branquial fortemente arqueadas. Órbitas retas. Margens ântero-laterais longas, sinuosas, sem formar ângulo agudo na transição para às margens póstero-laterais. Sobrancelha larga. Crenulações sub-orbitais formada por tubérculos muito pequenos, quase ausentes na margem interna, tornando-se maiores e mais bem separados em direção à margem orbital externa. Dedos do quelípodo menor desprovidos de serrilhações, hiato moderadamente estreito. Face externa da palma coberta por pequenos tubérculos. Carena oblíqua da face interna da palma muito alta, formada por grandes tubérculos que diminuem de tamanho em direção à porção distal,

continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex e dátilo delgados, mais longos que a palma, o primeiro reto e o segundo oblíquo, curvado para baixo no terço distal. Hiato do quelípodo maior desprovido de pubescência aveludada. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência. Mero delgado. Primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior com uma linha de pequenos tubérculos na superfície anterior do mero e do carpo, sendo maiores no carpo. Do 3º ao 6º segmentos abdominais fusionados.

Fêmeas: Carapaça mais alta do que nos machos, com pequenas granulações na superfície dorsal, especialmente próximo às margens ântero e póstero-laterais. Sobrancelhas mais largas do que nos machos. Crenulações sub-orbitais levemente mais desenvolvidas do que nos machos na margem interna. Patas ambulatórias mais delgadas do que nos machos, porém mais fortes. Margem póstero-ventral do mero armada com pequenas serrilações. Do quinto ao sexto segmentos abdominais parcialmente fusionados.

Comentários: Alguns exemplares machos apresentavam as crenulações da margem sub-orbital similares às das fêmeas. *Uca (Leptuca) terpsichores* é bastante semelhante à *U. (Leptuca) musica*. As duas espécies podem ser separadas, entre outros, pelo exame dos dátilos dos quelípodos maior e menor, não arqueados nessa última espécie, resultando em hiatos mais estreitos em *Uca (Leptuca) terpsichores* do que em *U. (Leptuca) musica*.

Crane (1941) afirma que estas duas espécies são intimamente relacionadas, com *U. (Leptuca) musica* sendo claramente derivada de *U. (Leptuca) terpsichores*, mas perfeitamente distintas, e lista uma série de características úteis para a diferenciação entre as duas formas (Crane, 1941: 203). Na monografia de 1975 ela reduz as mesmas à categoria de subespécies devido, em parte, à falta de conhecimento, até aquele momento, do comportamento social em *U. (Leptuca) musica* (Crane, 1975: 9, 314). Entretanto, as duas formas são diferentes o suficiente para serem tratadas como espécies distintas. Diagnoses diferenciais entre estas podem ser encontradas em Crane (1975: 316, 317).

Uca (Leptuca) tomentosa Crane, 1941

Estampa LIX

Uca tomentosa Crane, 1941: 179, fig. 4h, 6; Hendirckx, 1995: 143.

Uca mertensi Bott, 1954: 169, pl. 16, figs. 11, 11a, b; von Hagen, 1968: 425, figs. 4b, c.

Uca (Celuca) tomentosa Crane, 1975: 161, pl. 35A-D, figs. 70E, 101.

Uca (Leptuca) tomentosa Rosenberg, 2001; Beinlich & von Hagen, 2006; Ng *et al.* 2008: 241

Localidade-tipo: Costa Rica, Puntarenas.

Material-tipo: Holótipo macho. Quatro fêmeas (Parátipos). National Museum of Natural History, Washington, DC.

Material examinado: 9 machos e 2 fêmeas. Holótipo (USNM 137411, 1m); Parátipos (USNM 137412, 3f), (USNM 79406, 1f); **Costa Rica**: Golfito (USNM 138839, 1m); **Panamá**: Panama Viejo, Rio Abajo (USNM 138840, 4m, 1f).

Diagnose – Macho: Carapaça fortemente arqueada, mas não semi-cilíndrica. Superfície dorsal da carapaça com pubescência aveludada na depressão em forma de "H" e na depressão adjacente. Fronte moderadamente larga. Órbitas levemente oblíquas. Margens ântero-laterais curtas, retas, levemente convergentes, formando um ângulo agudo na transição para às margens póstero-laterais. Sobrancelhas moderadamente largas. Crenulações sub-orbitais formadas por pequenos tubérculos na margem interna, tornando-se maiores em direção à margem orbital externa. Par de estrias póstero-lateral curto, coberto por pubescência aveludada. Quelípodo menor com pequenas e agudas serrilhações no terço distal do pólex e dátilo. Mero do quelípodo maior com pequenas serrilhações na margem ventral e na porção distal da margem dorsal. Face externa da palma com moderados tubérculos na margem superior, diminuindo de tamanho em direção à margem ventral. Carena oblíqua da face interna da palma alta, formada por moderados e arredondados tubérculos, diminuindo na porção distal, continuando ao longo da margem da cavidade carpal. Pólex levemente mais curto que a palma, reto. Dátilo mais longo que a palma, oblíquo, com a porção distal fortemente curvada para baixo, e com um

tubérculo na porção mediana na margem ventral. Hiato do quelípodo maior estreito, ausente do terço distal, com pubescência aveludada esparça. Patas ambulatórias desprovidas de pubescência aveludada. Mero muito largo. Superfície posterior do carpo com uma linha transversal formada por pequenos tubérculos. Primeira pata do lado do quelípodo maior desprovida de tubérculos. Segmentos abdominais não fusionados.

Fêmea: Pubescência aveludada da superfície dorsal da carapaça mais conspícua do que nos machos.

Comentários: O mero das patas ambulatórias de *U. (Leptuca) tomentosa* é extremamente largo para uma espécie do subgênero *Leptuca*, se assemelhando ao mero das patas ambulatórias de *U. (Minuca) thayeri* e *U. (Minuca) umbratila*. Essas características, aliada à presença de pubescência na superfície dorsal da carapaça, levaram Crane (1941: 181) a especular que estas eram intimamente relacionadas. Entretanto, uma série de características divergentes entre *U. (Leptuca) tomentosa* e as espécies do subgênero *Minuca* supracitadas não suportam essa afirmação, tendo então a mesma sido abandonada posteriormente por Crane (1975). Rosenberg (2001) também não encontrou uma relação próxima entre essas espécies na análise filogenética do gênero *Uca*.

Um juvenil examinado (USNM 138840) apresentava as órbitas muito oblíquas, como em *U. (Minuca) zaca*, mas a pubescência na margem dorsal da carapaça confirma a identificação como *U. (Leptuca) tomentosa*. No mesmo lote, havia uma fêmea com a carapaça fortemente arqueada, desprovida de pubescência e com as crenulações sub-orbitais bem desenvolvidas ao longo de toda a margem. Ademais, a margem póstero-lateral de um dos lados da carapaça era muito curta, voltada em direção ao centro da carapaça. Esse espécime estava em más condições de preservação, não sendo possível fazer uma identificação segura. Em um macho examinado (USNM 138839), a carena oblíqua da face interna da palma estava ausente.

Capítulo III

**Filogenia e Biogeografia das espécies de
caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814
(Decapoda: Ocypodidae)**

1. Introdução

Os caranguejos do gênero *Uca* constituem um grupo heterogêneo de espécies pan-tropicais que vivem, em geral, em ambientes estuarinos e manguezais (Crane, 1975). Atualmente, 94 espécies são reconhecidas, as quais estão divididas em oito subgêneros (Beinlich & von Hagen, 2006). Divisões dentro do gênero foram reconhecidas por vários autores, mas a primeira divisão oficial foi feita por Bott (1954), com dois subgêneros sendo reconhecidos: *Minuca* para os de frente larga e *Uca* para os de frente estreita. Posteriormente, Bott (1973b) divide o grupo em dez gêneros e, logo depois, Crane (1975) mantém a unidade do mesmo, mas reconhece nove subgêneros, sendo esta proposta, então, seguida pela grande maioria dos autores.

Nas últimas décadas, análises filogenéticas foram feitas com o intuito de clarificar as relações entre os subgêneros (Albrecht & von Hagen, 1981; Suzawa *et al.*, 1993) e, embora a maioria corroborasse a proposta de Crane (1975), estes trabalhos tratavam apenas de um número pequeno de espécies. O primeiro trabalho a analisar um grande número de espécies (pelo menos um representante de cada subgênero *sensu* Crane, 1975) e a usar dados de DNA, foram os de Sturmbauer *et al.* (1996) e Levinton *et al.* (1996), os quais também corroboravam, em grande parte, com a proposta de Crane (1975).

Uma análise com base em dados morfológicos, usando 88 espécies, foi feita por Rosenberg (2001), e os resultados foram semelhantes aos encontrados por Sturmbauer *et al.* (1996) e Levinton *et al.* (1996), sendo então a unidade do gênero mantida. Entretanto, Rosenberg (2001) encontrou problemas para enraizar a árvore com o grupo externo (*Ocypode*) e, baseado nos resultados de Sturmbauer *et al.* (1996) e Levinton *et al.* (1996), usou o subgênero *Uca* s. str. para enraizar o cladograma, assumindo que esse seria o grupo mais plesiomórfico dentro do gênero *Uca*, sendo então a atual área de ocorrência dessas espécies (Norte da América do Sul e América Central) o centro de origem.

Beinlich & von Hagen (2006), todavia, fizeram críticas aos resultados de Sturmbauer *et al.* (1996), Levinton *et al.* (1996) e Rosenberg (2001) e, após um estudo filogenético onde oito subgêneros são reconhecidos, afirmam que o subgênero *Australuca* é o mais plesiomórfico, sendo então o norte da Austrália o

centro de origem do grupo, e apresentam uma hipótese de dispersão das espécies a partir da região Indo-Pacífica. Assim, as propostas apresentadas são conflitantes, e não fazem relação com os processos geológicos e oceanográficos que podem ter atuado na formação e dispersão das espécies.

Após a revisão taxonômica das 56 espécies de *Uca* que ocorrem no Oceano Atlântico e costa Pacífica das Américas, foram encontradas várias incongruências com relação aos dados presentes na matriz de Rosenberg (2001). Ademais, Beinlich & von Hagen (2006) também reportam alguns dados que foram incorretamente codificados por Rosenberg (2001). Com isso, a presente contribuição tem como objetivo re-analisar a proposta filogenética de Rosenberg (2001) à luz das modificações sugeridas por Beinlich & von Hagen (2006).

Com os resultados obtidos, um cenário biogeográfico de surgimento e dispersão das espécies é apresentado, levando-se em consideração os aspectos geológicos e oceanográficos que podem ter exercido influência na evolução e atual distribuição das espécies.

2. Metodologia

Uma revisão da matriz com 236 caracteres morfológicos (Apêndice IV) propostos por Rosenberg (2001) foi realizada com base no exame direto de exemplares das 50 espécies de caranguejos do gênero *Uca* que ocorrem no Oceano Atlântico e no Pacífico Ocidental e que foram considerados na análise de Rosenberg (2001). A codificação de alguns caracteres para duas espécies do Indo-Pacífico (*U. formosensis* e *U. inversa*) também foi revisada com base na bibliografia.

Após a correção de algumas incongruências que estavam presentes na matriz original, uma nova matriz foi preparada (Apêndice V) e um novo cladograma foi gerado, utilizando a mesma metodologia seguida por Rosenberg (2001: 847), à exceção de que, desta feita, foi seguida a proposta de Beinlich & von Hagen (2006) e o subgênero *Australuca* foi usado como grupo externo, para testar se haveria mudanças com relação a topologia da árvore. Ademais, a versão do programa PAUP (Swofford, 1999) utilizada foi desenvolvida para a versão 9 do sistema operacional de computadores Apple Macintosh (MacOS 9). A busca pela árvore ótima ("optimal tree") foi feita pelo método heurístico (Swofford & Olsen, 1990). Após a obtenção do cladograma, o mesmo foi analisado e organizado através do programa MacClade 4.08 (Maddison & Maddison, 2005) para a versão 10 do sistema operacional de computadores Apple Macintosh (MacOS X).

A partir do cladograma obtido, um cenário da evolução e dispersão das espécies foi proposto seguindo a metodologia de Rosen (1992), onde os eventos paleoclimáticos, paleogeográficos e paleoceanográficos são levados em consideração.

Os espécimes examinados nesse trabalho estão depositados nas seguintes instituições: National Museum of Natural History (USNM), American Museum of Natural History (AMNH), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco (DOUFPE) e Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz (MZUESC). Material do Nationaal Natuurhistorisch Museum [anteriormente Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (RMNH)] e do Zoologischen Museums Hamburg (ZMH) também foram examinados, via empréstimo.

3. Resultados

A busca heurística resultou em 24 árvores igualmente parcimoniosas, de comprimento (L) = 1,603; índice de consistência (CI) = 0,17 e índice de retenção (RI) = 0,64, onde 217 caracteres foram considerados informativos. Uma análise de consenso estrito foi aplicada e a árvore resultante está apresentada na Figura 1. Como na árvore obtida por Rosenberg (2001: 849), os subgêneros *Australuca*, *Tabuca*, *Gelasimus* e *Uca* s. str. (excetuando-se *U. tangeri*) são monofiléticos, com *Uca (Tabuca) formosensis* não agrupando em nenhum dos subgêneros (ver discussão), assim como *U. (Uca) tangeri*. As espécies *U. (Minuca) thayeri* e *U. (Minuca) umbratila* agrupam com as demais espécies do subgênero *Minuca*, não justificando sua presença em um subgênero próprio (*Boboruca* sensu Crane, 1975). O subgênero *Paraleptuca* é parafilético, e *Minuca* e *Leptuca* são polifiléticos.

Duas importantes mudanças aparecem: o não agrupamento de *U. (Cranuca) inversa* entre as demais espécies de *Paraleptuca* e o de *U. (Uca) tangeri* com as demais espécies do subgênero *Uca* s. str. A primeira mudança corrobora a criação de um subgênero novo proposto por Beinlich & von Hagen (2006) para agrupar *U. (Cranuca) inversa*. O motivo que levou a essa mudança se deu após a correção do caractere 221 na matriz original de Rosenberg (2001) e que está mencionado em detalhes mais adiante. Por outro lado, o não agrupamento de *U. (Uca) tangeri* entre as demais espécies de *Uca* s. str. contradiz a proposta de Beinlich & von Hagen (2006) que colocam esta espécie dentro do subgênero *Uca* s. str. O caráter 195 (largura da frente) foi o responsável pelo não agrupamento de *U. (Uca) tangeri* entre os demais membros de *Uca* s. str. Quando este caráter era alterado na matriz, a mesma agrupava com as espécies de *Uca* s. str. As consequências deste não agrupamento de *U. (Uca) tangeri* estão discutidos adiante.

É oportuno ressaltar que, como *U. (Uca) tangeri* compartilha a autapomorfia definida por Beinlich & von Hagen (2006) com os membros do subgênero *Uca* s. str., isto é, o espinho oposto nas cerdas em forma de colher do segundo malixípodo, a mesma foi tratada como pertencente a este subgênero no presente trabalho.

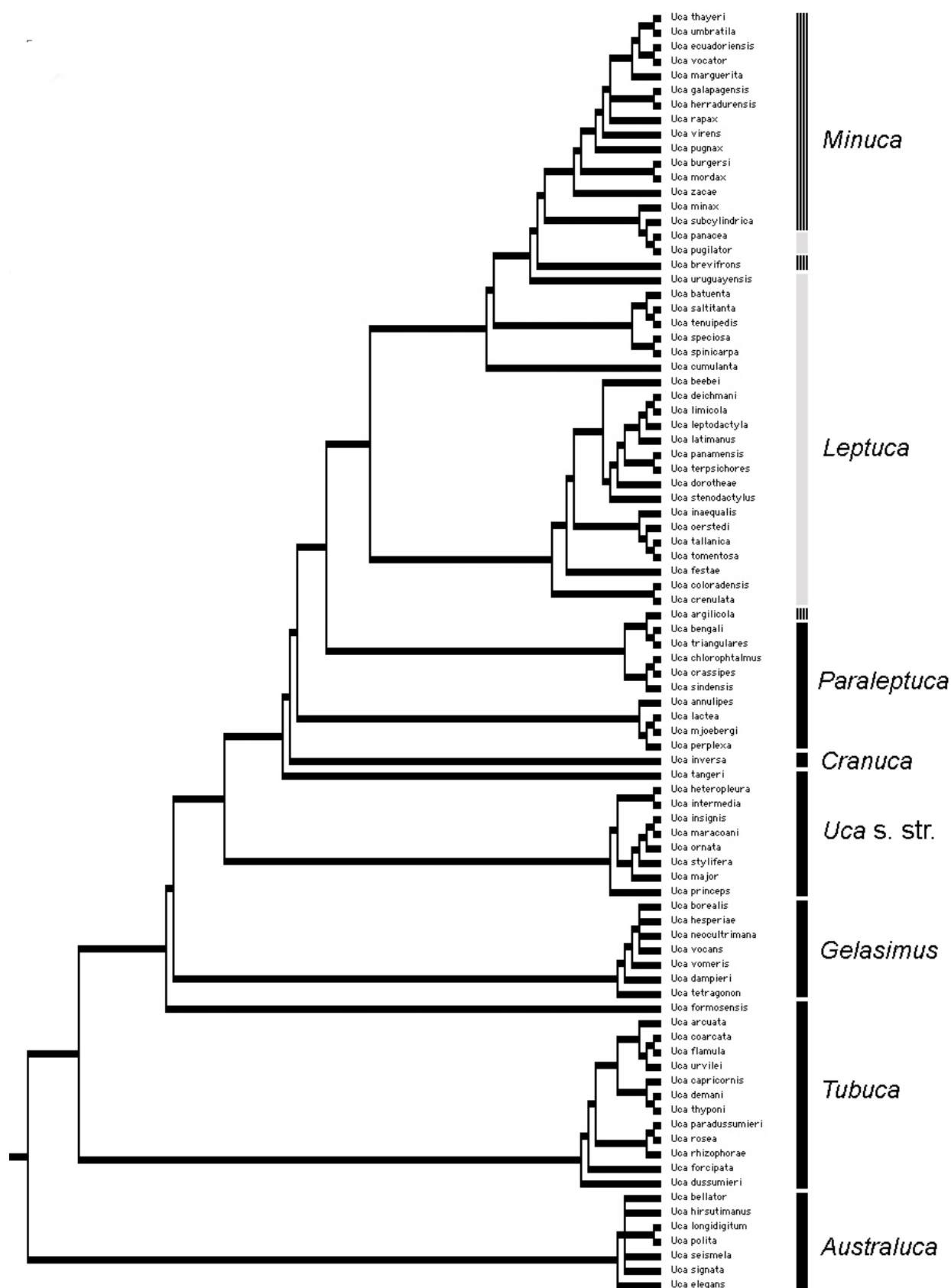


Figura 1. Consenso estrito de 24 árvores igualmente parcimoniosas ($L = 1,603$; $CI = 0,17$, $RI = 0,64$) para as espécies de caranguejos do gênero *Uca*. Os subgêneros seguem a proposta de Beinlich & von Hagen (2006).

De maneira geral, a topologia da árvore não difere da obtida por Rosenberg (2001). O posicionamento dos subgêneros (com a óbvia exceção de *Australuca* na base), com o subgênero *Uca* s. str. aparecendo após todos os subgêneros de frente estreita do Indo-Pacífico, de *U. (Cranuca) inversa* não agrupando com as demais espécies de *Paraleptuca* e com este último aparecendo como ancestral dos subgêneros americanos de frente larga (*Minuca* e *Leptuca*), apresenta diferenças interessantes do ponto de vista biogeográfico e permite a suposição de um cenário evolutivo que está apresentado adiante.

Com relação aos caracteres que suportam os clados, algumas considerações merecem ser feitas. Seguindo a premissa inicial de Hennig (1969), sinapomorfias são caracteres únicos, não conhecidos em nenhum dos grupos externos àquele com o qual se está trabalhando (Amorim, 1997). Já homoplasia é definida por Amorim (1997) como casos de semelhança adquirida independentemente na evolução de um grupo. O baixo CI encontrado sugere haver um grande número de homoplasias (Kluge & Farris, 1969), como também encontrado por Rosenberg (2001), onde o CI foi de 1,161 [embora o uso do CI como um índice para caracterizar a quantidade de homoplasias seja discutido por alguns autores (para uma revisão, ver Wiley *et al.*, 1991)]. Dessa maneira, algumas foram identificadas e comentadas. Rosenberg (2001) lista os caracteres 9, 147 e 170 como homoplásicos para o subgênero *Uca* s. str. No entanto, o caráter 9 não é homoplásico, e sim sinapomórfico, uma vez que é exclusivo das espécies deste subgênero, e é tratado como tal por Beinlich & von Hagen (2006). Já para o subgênero *Thalassuca* [excluindo *U. (Thalassuca) formosensis*] são listados por Rosenberg (2001) os caracteres 8, 24 e 29 como homoplásicos do grupo. Entretanto, entre estes, o caráter 24 é sinapomórfico para as espécies de *Thalassuca*. Beinlich & von Hagen (2006) consideram as linhas laterais de cerdas presentes na região mediana do moinho gástrico como uma autapomorfia do subgênero *Thalassuca*. Entretanto, esse caráter não foi analisado por Rosenberg (2001).

Para o subgênero *Tubuca*, são listados os caracteres 61, 83 e 190 como homoplásicos. Nenhum dos 236 caracteres utilizados por Rosenberg (2001) foi sinapomórfico para as espécies deste subgênero. Beinlich & von Hagen (2006), consideram a coloração não críptica dos juvenis e o hábito de cortar um disco de lama do exato tamanho da abertura da galeria para selar a entrada da mesma como

apomorfias do subgênero *Tubuca*. No entanto, estes caracteres não foram considerados por Rosenberg (2001) embora o autor tenha incluído caracteres populacionais e etológicos na análise (e.g. caráter 24). O mesmo se aplica ao subgênero *Australuca* onde apenas o caráter 31 é considerado homoplásico por Rosenberg (2001), com nenhum dos caracteres analisados sendo autapomórficos para o grupo. O caráter 233, todavia, também pode ser considerado homoplásico para o subgênero, uma vez que só se repete em quatro espécies de *Tubuca* e em duas espécies de *Uca* s. str., provavelmente, devido a paralelismos.

Beinlich & von Hagen (2006) afirmam que o subgênero *Australuca* não é bem definido pelas autapomorfias listadas, já que a longa projeção tubular do gonópodo é compartilhada em *U. (Tubuca) urvillei* e em parte das espécies de *Paraleptuca*. Ademais, os dois sulcos presentes no pólex e dátilo do quelípodo maior apresentam diferentes níveis de redução, culminando em apenas um em algumas espécies do subgênero (Beinlich & von Hagen, 2006: 14, fig 5g, h).

No que diz respeito ao clado com os subgêneros *Paraleptuca*, *Minuca* e *CelUCA*, Rosenberg (2001) menciona os caracteres 51, 85, 169, 195, 210 e 221 como aqueles que suportam o mesmo. Entretanto, uma observação deve ser feita ao caráter 221 [presença da estrutura "botão de pressão" ("pleonal clasping") na cavidade abdominal]. Rosenberg (2001) considerou essa estrutura presente em *U. (Cranuca) inversa*. Entretanto, Beinlich & von Hagen (2006) corrigem essa informação e, devido ao fato de *U. (Cranuca) inversa* ser a única espécie de frente larga [excetuando-se *U. (Uca) tangeri*] a não apresentar tal estrutura, resolvem criar o Subgênero *Cranuca* para abrigá-la, uma vez que os autores consideram o aparecimento do "pleonal clasping" uma das mais importantes invenções dentro de todo o gênero. Com esse caráter corrigido na nova matriz, um interessante resultado aparece, com *U. (Cranuca) inversa* não agrupando num clado com as espécies de *Paraleptuca*, corroborando assim a criação do novo subgênero por Beinlich & von Hagen (2006). Com isso, essa estrutura passa a ser sinapomórfica para *Paraleptuca*, *Minuca* e *Leptuca*, já que a presença da frente larga (caráter 195) está presente em *U. (Uca) tangeri* e em *U. (Cranuca) inversa*.

Com referência especial ao subgênero *Paraleptuca*, Rosenberg (2001) lista os caracteres 8, 41 e 61 como homoplásicos ao grupo. No entanto, nenhum desses

caracteres é comum a todas as espécies desse subgênero, e nenhum dos 236 caracteres listados por Rosenberg (2001) é autapomórfico ao grupo, devido ao fato dos resultados encontrados não indicarem uma monofilia do mesmo. Beinlich & von Hagen (2006) reconhecem a unidade do subgênero com base em duas sinapomorfias, as quais não estão presentes na lista de Rosenberg (2001), mas admitem o fato do subgênero ser problemático.

Com respeito aos subgêneros *Minuca* e *Leptuca*, Rosenberg (2001) afirma que eles não são bem definidos, e não menciona sinapomorfias e homoplasias. Uma análise dos caracteres, contudo, mostra que as estrias póstero-laterais são sinapomórficas aos subgêneros, com as espécies de *Minuca* apresentando um padrão fixo de dois pares de estrias, e as de *Leptuca* com nenhum ou apenas um par. Beinlich & von Hagen (2006) consideram essa característica como uma autapomorfia desses subgêneros. Na presente análise, as espécies *U. (Leptuca) pugilator*, *U. (Leptuca) panacea* e *U. (Leptuca) subcylindrica* agruparam em meio as demais espécies de *Minuca*, ao passo que *U. (Minuca) argilicola* aparece em meio as espécies de *Paraleptuca*. As causas para esses agrupamentos estão discutidas na próxima seção.

4. Discussão

A árvore obtida no presente estudo confirma, em parte, a subdivisão proposta por Beinlich & von Hagen (2006), onde o gênero *Uca* está dividido em oito subgêneros. Dentre as diferenças mais importantes com relação ao trabalho original de Rosenberg (2001), está a não inclusão de *Uca (Cranuca) inversa* no clado com às demais espécies do subgênero *Paraleptuca* e o de *U. (Uca) tangeri* entre às espécies de *Uca* s. str., o que levanta a questão desta segunda espécie ser classificada em um subgênero próprio, *Afruca*, como proposto por Crane (1975). O caráter 195 (largura da frente) foi o responsável pelo não agrupamento de *U. (Uca) tangeri* no clado contendo as espécies de *Uca* s. str. Esta espécie apresenta frente larga, ao passo que as espécies de *Uca* s. str. apresentam frente estreita. *Uca (Uca) tangeri* esta codificada na matriz original de Rosenberg (2001) como apresentando frente larga, mas no presente trabalho, a mesma só agrupava em meio as espécies de *Uca* s. str. quando era codificada como possuindo frente estreita.

Dessa forma, levando-se em consideração os dois caracteres chave para classificação de *U. (Uca) tangeri*, quais sejam, a largura da frente e o espinho das cerdas em forma de colher do segundo maxilípodo, percebe-se claramente que o primeiro parece ter sido mais importante que o segundo na evolução do grupo, uma vez que, por possuir uma frente larga, esta espécie passou a ocupar um número maior de habitats. De fato, *U. (Uca) tangeri* têm sido encontrada habitando diferentes tipos de ambiente, desde áreas entre-marés inferiores até áreas superiores. Assim, se a presente análise estiver correta, *U. (Uca) tangeri* deve ser classificada em um subgênero próprio, no caso, *Afruca*, como proposto inicialmente por Crane (1975). Por outro lado, a sinapomorfia que suporta o subgênero *Uca* s. str. deixa de ser válida, já que passa a ser compartilhada com o subgênero *Afruca*.

Em um recente trabalho previsto para ser publicado em 2009, o grupo do Dr. Spivak propõe que *Uca (Uca) tangeri* deve ser classificada em um subgênero próprio, com base em estudos da morfologia larval, onde esta espécie apresenta estruturas que não estão presentes nas larvas dos membros de *Uca* s. str. (Dr. Eduardo Spivak, com. pess.). Nenhum caráter larval foi utilizado por Rosenberg (2001), de modo que a real classificação desta espécie só poderá ser resolvida com uma nova análise filogenética que englobe novos caracteres, inclusive larvais.

O não agrupamento de *Uca* (*Cranuca*) *inversa* em meio as demais espécies de *Paraleptuca* corrobora a criação de um subgênero próprio para esta espécie. Entretanto, seguindo essa premissa, *Uca* (*Tubuca*) *formosensis* também deveria ser colocada em um subgênero próprio. Esta espécie é endêmica da ilha de Taiwan, e pouco se sabe sobre sua taxonomia e ecologia. Crane (1975) analisou apenas 7 exemplares dessa espécie e classificou-a como um membro do subgênero *Thalassuca* (= *Gelasimus*). Entretanto, Shih *et al.* (1999) fazem uma revisão morfológica detalhada dessa espécie e concluem que a mesma deve ser classificada como um membro do subgênero *Deltuca sensu* Crane (1975) (= *Tubuca*), uma vez que ela compartilha mais características com os membros deste subgênero do que com os de *Thalassuca* (= *Gelasimus*). Entretanto, os autores concluem afirmando que um maior conhecimento sobre a morfologia, comportamento, bioquímica e ecologia dessa espécie, bem como das espécies relacionadas, pode vir a dar suporte para a criação de um subgênero próprio para a mesma.

A pouca similaridade de *U. (Tubuca) formosensis* com os membros de *Thalassuca* (= *Gelasimus*) também foi observada por Rosenberg (2001), mas por outro lado, a mesma não agrupa com os demais membros de *Deltuca* (= *Tubuca*). Rosenberg (2001) afirma não está seguro de que *U. (Tubuca) formosensis* deva ser colocada em um subgênero próprio, e conclui afirmando que a exata relação desta espécie dentro do gênero *Uca* permanece incerta. Beinlich & von Hagen (2006) não examinam exemplares de *U. (Tubuca) formosensis*, seguindo então a classificação proposta por Shih *et al.* (1999), que a colocam entre os demais membros de *Tubuca*. Duas apomorfias são citadas para o subgênero *Tubuca* por Beinlich & von Hagen (2006), a conspícua coloração dos juvenis e 2 padrões ontogenéticos de cores, resultando em 3 estágios de coloração (juvenis, intermediários e adultos) e o hábito de cortar um disco de lama do exato tamanho da entrada da galeria para selar a mesma.

Shih *et al.* (1999) não fazem menção à coloração dos juvenis, embora reportem variações quanto a coloração da carapaça e patas ambulatoriais nos adultos. Ademais, afirmam que *U. (Tubuca) formosensis* tem o hábito de construir chaminés ("chimney") na entrada da galeria o que, provavelmente, impediria o fechamento da mesma com um disco de lama, embora em um estudo posterior,

Shih *et al.* (2005) afirmem que esse comportamento só se dá na época de reprodução, após o macho atrair uma fêmea para sua galeria, para que a mesma possa maturar os ovos. Informações sobre se *U. (Tubuca) formosensis* tem ou não o hábito de selar a entrada da toca não foram encontradas na bibliografia pertinente. Dessa maneira, caso esta espécie não apresente, de fato, as apomorfias listadas por Beinlich & von Hagen (2006) para o subgênero *Tubuca*, aliada ao atual posicionamento dessa espécie na análise cladística, um subgênero novo deve ser proposto para abrigar a mesma.

Com relação ao subgênero *Paraleptuca*, os resultados encontrados indicam que o mesmo não é monofilético. Beinlich & von Hagen (2006) afirmam que este é um subgênero heterogêneo, sendo difícil de definir. Crane (1975) também se deparou com essa incoerência ao analisar as espécies de frente larga do Indo-Pacífico, o que a levou a criar o Subgênero "*Amphiuca*" para abrigar as espécies *U. sindensi*, *U. chlorophthalmus*, *U. inversa* e *U. crassipes*, com as demais espécies, fazendo parte do subgênero *Celuca* (= *Paraleptuca*).

A intenção de Crane (1975) em separar estas espécies é seguida, em parte, por Beinlich & von Hagen (2006), com a criação do subgênero *Cranuca* para abrigar *U. inversa*. Entretanto, as demais espécies de "*Amphiuca*" compartilham duas sinapomorfias listadas por Beinlich & von Hagen (2006) com as espécies de "*Celuca*" do Indo-Pacífico (= *Paraleptuca*), o que garante a unidade do subgênero. Uma análise que inclua as sinapomorfias propostas por Beinlich & von Hagen (2006) pode lançar luz sobre o verdadeiro "status" do subgênero *Paraleptuca*.

Um clado a parte, dentro de *Paraleptuca*, é formado pelas espécies *U. lactea*, *U. mjobergi*, *U. annulipes*, *U. albimanus* e *U. perplexa*, as quais foram tratadas por Crane (1975) como subespécies de *U. lactea* (grupo *U. lactea*), e como um gênero a parte (*Austruca*) por Bott (1973b). Beinlich & von Hagen (2006) reconhecem a unidade desse grupo, mas sugerem cautela a quem deseje remover essas espécies do subgênero *Paraleptuca*. Caso um subgênero seja proposto para abrigar essas espécies, invariavelmente, deverá herdar o nome *Austruca* proposto por Bott (1973b), e uma confusão com *Australuca* parece inevitável.

Ainda com relação ao subgênero *Paraleptuca*, a espécie *U. (Minuca) argilicola* agrupou com os membros deste subgênero. Esse agrupamento é tido por

Rosenberg (2001) como resultado de "long-branch effect", embora esse fenômeno seja relacionado, particularmente, a dados moleculares (Bergsten, 2005). Dessa maneira, uma outra via dos motivos que levaram a esse agrupamento pode ser traçada. Crane (1975) classificou *U. (Minuca) argilicola* como um membro do subgênero *Celuca* (= *Leptuca*) embora afirmasse que a espécie não parece ter relações com os demais membros deste subgênero. Com relação às espécies de frente larga do Indo-Pacífico (= *Paraleptuca*), Crane (1975), como já comentado acima, reconhecia dois grupos distintos: um que ela agrupou em um subgênero criado para abrigá-las, "*Amphiuca*", e outro formado pelas espécies do grupo *U. lactea*, que ela acreditou que fossem parte de "*Celuca*".

O agrupamento de *U. (Minuca) argilicola* em meio às espécies do grupo *U. lactea* mostra que Crane (1975) tinha razão quando percebeu certas similaridades entre as espécies deste grupo, com os *Celuca* (= *Leptuca*) do Novo Mundo, embora tenha mantido cautela ao comentar que *U. argilicola* não mostra relações claras com os demais membros de *Celuca* (= *Leptuca*). De fato, nas análises de Levinton *et al.* (1996), com o uso de ADN, esta espécie agrupa em meio aos demais representantes do subgênero *Minuca*, e a presença de dois pares de estrias póstero-laterais confirma a classificação de *U. (Minuca) argilicola* como um membro de *Minuca*. Por outro lado, parece que essa espécie guarda certas similaridades com os membros de *Paraleptuca*, especialmente com os do grupo *U. lactea*. Dessa forma, uma comparação detalhada destas espécies poderia clarificar certos pontos no que diz respeito a evolução e relacionamento destas formas.

Outros dois subgêneros, *Minuca* e *Leptuca*, também não apresentam uma monofilia bem definida. Rosenberg (2001) não faz nenhuma menção a esse fato, apenas sugerindo a mudança de nome de *Celuca* para *Leptuca* e a inclusão das espécies de *Boboruca* dentro de *Minuca*. Entre estes dois subgêneros, *Minuca* parece ser melhor definido, onde as espécies apresentam um padrão fixo de duas estrias póstero-laterais na carapaça. Já as espécies de *Leptuca* podem apresentar nenhum ou um par de estrias póstero-laterais. O agrupamento de *U. (Leptuca) pugilator*, *U. (Leptuca) panacea* e *U. (Leptuca) subcylindrica* em meio às demais espécies de *Minuca* fazem com que Rosenberg (2001) sugira que os mesmos devem ser transferidos para este subgênero.

Inicialmente foi suspeitado que o agrupamento de *U. (Leptuca) subcylindrica* em meio aos demais membros de *Minuca* pode ter se dado devido ao fato de Rosenberg (2001) ter considerado a espécie como possuindo dois pares de estrias póstero-laterais. De fato, em alguns exemplares, há dois pares de estrias, mas o segundo par é sempre mal definido, estando ausente em alguns espécimes. A alteração desse caráter na matriz, no entanto, com o mesmo sendo codificado como indefinido, não alterou a posição de *U. (Leptuca) subcylindrica* na árvore.

Uca (Leptuca) subcylindrica é uma espécie que apresenta caracteres de dois subgêneros, de modo que Crane (1975) havia colocado *U. (Leptuca) subcylindrica* como um membro de subgênero *Minuca*, embora afirmasse que com o aumento do conhecimento acerca desta espécie, uma mudança para *Celuca* (= *Leptuca*) poderia ser indicada no futuro (Crane, 1975: 209). Thurman (1984) e Barnwell & Thurman (1984) listam uma série de caracteres morfológicos e comportamentais que garantem a classificação desta espécie dentro do subgênero *Celuca* (= *Leptuca*).

Com relação a *U. (Leptuca) pugilator* e *U. (Leptuca) panacea*, todos os caracteres foram analisados e as razões para o agrupamento destas espécies em meio a *Minuca* não puderam ser determinadas. Considerando que as espécies apresentam apenas um par de estrias póstero-laterais, sendo esta a autapormorfia definida por Beinlich & von Hagen (2006) para o subgênero *Leptuca*, então, estas espécies devem ser definidas como membros deste subgênero.

De maneira geral, as espécies de *Minuca* vivem em solos lamosos, e preferem habitar áreas vegetadas, ao passo que a grande maioria das espécies de *Leptuca* são encontradas em áreas entre-marés superiores, vivendo em solos arenosos (Crane, 1975; Barnwell & Thurman, 1984; Bezerra *et al.* 2006; Bezerra & Mathews-Cascon, 2006). *Uca (Leptuca) pugilator*, *U. (Leptuca) panacea* e *Uca (Leptuca) subcylindrica*, são espécies endêmicas da América do Norte, com as duas últimas sendo encontradas apenas no Golfo do México, onde vivem em solos arenosos e em áreas entre-marés superiores, confirmando assim o padrão conhecido para as espécies de *Leptuca*. A relação destas espécies com os demais membros de *Minuca* merece atenção especial em estudos futuros.

Os subgêneros formados por espécies de frente estreita (*Australuca*, *Tubuca*, *Gelasimus* e *Uca* s. str.), são monofiléticos, resultando em uma parafilia entre os mesmos, com um outro clado monofilético sendo reconhecido quando são tratadas todas as espécies de frente larga. Este resultado levanta a questão sobre o monofiletismo do gênero e traz à tona a divisão do mesmo em um nível genérico, e não subgenérico. Grupos parafiléticos não são reconhecidos como naturais na taxonomia moderna (De Quieroz & Gauthier, 1990; Wiley *et al.*, 1991), embora alguns autores defendam o reconhecimento de grupos parafiléticos (Brummitt, 2002; 2003). Contudo, foge do escopo da presente contribuição discutir as questões teóricas entre a filogenética cladística (onde apenas grupos monofiléticos são aceitos) e a filogenética evolucionista (onde certa parafilia é aceita, especialmente em linhagens derivadas).

No entanto, se for seguida a premissa da escola cladística, e considerando-se que a presente análise filogenética esteja correta, os subgêneros de frente estreita (*Australuca*, *Tubuca*, *Gelasimus* e *Uca* s. str.) seriam elevados ao "status" de gênero. Um gênero precisaria ser erigido pra abrigar *Uca (Tubuca) formosensis*, enquanto *U. (Uca) tangeri* seria classificada dentro do gênero *Afruca*. As espécies de frente larga do Indo-Pacífico fariam parte dos gêneros *Paraleptuca*, *Austruca* (derivado de *Paraleptuca*) e *Cranuca*. As espécies de frente larga do Novo Mundo seriam reunidas em um único gênero (*Minuca*) o qual seria formado por 2 subgêneros (*Minuca* e *Leptuca*). Uma outra proposta agruparia todas as espécies de frente larga em um único gênero (*Minuca*) o qual seria formado por 6 subgêneros (*Afruca*, *Cranuca*, *Austruca*, *Paraleptuca*, *Minuca* e *Leptuca*) (Figura 2).

A quebra do gênero *Uca* em 10 novos gêneros e dois subgêneros havia sido proposta por Bott (1973b), embora os limites entre os gêneros não fossem claros. Contudo, logo após o trabalho de Bott (1973b) surge a monografia de Crane (1975) onde todas as espécies do gênero conhecidas até então são revisadas em detalhe, e a unidade do gênero mantida. Como a revisão final de Von Richard Bott sobre o gênero *Uca* nunca foi terminada devido ao seu falecimento em 1974 e como o trabalho de Crane (1975) trazia informações taxonômicas e morfológicas exaustivas, além de limites claros entre os subgêneros, os autores subsequentes seguiram a proposta de Crane (1975) e mantiveram a unidade do mesmo, reconhecendo divisões subgenéricas.

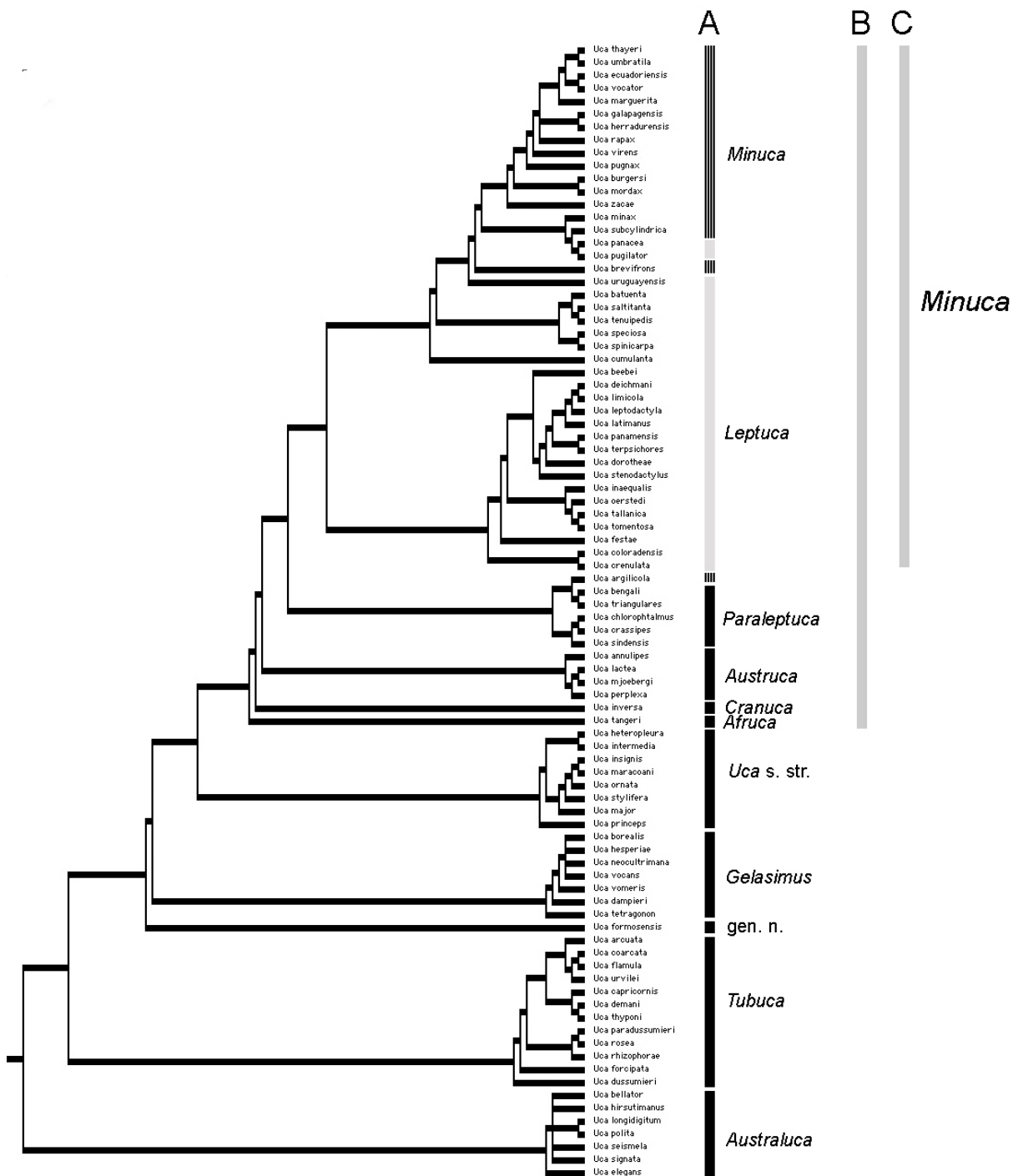


Figura 2. Subdivisões do gênero *Uca* sensu lato baseadas na presente filogenia. A. Proposta onde 11 gêneros são reconhecidos. B. Todas as espécies de frente larga seriam classificadas no gênero *Minuca*, o qual seria formado por 6 subgêneros. C. Apenas as espécies de frente larga do Novo Mundo seriam classificadas no gênero *Minuca*, formado por 2 subgêneros.

A unidade do gênero é reconhecida por Rosenberg (2001), embora seus resultados apontem para uma parafilia entre os subgêneros de frente estreita e de frente larga, e propõe um modelo de evolução onde o ancestral dos chama-maré vivia nas Américas e tinha uma frente larga (relativo a *U. tangeri*). A largura da frente teria então se tornado estreita, para formar as espécies de frente estreita do subgênero *Uca* s. str., sendo este então o grupo mais plesiomórfico. Um estoque desse subgênero teria cruzado o Pacífico para dar origem às espécies de frente estreita do Indo-Pacífico, e as demais, formando as espécies de frente larga americanas. Esse cenário, de acordo com Rosenberg (2001), é suportado pelas análises moleculares de Levinton *et al.* (1996) e Sturmbauer *et al.* (1996) e pelo registro fóssil.

Beinlich & von Hagen (2006) afirmam que os resultados moleculares encontrados devem ser vistos com reservas, uma vez que incongruências entre dados morfológicos e de ADN são frequentes na literatura, além de no estudo de Levinton *et al.* (1996) o problema do “long-branch-attraction” não ter sido levado em consideração. Em adição, o registro fóssil mencionado por Rosenberg (2001) foi feito por Brito (1972) e se refere a *Uca maracoani antiqua*, uma espécie de frente estreita, coletada em estratos do Mioceno (formação Pirabas), no Pará. Entretanto, Távora (2001) após revisar os espécimes de Brito (1972) e com base em exemplares recentemente coletados, afirma que a espécie em questão é *U. (Uca) maracoani* (Figura 3a e b), e não uma outra forma como sugerido por Brito (1972). Martins Neto (2001) descreve *Uca inaciobrito* com base em carcinólitos coletados na região, mas Távora (com. pess.) afirma que os fósseis de *Uca* da formação Pirabas, no norte do Pará, tratam-se de *U. (Uca) maracoani*.

Ademais, dada as variações morfológicas existentes entre os representantes do subgênero *Uca* s. str. e as demais espécies de *Leptuca* e *Minuca*, é provável que este subgênero tenha surgido antes do Mioceno. Rosenberg (2001) afirma ainda que o ancestral de frente larga é suportado pelo fato dos possíveis grupos externos de *Uca* possuírem frente larga (e.g. *Ocypode* e *Macrophthalmus*). No entanto, de acordo com Beinlich & von Hagen (2006), *Heloeccius*, um grupo de frente estreita da Austrália, é o mais provável grupo externo de *Uca*.

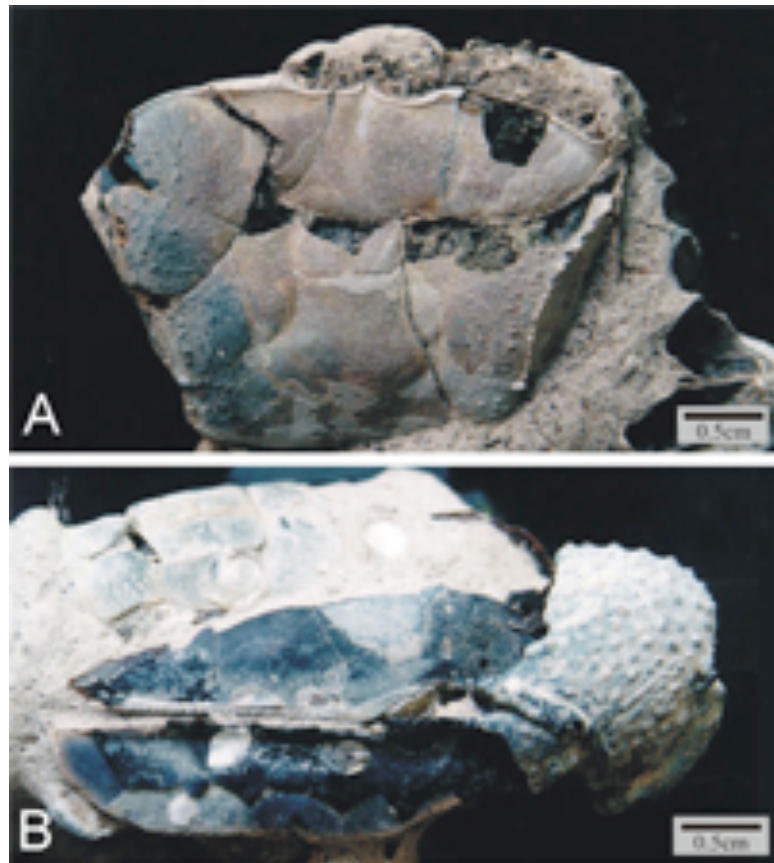


Figura 3. Carcinólitos de *Uca (Uca) maracoani* da Formação Pirabas (Eoceno), do Estado do Pará, Brasil. A. Superfície dorsal da carapaça. B. Face externa da palma, pólex e dátilo. Imagens cedidas pelo Prof. Dr. Vladimir Távora (UFPA).

Por fim, a proposta de Rosenberg (2001) depara-se com o fato de precisar ter havido uma migração trans-pacífica a partir das Américas. Migrações trans-Pacíficas, do Indo-Pacífico para o Pacífico oriental, têm sido registradas para 15 espécies de peixes (Leis, 1984) e 61 espécies de moluscos Gastrópodes (Emerson, 1991). Entretanto, não existem evidências de migrações bem sucedidas no sentido contrário (Briggs, 2003), apesar do fato da corrente equatorial transportar larvas nesse sentido (Scheltema, 1988). Vale ressaltar que, no Mioceno, a distância entre o Pacífico Oeste e o Pacífico Leste era bem maior que atualmente. Além disso, as condições paleogeográficas e paleoceanográficas não são levadas em consideração por Rosenberg (2001) para explicar o surgimento e dispersão das espécies.

Um outro cenário é proposto por Beinlich & von Hagen (2006). Considerando que o subgênero *Australuca* é o mais ancestral, com o gênero *Heloecius* sendo o grupo-irmão mais próximo, e dada a atual área de ocorrência destes grupos, o norte da Austrália seria, então, o centro de origem, onde as espécies de frente estreita teriam se diversificado no Indo-Pacífico para dar origem aos demais grupos de frente estreita da região (*Tubuca* e *Gelasimus*), e invadido as Américas via o proto-oceano de Wagner, o qual surgiu no Mioceno, para formar as espécies de frente estreita do Novo Mundo (*Uca* s. str.) A diversificação no Indo-Pacífico teria produzido ainda as espécies de frente larga da região (*Cranuca* e *Paraleptuca*), com uma segunda invasão pelas mesmas tendo ocorrido via Mar de Tethys, no Eoceno, originando as espécies de frente larga do Novo Mundo.

A primeira invasão das Américas é justificada por Beinlich & von Hagen (2006) pela presença do fóssil de *Uca maracoani* encontrado em estratos do Mioceno da região, ao passo que a segunda invasão, com os membros de *Cranuca* e *Paralaptuca* sendo os prováveis ancestrais de *Minuca* e *Leptuca* seria suportada pela presença de cerdas na base do moinho gástrico de *U. (Paraleptuca) sindensis* e *U. (Cranuca) inversa* que parecem ser precursoras das presentes em espécies de *Minuca* e *Leptuca* e pela atual área de ocorrência destas duas espécies, o leste da África e o Kuwait e Paquistão, antiga abertura leste do Mar de Tethys.

Entre o fim do Mesozóico e início do Cenozóico, as correntes marinhas não favoreciam uma dispersão para o norte da América do Sul a partir da Austrália, e o fóssil de *U. maracoani* encontrado, apenas indica que a mesma estava presente no Mioceno, com o grupo podendo ter atingido a região muito antes. Com isso, um novo cenário é então proposto.

O ponto de surgimento das espécies do gênero *Uca* é difícil de determinar, mas sabe-se que a família Ocypodidae teria sido originada a partir de membros das famílias Goneplacidae e Retropiluminidae, no Cretáceo (Távora, com. pess.). No início do período Cretáceo (≈ 140 ma), o clima do planeta era mais quente que o atual ($\approx 5-7^{\circ}\text{C}$), e o nível do mar encontrava-se entre 100-200 mt. mais alto que hoje, o que fazia com que mares rasos cobrissem os continentes (Patzkowsky *et al.*, 1991; Riccardi, 1991). Correntes de águas quentes vindas do equador aqueciam as regiões polares, fazendo com que grande parte dos oceanos tivesse águas

tipicamente tropicais. Nessa época, o Mar de Tethys era um mar grande, que havia sido formado no fim do Jurássico (≈ 170 ma) e que conectava o Oceano Pacífico com o norte da África e América do Sul (Riccardi, 1991) (Figura 4). Dadas as atuais exigências das espécies de *Uca*, percebe-se que essas condições eram ideais para o surgimento de um grupo que habitasse águas quentes e que vivesse em áreas entre-marés inferiores, como demonstrado pelos atuais representantes dos subgêneros *Australuca*, *Tabuca*, *Gelasimus* e *Uca* s. str.



Figura 4. Mapa com a posição dos continentes e do Mar de Tethys no início do Período Cretáceo (Idade: Aptiano). Modificado de Scotese (1991).

De fato, Crane (1975: 438) sugere que as formas de *Uca* teriam surgido no Cretáceo, na época que o Mar de Tethys atingia seu máximo em expansão. Assim, as espécies surgidas na Austrália teriam atingido a China, Índia (na época, uma grande ilha) e, em menor grau, o oeste da África, originando os representantes dos atuais subgêneros *Australuca*, *Tabuca* e *Gelasimus*. Sabe-se que essa região apresentava alta atividade tectônica, tendo havido vários eventos de soerguimentos e rebaixamentos de placas, principalmente das placas de Java, Sunda e Sahuli (Scotese, 1991; Winterer, 1991), o que poderia ter sido responsável pelo isolamento de populações, com consequente formação de novas espécies (Crane, 1975).

Com isso, o centro de origem seria a Austrália, como proposto por Crane (1975) e por Beinlich & von Hagen (2006). Porém, o estoque ancestral das espécies de frente estreita do Novo Mundo teria atingido a América do Sul via Mar de Tethys, e não pelo sul da África, no Mioceno, como proposto por Beinlich & von Hagen (2006) ou via estreito de Behring, como sugerido por Crane (1975). Essa hipótese é corroborada pelo fato de que havia correntes marinhas se deslocando de leste para oeste, favorecendo a dispersão para o norte da América do Sul a partir da Austrália. Mesmo uma passagem pelo sul da África no Cretáceo médio não seria possível, uma vez que os continentes africano e sul americano ainda estavam unidos (Figura 5), não havendo então uma ligação entre o Oceano Índico e o norte da América do Sul (Néraudeau & Mathey, 2000). A única via de ligação do Índico com o norte da América do Sul, seria pela costa oeste deste segundo continente, mas as correntes frias, bem como a distância, não permitiam essa dispersão a partir da Austrália (Riccardi, 1987; 1988).

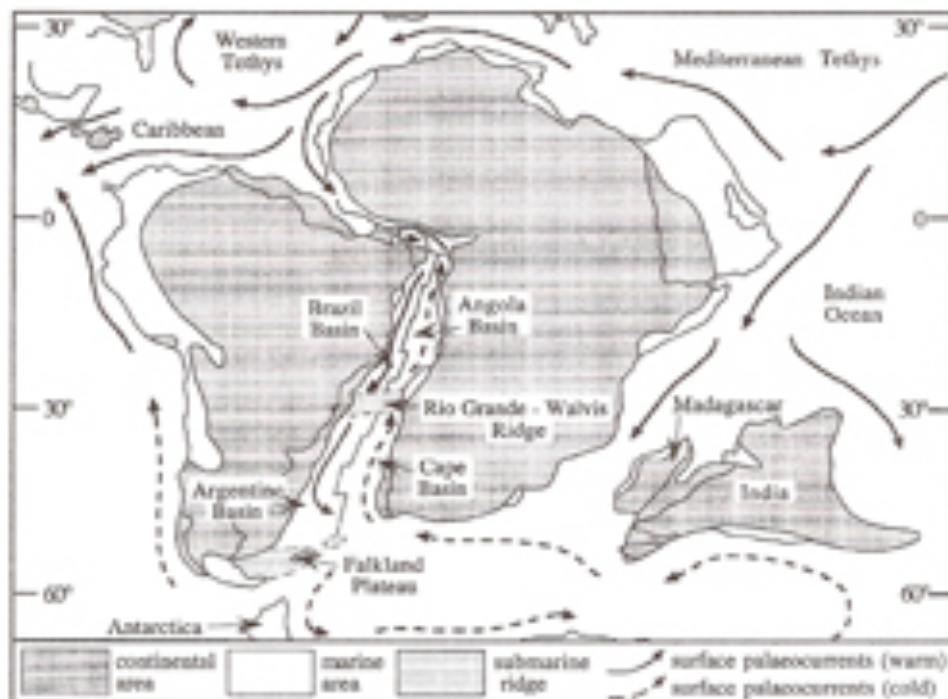


Figura 5. Mapa do Cretáceo Médio (Idade: Albiano), mostrando a conexão entre os continentes Sul Americano e Africano. As correntes oceânicas de superfície também são evidenciadas. Modificado de Néraudeau & Mathey (2000).

Um outro fator que pode ter ajudado na colonização do norte da América do Sul tendo o Mar de Tethys como rota de dispersão é o corredor trans-saariano. Essa passagem foi formada duas vezes no Cretáceo médio, no Cenomaniano e no Maastrichtiano, e ligava diretamente a porção norte da África ao atual Nordeste do Brasil (Figura 6). A existência desse corredor é corroborada pela presença de fósseis de equinóides, amonitas e briozoários na costa norte e interior da África, bem como no nordeste do Brasil (Courville, 2007; Néraudeau & Mathey, 2000).



Figura 6. Mapa do Cretáceo Médio (Idade: Cenomaniano) mostrando o corredor trans-saariano. Os números dizem respeito a espécies de echinoides fósseis e as setas representam paleocorrentes quentes (seta contínuas) e frias (setas interrompidas). Adaptado de Néraudeau & Mathey, (2000).

A colonização do norte da América do Sul pelas espécies ancestrais do subgênero *Uca* s. str. é corroborada ainda pelo surgimento de bancos de lama na região no início do Cretáceo (Aptiano) (Néraudeau & Mathey, 2000) formando então, já naquela época, um ambiente propício para a ocorrência dessas formas, dadas as atuais exigências ecológicas das espécies do subgênero *Uca* s. str. que só são encontradas vivendo em bancos de lama, e apresentam adaptações morfológicas para tal (e.g. cerdas plumosas no mero do 2º maxilípodo).

Uca (Uca) tangeri teria surgido pela migração, a partir da América do Sul para a África, através do Proto-Atlântico, provavelmente no fim do Mesozóico, onde as costas dos dois continentes estavam mais próximas. De fato, segundo Crane (1975: 436) *U. (Uca) tangeri* é claramente derivada do estoque de *Uca* s. str., mais do que de *Thalassuca* (= *Gelasimus*). *Uca (Uca) tangeri* é uma espécie de frente larga e pode ter dado origem as espécies de frente larga do Indo-Pacífico (*Paraleptuca* e *Cranuca*), a partir de uma migração pelo sul da África, através do Indo-Atlântico, no Eoceno.

Naquele tempo, as correntes que banhavam o sul da África não eram tão frias quanto a corrente de Benguela, que banha aquela região atualmente e impede a presença de *U. (Uca) tangeri* no sul do continente africano. Assim, uma migração via sul da África pelo Indo-Atlântico teria sim ocorrido, como sugerem Beilinch e von Hagen (2006), mas não do Indo-Pacífico para o Atlântico Sul e sim no sentido contrário. A relativamente recente colonização da costa leste da África, a partir de um ancestral vindo do oeste, pode explicar a baixa diversidade de espécies atualmente encontradas naquela região.

As espécies de frente larga das Américas (pertencentes aos subgêneros *Minuca* e *Celuca*) teriam surgido pela migração, novamente pelo Mar de Tethys, a partir de um estoque ancestral de *Pareleptuca* e *Cranuca*. Esse cenário é suportado pelas análises morfológicas de Beilinch & von Hagen (2006), que afirmam que a ocorrência de setas na base do moinho gástrico, presentes apenas em *Celuca* e *Minuca*, são compartilhadas pela presença de estruturas precursoras, encontradas apenas em *Uca (Cranuca) inversa* e em *Uca (Paraleptuca) sindensis*, as quais ocorrem na antiga entrada leste do Mar de Tethys, atual Arábia e leste da África e Kuwait e Paquistão, respectivamente (Beilinch & von Hagen, 2006).

As espécies dos subgêneros *Minuca* e *Celuca* são encontradas, em sua maioria, habitando manguezais. Segundo Lacerda *et al.* (2001) as atuais espécies vegetais que formam os manguezais do Novo Mundo (*Rhizophora* e *Avicennia*) surgiram no Indo-Pacífico e atingiram as Américas via Mar de Tethys, no Eoceno, como demonstrado pela presença de fósseis de pólen destas duas espécies no atual Mar Mediterrâneo. Com isso, pode-se até afirmar que essa segunda migração via Mar de Tethys, possa ter sido feita em conjunção com as espécies vegetais de

mangue, uma vez que esse tipo de ambiente é o ideal para a ocorrência das espécies de *Minuca*. *Celuca* teria derivado de *Minuca*, no Novo Mundo, adaptando-se a viver em áreas entre-marés superiores, já que os representantes desse subgêneros apresentam as características mais derivadas entre todas as espécies do gênero.

No Mioceno (23 ma), ocorre o total fechamento do Mar de Tethys, e o clima na Terra começa a esfriar. As glaciações do Pleistoceno afetam, principalmente, a fauna do Atlântico leste e, em menor grau, o Atlântico oeste (Briggs, 1974). O Indo-Pacífico não é afetado. O norte da América do Sul foi, reconhecidamente, um refúgio para as espécies durante esse esfriamento, assim como a região Pacífica da América Central. Isso pode explicar a baixa diversidade de espécies encontrada atualmente no Atlântico leste, quando comparado ao Caribe e a grande diversidade, no que diz respeito a *Uca*, na costa Pacífica da América Central, onde os grupos teriam, a partir daí, colonizado o Golfo do México, Caribe e América do Sul.

Os eventos de soerguimento e rebaixamento do Istmo do Panamá, ocorridos a cerca de 3,1 - 3,5 ma (Keigwin, 1978), teriam dividido as biotas do Atlântico Ocidental e Pacífico Oriental, explicando a presença de espécies bastante similares dos dois lados da América. Uma análise detalhada da porção final do cladograma, com as espécies de *Minuca* e *Leptuca*, revela que pelo menos quatro eventos de soerguimento e rebaixamento do istmo podem ser inferidos, com um primeiro separando um grande número de espécies dos dois lados da América, e os demais formando as espécies-irmãs (Figura 7). Quando se analisa apenas a porção do cladograma com as espécies do subgênero *Uca* s. str. pelo menos dois eventos de soerguimento do Istmo podem ser detectados (Figura 8). É oportuno salientar que, embora quatro eventos de soerguimento possam ter ocorrido, como as espécies deste subgênero chegaram antes às Américas do que as espécies de *Leptuca* e *Minuca*, as populações de *Uca* s. str. eram mais estáveis e não foram influenciadas por todos os eventos de separação ocorridos entre o Atlântico e o Pacífico. George & Main (1967), estudando a filogenia e biogeografia das lagostas do gênero *Panulirus*, propõem que pelo menos quatro eventos de soerguimento do Istmo teriam que ter existido para explicar a evolução e distribuição deste grupo.

Os eventos de soerguimento e rebaixamento do Istmo do Panamá, em conjunção com a diversidade de habitats que podem ser encontrados ao longo da costa pacífica da América Central, pode explicar o grande número de espécies endêmicas presentes nessa região (Crane, 1975). Já no Atlântico, o maior número de endemismos se encontra no Golfo do México, o qual pode ter sido formado pelos eventos de glaciação do Período Terciário.

O último período glacial, ocorrido no estágio Wisconsiano do Pleistoceno, é tido como principal responsável por ter modelado a atual fauna do Golfo do México. Os eventos de regressão e transgressão do nível do mar, provocados pelo evento glacial, teriam afetado sobremaneira as áreas costeiras da região, formando inúmeros microhabitats que podem ter sido ocupados pelas espécies de *Uca*. O período glacial teria também esfriado as águas da porção norte do Golfo, e o derretimento das geleiras causaram uma drástica diminuição na salinidade da água (Kennett & Shackleton, 1975), além de um massivo depósito de sedimentos terrígenos, os quais seriam responsáveis pela formação de diferentes tipos de habitats no norte do Golfo do México.

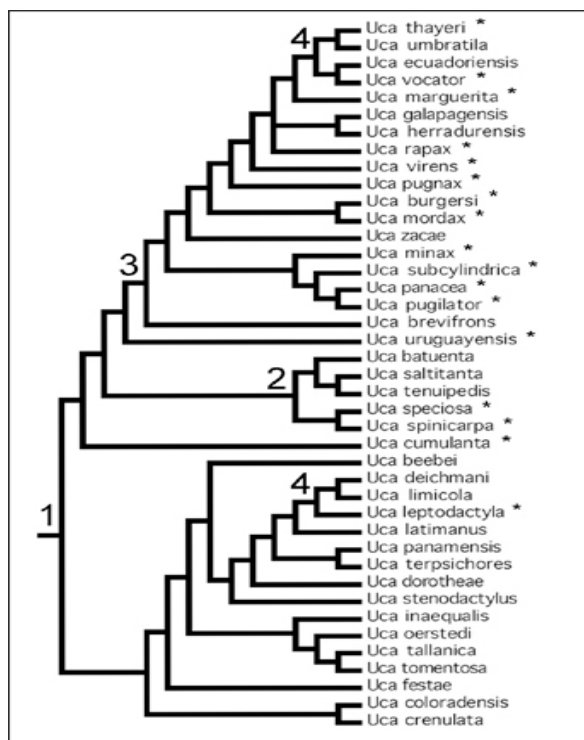


Figura 7. Porção final do cladograma obtido no presente trabalho, destacando as espécies de *Minuca* e *Leptuca*. Os números indicam os possíveis eventos de soerguimento do Istmo do Panamá. Os asteriscos (*) indicam as espécies Atlânticas.

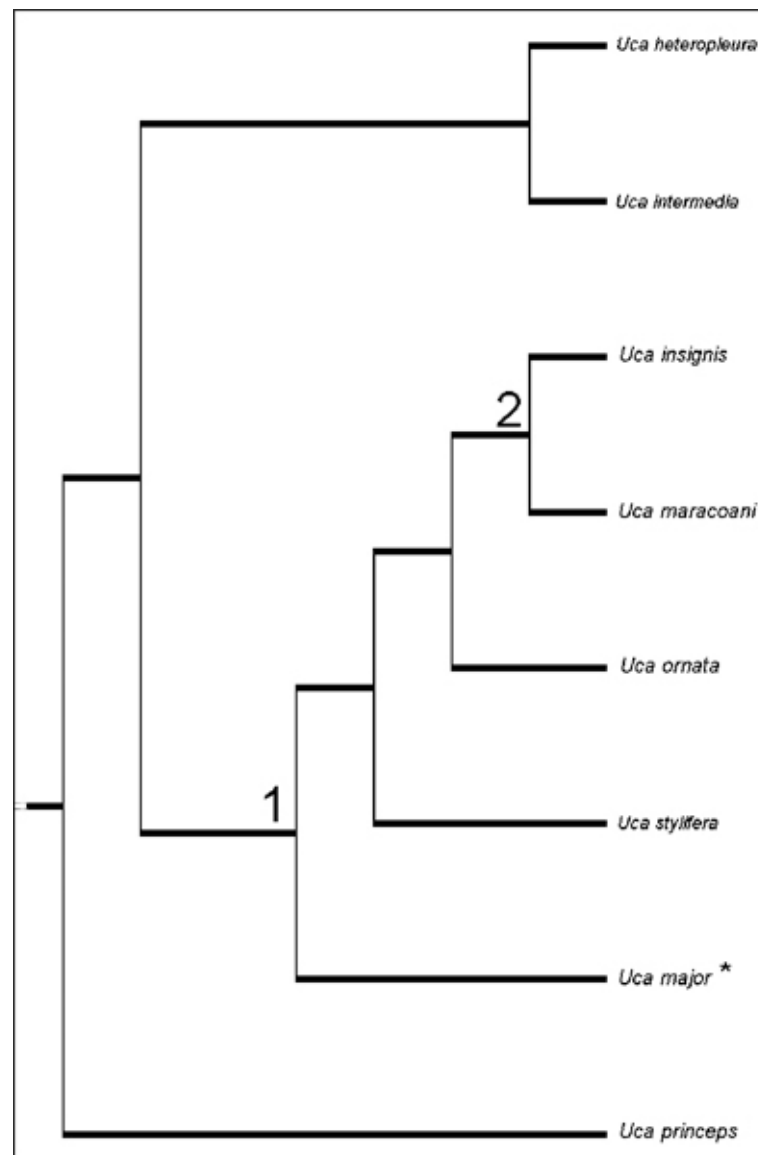


Figura 8. Porção final do cladograma obtido no presente trabalho, destacando as espécies de *Uca* s. str. Os números indicam os possíveis eventos de soerguimento do Istmo do Panamá. Os asteriscos (*) indicam as espécies Atlânticas.

Com relação aos efeitos da queda de temperatura, Deevey (1950) afirma que a distribuição disjunta de algumas espécies carolinianas ocorre devido a uma diminuição da temperatura da água do mar, a qual teria esfriado as águas do sul da Flórida, permitindo com que as espécies da costa atlântica dos Estados Unidos atingissem o norte do Golfo do México. Mais tarde, com o fim do período glacial, o sul da Flórida voltaria a ter características tropicais, de modo que a distribuição disjunta de algumas espécies na América do Norte seriam relictos da glaciação Wisconsiniana. Esse exemplo se aplica bem a *U. (Minuca) minax*, que possui uma distribuição disjunta, estando ausente no sul da Flórida, e é corroborado pelos dados

de Brunner (1982), que afirma que, a cerca de 18000 anos atrás, as águas do norte do Golfo seriam 4-5°C mais frias que atualmente, deslocando a isoterma de 20°C para a porção mais ao sul da área, levando as formas tropicais a ocuparem refúgios isolados.

Por outro lado, McCommas (1982) sugere que a península da Flórida foi inundada no Plioceno, estabelecendo uma ligação direta entre o Atlântico temperado e o norte do Golfo do México. Esses dados são baseados em estimativas de distâncias genéticas entre populações de anêmonas do mar que ocorrem no Golfo do México e no Atlântico, de modo que a divergência entre estas populações seriam mais antigas que os eventos glaciais.

Com relação a porção sul do Golfo do México, é especulada a existência de uma conexão direta dessa região com o Golfo da Califórnia, através do Istmo de Tehuantepec, a qual tem sido proposta devido a uma aparente similaridades entre corais fósseis destas regiões (Schuchert, 1935). Entretanto, não existem evidências geológicas que suportem a ligação entre estas duas áreas (Durham *et al.*, 1952).

Por fim, vale ressaltar que os eventos glaciais do Pleistoceno e Plioceno são recentes, e a história das espécies de *Uca* do Golfo do México pode ser estendida até, no mínimo, o início do Período Terciário quando, provavelmente, as espécies de *Minuca* e *Leptuca* atingiram a região. Ademais, vários eventos glaciais podem ter atuado na modelagem das espécies, embora Wise & Schopf (1981) afirmem que um único evento glacial pode levar populações isoladas a formarem novas espécies. Uma revisão completa dos eventos paleoclimáticos que podem ter afetado as espécies de *Uca* do Golfo do México pode ser encontrada em Barnwell & Thurman (1984).

5. Conclusão

A presente análise filogenética corrobora, em parte, a proposta de Beinlich & von Hagen (2006), na qual oito subgêneros são reconhecidos, discordando apenas quanto a preseça de *Uca* (*Uca*) *tangeri* entre as espécies do Subgênero *Uca* s. str., e não em um subgênero próprio. A análise revelou, ainda, que os subgêneros de frente estreita formam um grupo monofilético, ao passo que os de frente larga representam um clado a parte. Dessa forma, se for seguida a premissa da escola cladística, os subgêneros de frente estreita devem ser classificados em taxa distintos, com *U. (Tubuca) formosensis* sendo classificada em uma taxon próprio. Já as espécies de frente larga formariam cinco taxa distintos, sendo dois monotípicos (*Cranuca* e *Afruca*), com *Austruca* sendo derivado de *Paraleptuca* e com *Minuca* sendo formado por dois taxa inferiores. Outra proposta englobaria todas as espécies de frente larga em um único taxon (*Minuca*), formado por seis taxa inferiores.

A discussão acerca de os novos taxa propostos têm ou não o "status" de gênero, só poderá ser resolvida quando o monofiletismo do gênero *Uca* sensu lato for testado, isto é, em uma análise que use como grupo-externo espécies que não pertençam ao grupo estudado, como outros gêneros da família Ocypodidae e de famílias relacionadas.

Considerando a unidade do gênero, um cenário evolutivo é então proposto, com o grupo surgindo no norte da Austrália, durante o Cretáceo, diversificando-se no Indo-Pacífico e atingindo o norte da América do Sul, via Mar de Tethys e corredor trans-saariano, para dar origem as espécies de frente estreita do Novo Mundo. Mais tarde, no Mioceno, uma segunda invasão do continente americano, também via Mar de Tethys, teria ocorrido pelos membros de frente larga do leste da África, em conjunção com a dispersão das espécies vegetais de mangue (*Rhizophora* e *Avicenia*), originando os membros dos subgêneros *Leptuca* e *Minuca*. No Novo Mundo, as espécies destes subgêneros teriam sido moldadas pelos eventos de rebaixamento e soerguimento do Istmo do Panamá, e pelas glaciações do Pleistoceno.

Capítulo IV

Padrões distribucionais das espécies de caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) no Atlântico e Pacífico Oriental: Análise de Parcimônia de Endemismo

1. Introdução

A biogeografia é uma ciência que visa documentar e entender os padrões de distribuição espacial da biodiversidade, estudando as áreas de ocorrência dos organismos no passado e no presente e correlacionando essa distribuição às mudanças geológicas e climáticas ocorridas na Terra e à história evolutiva dos organismos (Brown & Lomolino, 2006).

O problema central da biogeografia é saber por que os taxa estão distribuídos onde estão hoje. Historicamente, podem haver apenas duas respostas: eles evoluíram lá, ou evoluíram em um outro lugar e dispersaram-se por novas áreas (Nelson & Platnick, 1981). No início, a distribuição de determinada espécie podia ser explicada através dos fatores ecológicos atuais (biogeografia ecológica). No entanto, essa abordagem não levava em consideração a história evolutiva da Terra e dos taxa, e caiu rapidamente em desuso, em detrimento da biogeografia histórica.

Entretanto, diferentes métodos de análise foram desenvolvidos para se estudar a história da distribuição dos organismos, dando origem a diferentes ramos (ou escolas) biogeográficas, tais como: biogeografia de vicariância; panbiogeografia e biogeografia cladística (uma revisão sobre os vários métodos utilizados em biogeografia pode ser encontrada em Patterson, 1983). Estas escolas têm em comum o fato de levarem em consideração a história da Terra e dos taxa, diferindo apenas quanto ao método empregado (Croizat, 1958; 1964; Morse & White Jr., 1979; Craw *et al.*, 1999; Crisci *et al.*, 2003), embora a biogeografia cladística e a panbiogeografia mantenham diferenças não apenas nos métodos, mas também em aspectos filosóficos (Croizat, 1982; Craw, 1983; Craw & Weston, 1984; Wiley, 1988; Briggs, 2007).

Dessa maneira, a biogeografia histórica é uma disciplina que engloba diferentes áreas do conhecimento, tais como sistemática, biologia evolutiva, ecologia, geologia e paleontologia (Santos, 2005); e que visa explicar a distribuição dos taxa baseada em padrões geográficos e filogenéticos (McDowall, 2004), sendo então, diretamente dependente do conhecimento da filogenia dos organismos estudados.

Dentre os diferentes métodos para se estudar a história distribucional dos organismos, destaca-se a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE). Esse método foi inicialmente proposto em um contexto paleontológico (Rosen & Smith, 1988; Morrone & Crisci, 1995) e melhor desenvolvido em Rose & Smith (1988), tornando-se popular depois dos melhoramentos metodológicos feitos por Morrone (1994). É um método análogo a métodos cladísticos utilizados em análises filogenéticas, agrupando localidades (semelhantes aos taxa) pelos seus taxa compartilhados (semelhantes a caracteres). Os dados são então analisados através de parcimônia e resultam em um cladograma com as unidades geográficas hierarquizadas (Crisci *et al.*, 2003). Dessa maneira, as áreas onde ocorrem mais de um taxa seriam análogas às sinapomorfias, de modo que áreas que apresentam conjuntos faunístico/florísticos únicos são tidas como áreas de endemismo (Santos, 2005). Essas áreas teriam sido formadas a partir de eventos vicariantes, que levariam ao isolamento dos organismos formando assim unidades bióticas separadas por barreiras biogeográficas (Hausdorf, 2002). Dessa forma, a PAE é uma ferramenta importante para a biogeografia histórica, que ajuda a tornar claro os padrões de distribuição usando a similaridade entre biotas (Crisci *et al.*, 2003).

Várias críticas à PAE como um método para se estudar biogeografia histórica foram apresentadas nos últimos anos (Humphries, 1989; Humphries & Parente, 1999; Brooks & van Veller, 2003; Santos, 2005; Garzón-Orduña, 2008), principalmente com relação ao fato do método não levar em consideração a história filogenética do grupo, assumindo então que vicariância é o principal processo responsável pela distribuição dos organismos (Brooks & van Veller, 2003), ignorando assim, a possibilidade de que as congruências podem se dar devido a outros processos, como dispersão a partir do centro de origem (Santos, 2005). Mesmo o papel de eventos vicariantes como principal responsável pela formação de novas espécies tem sido discutido recentemente (Hausdorf & Hennig, 2004).

Dessa forma, vários autores passaram a incorporar as informações filogenéticas do grupo em estudo à PAE. Morrone *et al.* (1996) e Possadas & Miranda (1999), por exemplo, recomendam que a PAE deve ser usada exclusivamente para grupos naturais (i.e. monofiléticos). Outros autores passaram a apresentar diferentes processos, em adição a vicariância, para explicar a

distribuição dos taxa (Myers, 1991; de Grave, 2001; Cowie & Holland, 2006; Vázquez-Miranda *et al.*, 2007; Vargas *et al.*, 2008).

Por outro lado, alguns autores têm argumentado em favor do uso da PAE como uma ferramenta útil, ressaltando que o que está em questão não é a ferramenta em si, mas a maneira como é utilizada (Nihei, 2006). Além do mais, é inegável o papel que a PAE tem na identificação das áreas de endemismo (Morrone, 1994; Escalante *et al.*, 2007; Vargas *et al.*, 2008). A identificação de tais áreas é de fundamental importância para a implementação de unidades de preservação e para o desenvolvimento de políticas que visem a conservação e o uso sustentável dos recursos naturais. Dentre todos os biomas da Terra, o marinho é o mais ameaçado, uma vez que apenas 0,5% da superfície dos oceanos é protegida por leis e unidades de conservação (Chape *et al.*, 2005).

Assim, a presente contribuição tem como objetivo realizar uma análise de PAE para as espécies de caranguejos do gênero *Uca* distribuídas no Atlântico e na costa Pacífica das Américas com o intuito de se identificar as áreas de endemismo das mesmas.

2. Metodologia

Para identificar as áreas de endemismo das espécies de *Uca* do Novo Mundo e da costa do Atlântico leste, foi realizada uma Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE; Rosen, 1988; Rosen & Smith, 1988), seguindo as modificações propostas por Morrone (1994) onde as faixas costeiras são divididas em quadrados de latitude x longitude

Os resultados da análise de PAE podem ser interpretados estaticamente ou dinamicamente (Vargas *et al.*, 2007). A interpretação estática é utilizada para a identificação de áreas de endemismo as quais, de maneira geral, podem ser comparadas com províncias biogeográficas e/ou com as áreas de endemismo de outros taxa. A interpretação dinâmica é aquela onde apenas os eventos vicariantes são tidos como responsáveis pela formação das áreas de endemismo (Cardoso da Silva & Oren, 1996). Dessa forma, devido às várias críticas à esta última abordagem e a discussão que gira em torno da validade da PAE como uma ferramenta útil para esse tipo de análise em biogeografia histórica (Brooks & van Veller, 2003), apenas a análise estática, isto é, a identificação das áreas de endemismo e a coincidência com províncias biogeográficas foi utilizada no presente trabalho.

De acordo com a metodologia inicialmente proposta por Morrone (1994), os quadrados devem ter tamanhos similares. Entretanto, no presente caso, alguns ajustes foram feitos para se evitar que quadrados que abrangem áreas com características biogeográficas reconhecidamente diferentes (e.g. dentro e fora dos Golfos do México e Califórnia) fossem tratados como uma unidade, o que resultaria no agrupamento de espécies alopátricas dentro de uma mesma área de ocorrência. Esse tipo de arranjo têm sido feito por alguns autores para se evitar esse tipo de problema (Posadas *et al.*, 1997).

Com isso, foram elaboradas duas matrizes com os dados de presença/ausência de cada uma das espécies de *Uca* (Apêndice VI), onde foram considerados quadrados de 10° x 10°, sendo oito no Pacífico (Q1P - Q8P) e 19 no Atlântico; onde 13 são no Atlântico oeste (Q1-Q13) e sete no Atlântico leste (Q14-Q20) (Figura 1). Os dados foram analisados separadamente para as espécies do Atlântico e Pacífico, usando o programa TNT ("Tree analisys using New

Technology) (Golobof *et al.*, 2008), considerando todos os caracteres ordenados e com pesos iguais. Uma área arbitrária com zero em todos os quadrados foi utilizada para enraizar as árvores, como recomendado por Morrone (1994) e Morrone & Escalante (2002).

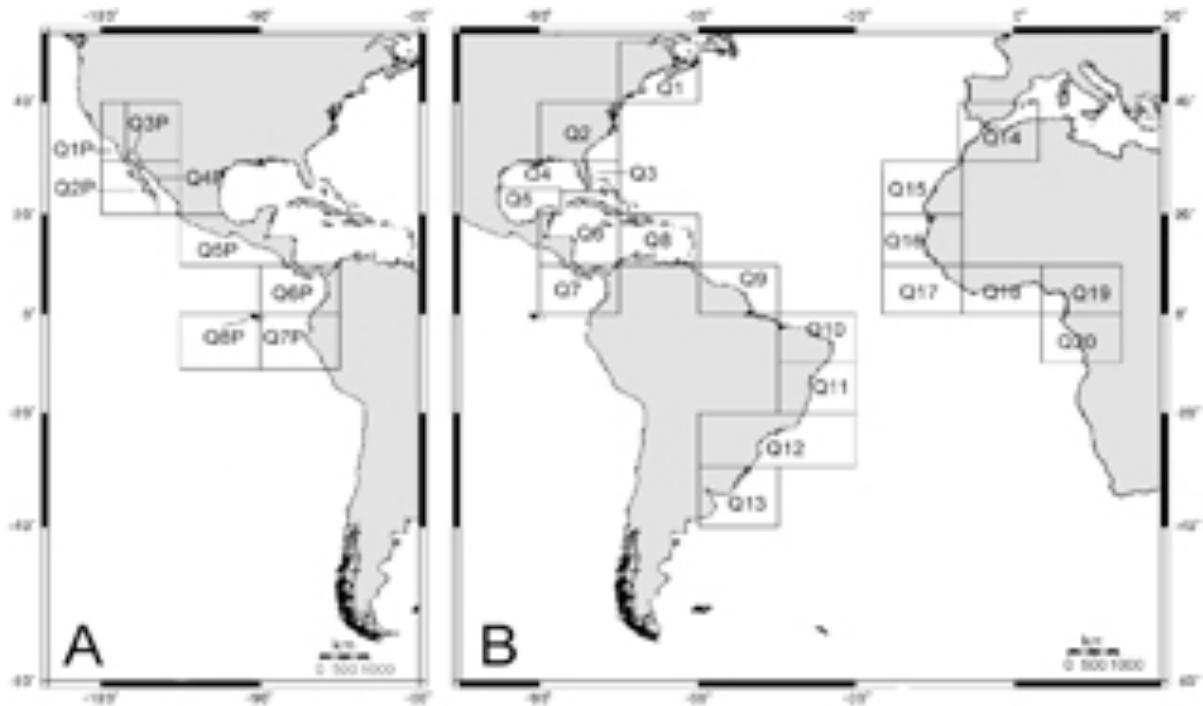


Figura 1. Mapa mostrando a distribuição dos quadrados (10°x10°) ao longo da costa do Oceano Pacífico Oriental (A) e nas costas leste e oeste do Oceano Atlântico (B).

3. Resultados

A busca heurística para os quadrados do Atlântico produziu 2 árvores mais parcimoniosas, de comprimento (L) = 31; índice de consistência (CI) = 0,6774 e índice de retenção (RI) = 0,8701, onde 19 caracteres (espécies) foram considerados informativos. Uma análise de consenso estrito foi aplicada e a árvore resultante está apresentada na Figura 3. Para os quadrados do Pacífico, a busca heurística produziu uma única árvore (Figura 4), de comprimento (L) = 45; índice de consistência (CI) = 0,7778 e índice de retenção (RI) = 0,7500, onde 25 caracteres (espécies) foram considerados informativos.

Os resultados do Atlântico indicam a presença de cinco áreas de endemismo bem definidas. A primeira traz Q1, Q2 e Q4, correspondendo à costa leste dos Estados Unidos e Norte do Golfo do México, com três espécies endêmicas. A segunda, agrupou os quadrados Q8 e Q9, correspondendo a porção norte da América do Sul, onde cinco espécies têm ocorrência conhecida para a região, não sendo nenhuma exclusiva dessa área. A terceira área é resultante do agrupamento dos quadrados 10, 11 e 12, situados ao longo da costa nordeste e sudeste do Brasil, que apresenta nove espécies, sendo uma endêmica. Duas áreas se caracterizam por apresentar apenas uma espécie endêmica, Q13, no sul da América do Sul e a área situada no Atlântico leste (Q14-Q20).

No Pacífico, foi possível reconhecer apenas duas áreas de endemismo, uma na região panamenha (Q5 e Q6), a qual apresenta um elevado número de endemismos, uma vez que, das 27 espécies com ocorrência registrada para a área, 12 são encontradas apenas nessa região. Por outro lado, a outra área de endemismo corresponde ao Q8, onde apenas duas espécies são conhecidas, com uma endêmica.

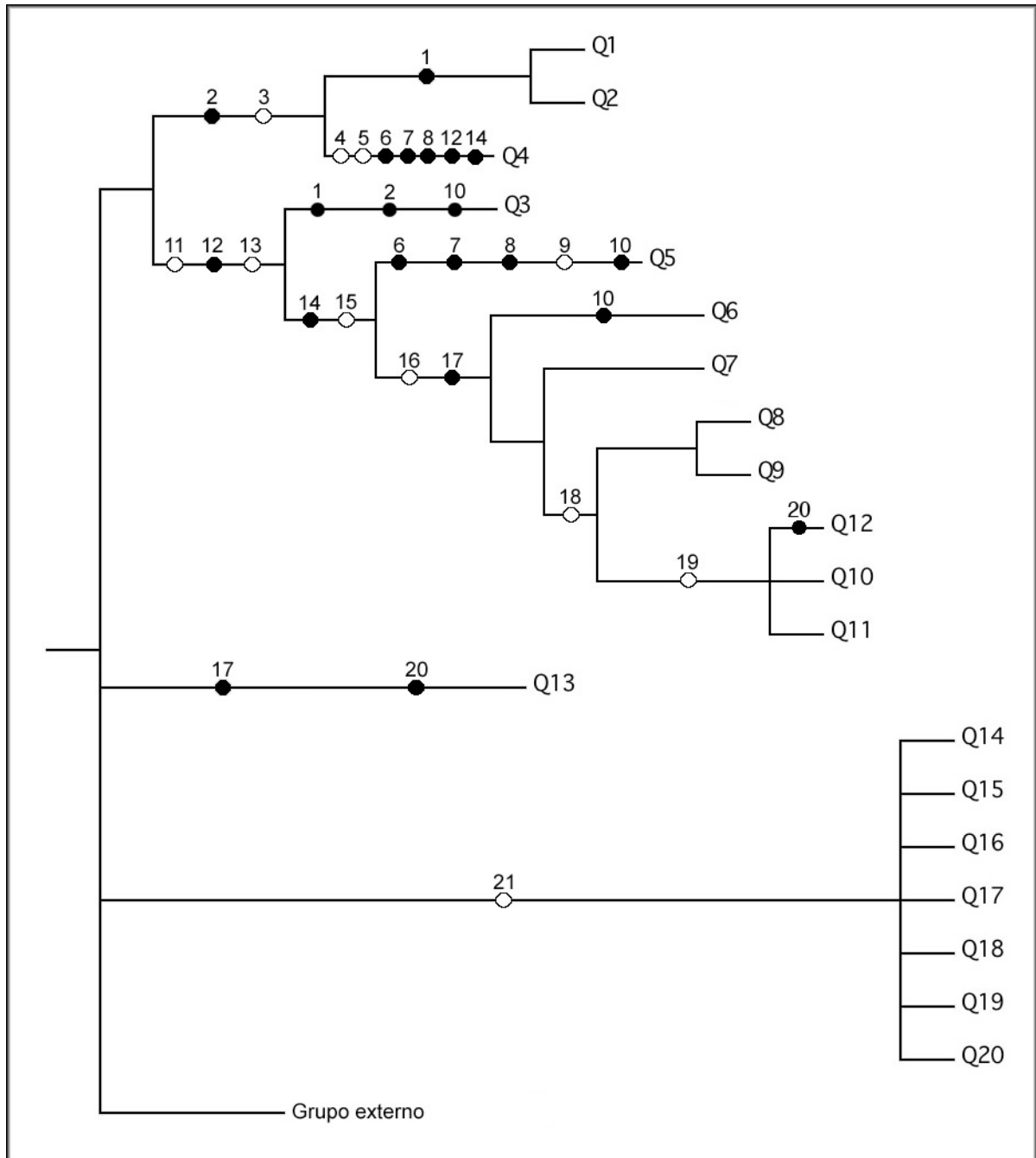


Figura 3. Árvore de consenso estrito de 2 árvores mais parcimoniosas ($L = 31$, $CI = 0,6774$, $RI = 0,8701$) com os quadrados (Q1-Q20) e espécies (numeradas de 1 a 20) do Atlântico. Bolas brancas representam espécies endêmicas para as áreas e bolas pretas representam espécies que ocorrem em áreas divididas. 1. *U. (M.) pugnax*; 2. *U. (L.) pugilator*; 3. *U. (M.) minax*; 4. *U. (L.) subcylindrica*; 5. *U. (M.) longisignalis*; 6. *U. (L.) spinicarpa*; 7. *U. (L.) speciosa*; 8. *U. (L.) panacea*; 9. *U. (M.) marguerita*; 10. *U. (U.) major*; 11. *U. (M.) thayeri*; 12. *U. (M.) rapax*; 13. *U. (M.) burgersi*; 14. *U. (M.) vocator*; 15. *U. (L.) leptodactyla*; 16. *U. (L.) cumulanta*; 17. *U. (M.) mordax*; 18. *U. (U.) maracoani*; 19. *U. (M.) victoriana*; 20. *U. (L.) uruguayensis*; 21. *U. (U.) tangeri*.

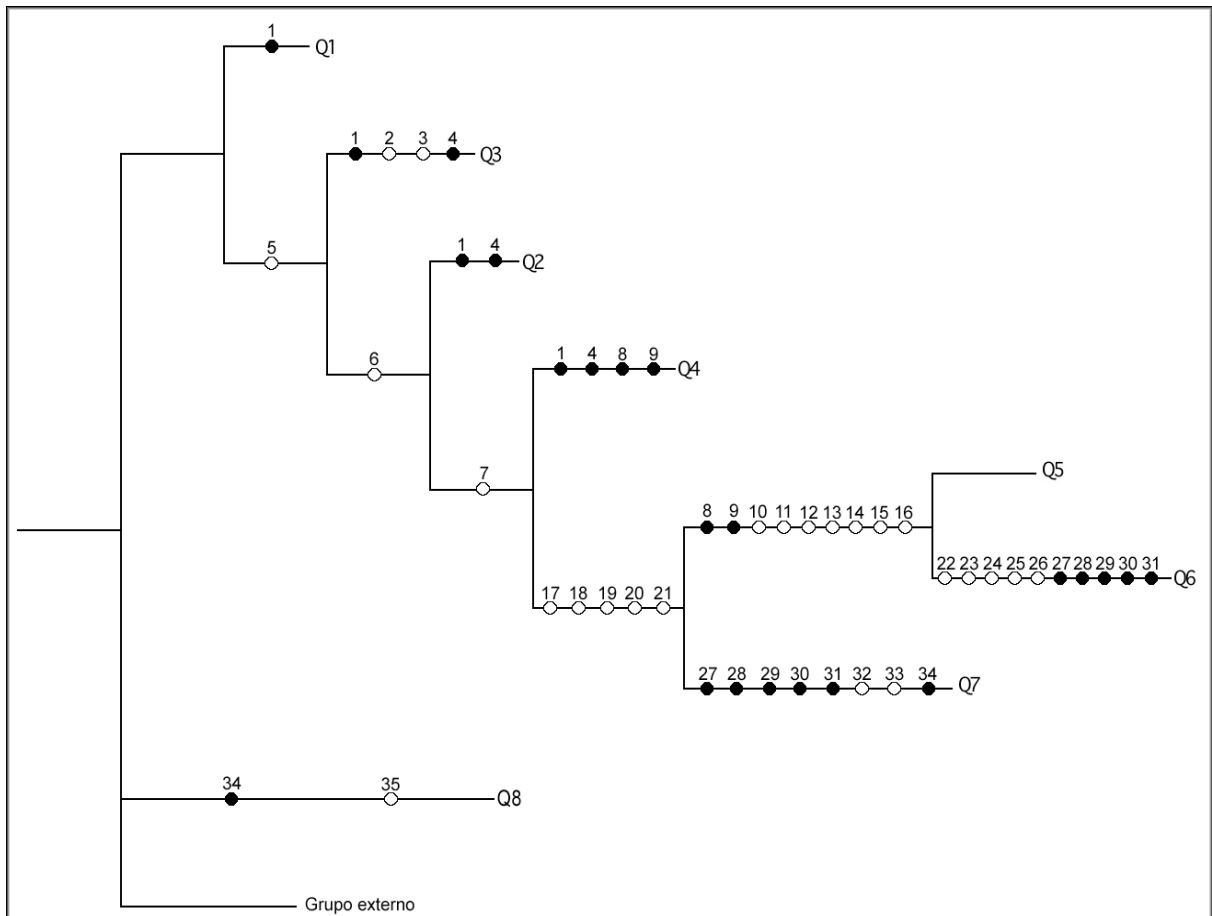


Figura 4. Árvore mais parcimoniosa ($L = 45$, $CI = 0,7778$, $RI = 0,7500$) com os quadrados (Q1-Q8) e espécies (numeradas de 1 a 35) do Pacífico. Bolas brancas representam espécies endêmicas para as áreas e bolas pretas representam espécies que ocorre em áreas divididas. 1. *U. (L.) crenulata*; 2. *U. (U.) monilifera*; 3. *U. (L.) coloradensis*; 4. *U. (L.) musica*; 5. *U. (U.) princeps*; 6. *U. (L.) latimanus*; 7. *U. (M.) ecuadoriensis*; 8. *U. (M.) argilicola*; 9. *U. (M.) brevifrons*; 10. *U. (L.) oerstedii*; 11. *U. (M.) umbratila*; 12. *U. (M.) zaca*; 13. *U. (M.) herradurensis*; 14. *U. (L.) panamensis*; 15. *U. (L.) tomentosa*; 16. *U. (L.) festae*; 17. *U. (L.) beebei*; 18. *U. (L.) stenodactylus*; 19. *U. (U.) stylifera*; 20. *U. (L.) inaequalis*; 21. *U. (L.) terpsichores*; 22. *U. (U.) ornata*; 23. *U. (L.) tenuipedes*; 24. *U. (L.) limicola*; 25. *U. (U.) intermedia*; 26. *U. (L.) deichmanni*; 27. *U. (L.) dorotheae*; 28. *U. (L.) saltitanta*; 29. *U. (L.) batuenta*; 30. *U. (U.) heteropleura*; 31. *U. (L.) pygmaea*; 32. *U. (U.) insignis*; 33. *U. (L.) tallanica*; 34. *U. (M.) galapagensis*; 35. *U. (L.) helleri*.

4. Discussão

O ambiente marinho tem sido dividido por vários autores em unidades zoogeográficas (e.g. Dana 1853; Ekman 1953; Balech 1954; Coelho 1969; Coelho & Ramos 1972; Briggs 1974; Coelho *et al.*, 1978; Coelho & Santos 1980; Palacio 1982; Boschi 2000a, 2000b; Spalding *et al.*, 2007). Entretanto, os nomes e limites das áreas variam de acordo com o autor e/ou o grupo estudado. De maneira geral, províncias zoogeográficas são reconhecidas quando 10% da fauna de determinada região é endêmica do local (Briggs, 1974).

Com referência especial aos crustáceos decápodos, Boschi (2000a) propõe a divisão das áreas tropicais, sub-tropicais e temperadas das Américas em 13 províncias, sendo sete no Atlântico (Virginiana - Cabo Cod ao Cabo Hatteras; Caroliniana - Cabo Hatteras ao Cabo Canaveral; Texana - norte do Golfo do México; Caribenha - Sul do Golfo do México ao Rio Orinoco; Brasileira - Rio Orinoco ao Cabo Frio; Argentina - Cabo Frio até 43°-44°S e Magalhânica - extremo sul da América do Sul) e seis no Pacífico (Californiana - Point Conception à Bahía Magdalena; Cortés - porção norte do Golfo da Califórnia; Panamenha - Bahía Magdalena ao Golfo de Guayaquil; Galápagos - Ilhas do arquipélago das Galápagos e Perú-Chile - Golfo de Guayaquil até Ilhas Chiloé).

Também baseados em dados referentes aos crustáceos decápodos, Coelho & Ramos (1972) propõem uma divisão da América do Sul em províncias muito semelhante à proposta por Boschi (2000a), com a diferença de que existiria uma província no norte da América do Sul, a província Guianense, a qual se estende do Maranhão ao Rio Orinoco, caracterizada por estar sob a influência dos grandes rios amazônicos (Amazonas, Tocantins, Orinoco), restringindo a Província Brasileira à área que vai do Maranhão até Cabo Frio.

Com relação ao Atlântico, os resultados encontrados utilizando os caranguejos do gênero *Uca* corroboram, em parte, com a proposta de Boschi (2000a) e Coelho & Ramos (1972). O agrupamento das áreas Q1, Q2 e Q4 corresponderiam às províncias Virginiana, Caroliniana e Texana, as quais possuem características temperadas. A presença de *U. (Minuca) minax* nas áreas Q1, Q2 e Q4 levou, provavelmente, ao agrupamento das mesmas. Os eventos de glaciação

do Pleistoceno ajudaram a moldar a atual fauna do norte do Golfo do México, e a distribuição disjunta de algumas espécies, como *U. (Minuca) minax*, pode ser explicada por uma diminuição da temperatura no sul da Flórida, permitindo que as espécies temperadas atingissem o Golfo do México (Deevey, 1950) ou pela formação de uma ligação direta entre o norte do Golfo do México e o Atlântico (McCommas, 1982).

Os quadrados Q5, Q6 e Q7 não formaram um clado a parte, mas o fato de Q5 e Q3 não terem agrupado com Q1, Q2 e Q4, estando mais relacionados com Q6 e Q7, os quais correspondem a província Caribenha, reforçam a premissa de que o sul do Golfo do México e o sul da Flórida têm características tipicamente tropicais. De fato, espécie reconhecidamente tropicais como *U. (Minuca) thayeri* e *U. (Minuca) burgersi* estavam presentes nessas áreas e ausentes em Q1, Q2 e Q4.

Se for seguida a premissa de Boschi (2000a), as áreas Q8 e Q9 deveriam ter se agrupado com Q5, Q6 e Q7 e com Q10, Q11 e Q12, respectivamente, formando assim as Províncias Caribenha e Brasileira. Entretanto, Q8 e Q9 formaram um clado à parte, indicando uma área de endemismo, a qual corresponde em grande parte com a Província Guianense, proposta por Coelho & Ramos (1972). A ausência de espécies caribenhas, como *U. (Uca) major*, e de espécies da Província Brasileira como *U. (Minuca) victoriana* e *U. (Leptuca) uruguayensis* em Q8 e Q9, provavelmente, fizeram com que estas áreas não agrupassem com Q6 e Q7 e/ou com Q10, Q11 e Q12.

A província Guianense é caracterizada por Coelho & Ramos (1972) por apresentar sedimentos lamosos e baixa salinidade, devido à influência dos rios amazônicos. Essas características podem explicar a ausência de algumas espécies caribenhas na região, como *U. (Uca) major*. Por outro lado, das espécies conhecidas para a Província Brasileira, apenas *U. (Minuca) victoriana* e *U. (Leptuca) uruguayensis* não são registradas para a área. Entretanto, *U. (Minuca) victoriana* pode estar distribuída ao longo de toda a costa sul americana e caribenha, mas as dificuldades relativas à sua identificação sugerem que esteja ausente nestas áreas. A ausência de *U. (Leptuca) uruguayensis* pode ser explicada pelo fato desta espécie ser tipicamente de águas temperadas, o que faz com que uma área endêmica no sul da América do Sul (Q13) esteja presente na análise.

Por fim, o agrupamento dos quadrados Q10, Q11 e Q12 confirma a existência da Província Brasileira, embora uma parte de Q12 esteja inserida na Província Argentina. Coelho & Ramos (1972) colocam a província Argentina mais para o sul, e tratam o litoral de São Paulo (Q12) como uma Província a parte, a Província Paulista, a qual seria uma área de transição entre a Província Brasileira, tipicamente tropical, e a Província Argentina, caracterizada por apresentar águas mais frias. No caso das espécies do gênero *Uca*, espécies típicas da Província Brasileira tem seu limite sul de distribuição na Província Paulista, o que faz com que a mesma não apareça nas análises.

A quinta área de endemismo identificada na análise das espécies atlânticas diz respeito às áreas Q14, Q15, Q16, Q17, Q18 e Q19, correspondendo à distribuição de *U. (Uca) tangeri* no Atlântico Leste. Esta espécie tem ocorrência conhecida desde o sul de Portugal até Angola, o que faz com que seja o representante do gênero *Uca* com a maior distribuição conhecida, ocupando uma área de quase 9.500 Km de extensão, ocorrendo em áreas de mangue e próximas a desembocadura de rios, nos mais diferentes tipos de substrato (Crane, 1975).

Ao longo da distribuição de *U. (Uca) tangeri*, duas províncias são reconhecidas por Briggs (1974), e Spalding *et al.* (2007), Lusitânia (Alemanha até a Mauritânia) e Oeste da África (Mauritânia a Angola). A província Lusitânia se caracteriza por apresentar clima temperado quente, com uma eco-região sendo reconhecida por Spalding *et al.* (2007) na porção norte da mesma, chamada de "South European Atlantic Shelf" onde não há registros de ocorrência de espécies de *Uca*. Dessa forma, *U. (Uca) tangeri* está restrita às porções meridional (costa sul de Portugal), e sul desta província (Noroeste da África), as quais apresentam clima temperado quente e florestas de mangue.

A Província do Oeste da África possui características tropicais, e representa uma área de transição entre as províncias de clima temperado do norte (Lusitânia) e sul (Província de Benguela). O baixo número de espécies encontrado nessa região, quando comparada a outras regiões de clima tropical, deve-se, provavelmente, às glaciações do Pleistoceno, as quais esfriaram drasticamente o Atlântico Leste, levando várias formas tipicamente tropicais à extinção (Briggs, 1974; 2003). Esses eventos glaciais podem explicar a existência de uma única espécie de *Uca* na costa

Afro-Européia, uma vez que o drástico esfriamento das águas da região pode ter levando à extinção espécies estritamente tropicais. *Uca (Uca) tangeri* poderia ter sobrevivido a esses eventos em refúgios, onde o clima tornou-se apenas temperado, tendo então, a partir daí, colonizado regiões de clima temperado quente, acompanhado a ocorrência dos manguezais.

O sul da África, entre Angola e o Cabo da Boa Esperança, é marcado pela ocorrência da Corrente de Benguela, fazendo com que as águas da região sejam extremamente frias, impedindo assim a ocorrência de espécies de clima tropical e sub-tropical, como *U. (Uca) tangeri*, bem como de manguezais.

No Pacífico, apenas o endemismo encontrado para as áreas Q5, Q6, Q7, correspondendo à Província Panamenha, e Q8, a Galápagos, adequam-se à proposta de Boschi (2000a). As províncias Californiana e de Cortés têm sido identificadas para outros grupos taxonômicos (Bernard *et al.*, 1991; Reyes-Bonilla & López-Pérez, 1998), mas não foram determinadas na presente análise. A Província Californiana corresponde à área abrangida por Q1 e Q2 da presente análise e é caracterizada por apresentar temperaturas que variam de 13-25°C, correspondendo a águas temperadas quentes. Apenas quatro espécies de *Uca* ocorrem na região [*U. (Leptuca) crenulata*, *U. (Leptuca) musica*, *U. (Uca) princeps* e *U. (Leptuca) latimanus*], sendo duas delas [*U. (Uca) princeps* e *U. (Leptuca) latimanus*] amplamente distribuídas ao longo do Pacífico leste, o que fez com que estas áreas não tenham formado um clado a parte na análise.

Com relação a Província de Cortés, Boschi (2000a) afirma que a mesma está compreendida em uma região tida por ser a mais isolada de todo o Pacífico leste, e por sofrer forte influência do clima continental, o que faz com que apresente altas temperaturas no verão (31°C) e baixas no inverno (12-13°C) além de eventos de ressurgência. Das 35 espécies de *Uca* do Pacífico leste, apenas 5 ocorrem na região, sendo duas endêmicas [*U. (Uca) monilifera* e *U. (L.) coloradensis*]. Assim, o baixo índice de endemismo pode ter sido o responsável pelo não aparecimento dessa província na presente análise. Vargas *et al.* (2008), estudando a distribuição de corais do gênero *Pacifigorgia* com base em análises de PAE, também não encontraram uma evidente separação entre a Província Californiana e a Província de Cortés, sugerindo que, para as espécies de corais estudadas, o "Gap" de

Sinaloa, que divide as duas províncias, não funciona como uma barreira efetiva para o grupo, uma vez que, devido à presença de ambientes rochosos, pode haver dispersão das espécies através da barreira. Da mesma forma, grande parte das espécies de *Uca* presentes no norte do Golfo da Califórnia também ocorrem na porção sul, bem como na face oceânica do Istmo da Califórnia.

Por outro lado, a Província Panamenha, composta na presente análise pelos quadrados Q5, Q6 e Q7 foi bem representada na análise, o que mostra que essa província pode representar uma unidade histórica separada da Província Californiana-Cortés, no que diz respeito ao gênero *Uca*. De fato, o clima tropical e os eventos de soerguimento e rebaixamento do Istmo do Panamá são os principais responsáveis pelo alto índice de espécies endêmicas presentes na região, fazendo com que a mesma apresente características próprias com relação as demais. Vargas *et al.* (2008) também evidenciaram a presença da Província Panamenha na análise de PAE feita para o gênero *Pacifigorgia*. A Província Panamenha se estende até o Equador, e uma diminuição no número de espécies endêmicas de *Uca* em direção ao sul, explica o fato de Q7 ter ficado à parte, em relação a Q5 e Q6.

Outra área de endemismo é representada na análise por Q8, correspondendo ao Arquipélago das Galápagos. Boschi (2000a) considera Galápagos como uma subprovíncia, embora vários grupos taxonômicos, inclusive os crustáceos decapódos, apresentem um alto grau de espécies endêmicas, o que faz com que alguns autores considerem a região como uma província (Garth, 1946; Briggs, 1974). O arquipélago foi formado, provavelmente, no Plioceno, e boa parte da fauna da região pode ter atingido a área a partir da América do Sul, transportada pelas Corrente Oceânica do Peru, Corrente Costeira do Peru, Contracorrente Equatorial Norte e as correntes do Golfo do Panamá (Briggs, 1974). No que diz respeito ao gênero *Uca*, duas espécies estão presentes, *U. (Minuca) galapagensis* e *U. (Leptuca) helleri*. A ocorrência da *U. (Minuca) galapagensis* também na costa do Equador corrobora a hipótese de transporte pelas correntes supracitadas a partir do continente Sul Americano, ao passo que *U. (Leptuca) helleri*, a única espécie de *Uca* endêmica na região, pode ter se originado a partir de um ancestral continental.

Recentemente, uma proposta de classificação das áreas costeiras do mundo, levando em consideração todos os grupos taxonômicos, foi realizada por Spalding

et al. (2007). Nesta proposta, as áreas são divididas em províncias e ecoregiões. Com relação às Américas, a proposta de Spalding *et al.* (2007) se assemelha bastante à de Boschi (2000a), com a diferença de que a Província Guianense é reconhecida, assim como uma área de transição entre a Província Brasileira e a Magalhânica. A figura 4 traz uma comparação entre os resultados da presente análise com a divisão da costa Atlântica das Américas proposta por Spalding *et al.* (2007). De maneira geral, a análise de PAE para o gênero *Uca* corrobora a divisão feita por Spalding *et al.* (2007) com a exceção de que a Província 1 não foi reconhecida, mostrando que para o gênero *Uca* não há uma divisão entre as Províncias 1 e 2. O agrupamento de Q12 com Q10 e Q11, mostra que, levando em consideração a distribuição de *Uca* o limite da Província 6 deve situar-se um pouco mais ao sul, englobando apenas a região de Q13.

Para o Pacífico leste, a presente análise corrobora a existência de Província 2 e 3 (Figura 5). Com relação à Província 1, a mesma teria sido evidenciada se Q1, Q2, Q3 e Q4 tivessem formado um clado à parte na análise, o que não foi o caso. Por outro lado, o fato de Q3 não ter representado uma área de endemismo, concorda com a proposta de Spalding *et al.* (2007) que trata a Província de Cortés como uma eco-região. A ausência de espécies de *Uca* na Província 4 deve-se ao fato dessa área ser marcada pela presença da fria corrente de Humboldt, que impede a presença de formas tropicais e sub-tropicais na região, assim como do ecossistema manguezal.

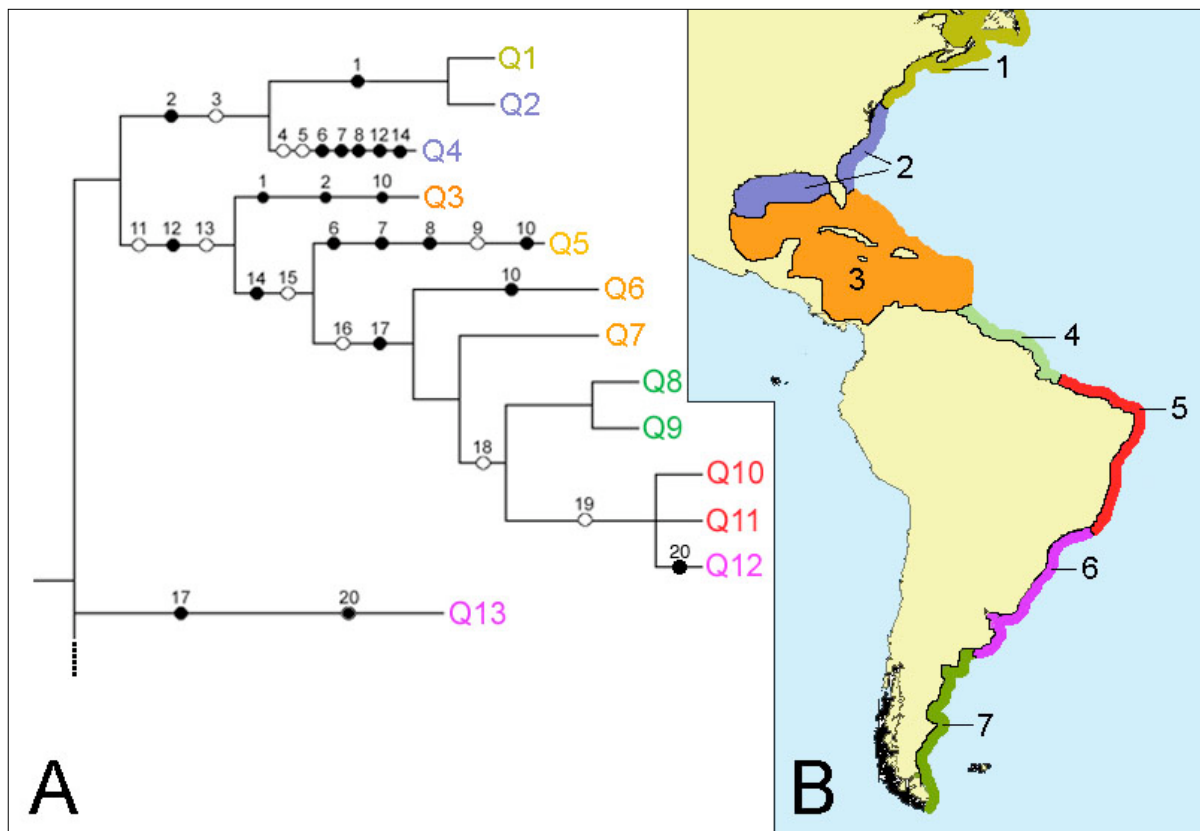


Figura 4. Correlação entre a distribuição das espécies *Uca* do Atlântico Oeste com as províncias biogeográficas proposta por Spalding *et al.* (2007). A. Cladograma de área resultante da análise de PAE. 1. *U. (M.) pugnax*; 2. *U. (L.) pugilator*; 3. *U. (M.) minax*; 4. *U. (L.) subcylindrica*; 5. *U. (M.) longisignalis*; 6. *U. (L.) spinicarpa*; 7. *U. (L.) speciosa*; 8. *U. (L.) panacea*; 9. *U. (M.) marguerita*; 10. *U. (U.) major*; 11. *U. (M.) thayeri*; 12. *U. (M.) rapax*; 13. *U. (M.) burgersi*; 14. *U. (M.) vocator*; 15. *U. (L.) leptodactyla*; 16. *U. (L.) cumulanta*; 17. *U. (M.) mordax*; 18. *U. (U.) maracoani*; 19. *U. (M.) victoriana*; 20. *U. (L.) uruguayensis*; 21. *U. (U.) tangeri*. B. Divisão da costa atlântica das Américas em províncias feita por Spalding *et al.* (2007). 1- Província Caroliniana. 2- Província Norte do Golfo do México. 3- Província Caribenha. 4- Província da plataforma norte do Brasil. 5- Província Brasileira. 6- Província temperada quente do sudoeste do Atlântico. 7- Província Magalhânica.

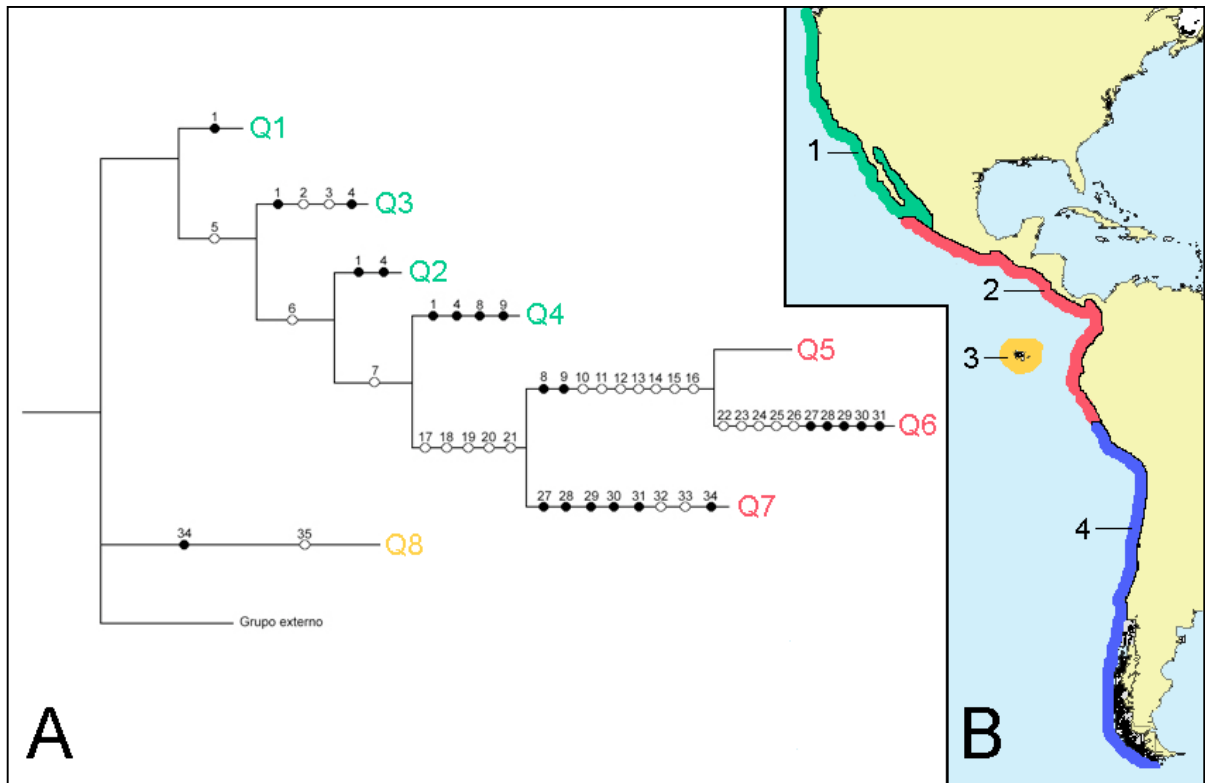


Figura 5. Correlação entre a distribuição das espécies *Uca* do Pacífico Oriental com as províncias biogeográficas proposta por Spalding *et al.* (2007). A. Cladograma de área resultante da análise de PAE. 1. *U. (L.) crenulata*; 2. *U. (U.) monilifera*; 3. *U. (L.) coloradensis*; 4. *U. (L.) musica*; 5. *U. (U.) princeps*; 6. *U. (L.) latimanus*; 7. *U. (M.) ecuadoriensis*; 8. *U. (M.) argilicola*; 9. *U. (M.) brevifrons*; 10. *U. (L.) oerstedii*; 11. *U. (M.) umbratila*; 12. *U. (M.) zaca*; 13. *U. (M.) herradurensis*; 14. *U. (L.) panamensis*; 15. *U. (L.) tomentosa*; 16. *U. (L.) festae*; 17. *U. (L.) beebei*; 18. *U. (L.) stenodactylus*; 19. *U. (U.) stylifera*; 20. *U. (L.) inaequalis*; 21. *U. (L.) terpsichores*; 22. *U. (U.) ornata*; 23. *U. (L.) tenuipedes*; 24. *U. (L.) limicola*; 25. *U. (U.) intermedia*; 26. *U. (L.) deichmanni*; 27. *U. (L.) dorotheae*; 28. *U. (L.) saltitanta*; 29. *U. (L.) batuenta*; 30. *U. (U.) heteropleura*; 31. *U. (L.) pygmaea*; 32. *U. (U.) insignis*; 33. *U. (L.) tallanica*; 34. *U. (M.) galapagensis*; 35. *U. (L.) helleri*. B. Divisão da costa pacífica das Américas em províncias feita por Spalding *et al.* (2007). 1- Província Californiana. 2- Província Panamenha. 3- Província das Galápagos. 4- Província Peru-Chile.

5. Conclusão

Os resultados da análise de PAE para as espécies de *Uca* do Atlântico e costa pacífica das Américas permitem o reconhecimento de 7 áreas de endemismo, sendo quatro no Atlântico Leste, uma no Atlântico Oeste e duas no Pacífico Oeste. De maneira geral, a distribuição das espécie corresponde ao padrão de Províncias Biogeográficas proposto para a região.

O não agrupamento de Q3 (sul da Flórida) com Q1, Q2 e Q4, estando a mesma mais relacionada com Q5, Q6 e Q7 (Caribe), reafirma as características tropicais existentes no sul da Flórida. O agrupamento de Q8 e Q9 corrobora a existência de uma área à parte no norte do Brasil, a qual é reconhecida como uma província (Província Guianense ou do Norte do Brasil) por alguns autores. Por fim, o agrupamento de Q12 junto com Q10 e Q11 mostra que, em se tratando das espécies de *Uca*, uma área transicional entre águas tropicais e temperadas, tida por alguns como uma província à parte (Província Paulista) não pode ser reconhecida. Uma área de endemismo é reconhecida ainda no Atlântico Leste, correspondendo à área de ocorrência de *U. (Uca) tangeri*, a única espécie de *Uca* existente na região.

No Pacífico Oriental, a análise permitiu o reconhecimento das Províncias Panamenha e das Galápagos. Por outro lado, a província de Cortés não foi reconhecida, mostrando que, para as espécies de *Uca*, a mesma não representa uma área de endemismo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dentre as questões que este trabalho apresenta com relação à taxonomia e sistemática do gênero *Uca*, talvez a que mais suscite discussões diz respeito a divisão do gênero, se em subgêneros ou em gêneros próprios. Como foi visto, o debate sobre as subdivisões já apresentadas para o grupo é antigo e, mesmo que recentes trabalhos lancem luz sobre este problema, a atual situação (instabilidade da sistemática e nomenclatura) parece longe de ser resolvida.

As mais recentes análises filogenéticas realizadas para o gênero, embora apresentem algum tipo de problema metodológico, parecem indicar um parafiletismo entre os atuais subgêneros, não suportando a unidade do mesmo. Entretanto, o abandono da divisão subgenérica em prol de uma divisão em taxa superiores parece encontrar resistência por parte da maior parte dos autores. Com isso, pode-se até especular que a divisão sistemática do gênero *Uca* se transfigurou em um paradigma, no sentido de Kuhn, (2003).

Kuhn, (2003) define paradigma como um conjunto de teorias que tentam explicar os fenômenos estudados por meio da "ciência normal", ou seja, onde determinados paradigmas são aceitos e investigados. Quando o paradigma estabelecido encontra problemas, tem início o período conhecido por "crise", onde novos paradigmas tentam responder de maneira mais eficiente às questões que o paradigma aceito não consegue responder. O período de crise é marcado pela divisão da comunidade científica entre o paradigma aceito e o paradigma em ascensão (Kuhn, 2003). A substituição do paradigma antigo pelo novo geralmente encontra resistência da comunidade científica devido ao comprometimento com o paradigma já estabelecido. Quando o paradigma em ascensão ganha a preferência e substitui o antigo, é o momento que Kuhn (2003) chamou de "revolução científica".

Dessa forma, a atual sistemática do gênero *Uca* parece passar por um período de "crise" onde novas propostas são apresentadas e rejeitadas. Apenas quando uma análise filogenética bem feita, levando em consideração vários aspectos não só dos representantes do gênero *Uca* mas de toda a superfamília Ocypodoidea for apresentada, é que as questões sistemáticas e nomenclaturais poderão ser resolvidas, levando então a uma "revolução científica" com respeito à classificação do gênero *Uca*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abele, L.G. & Kim, W. (1986) An Illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. *Florida Department of Environmental Regulation, Technical Series*, 8(1–2), 760pp.

Abele, L.G. & Kim, W. (1989) The Decapod Crustaceans of the Panama Canal. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 482, 1–50.

Albrecht, L.G. & von Hagen, H.O. (1981) Differential weighting of eletrophoretic data in crayfish and fiddler crabs (Decapoda: Astacidae and Ocypodidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 70B: 393–399.

Alcock, A. (1900) Materials for a carcinological fauna of India No. 6. The Brachyura Catometopa, or Grapsoidea. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 64(2), 279–486.

Almeida, A.O., Coelho, P.A., Santos, J.T.A. & Ferraz, N.R. (2006) Crustáceos decápodos estuarinos de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Biota Neotropica*, 6(2), 1–24.

Amorim, D.S. (1997) Elementos básicos de sistemática filogenética. Segunda edição, Holos Editora, 276pp.

Aurivillius, C.W.S. (1893) Die Beziehungen der Sinnesorgane amphibischer Decapoden zur Lebensweise und Athmung. *Nova Acta R. Soc. Scient. Upsal. Nyt. Mag. Naturvid*, 3, 1–48.

Backwell, P.R.Y., Jennions, M.D., Christy, J.H. & Passmore, N.I. (1999) Female choice in the synchronously fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, 105, 415–421.

Backwell, P.R.Y., O'Hara, D. & Christy, J.H. (1998) Prey availability and selective foraging in shorebirds. *Animal Behavior*, 55, 1659–1667.

Bairagi, N. & Misra, A. (1988) On the taxonomic status of *Gelasimus acutus* Stimpson (Decapoda: Ocypodidae) present in the national collection of the Zoological Survey of India. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 85, 449–451.

Balech, E. (1954) División zoogeográfica del litoral sudamericano. *Revista de Biología Marina*, 4(1–3), 184–195.

Barnard, K.H. (1950) Descriptive catalogue of South African Decapod Crustacea. *Annals of the South African Museum*, 38, 1–837.

Barnwell, F.H. (1986) Fiddler crabs of Jamaica (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae, genus *Uca*). *Crustaceana*, 50(2), 146–165.

Barnwell, F.H. & Stillman, J.H. (1990) Differences in daily and tidal rhythms in populations of the fiddler crabs *Uca princeps* and *U. monilifera*. *American Zoologist*, 30(4), 138A.

Barnwell, F.H. & Thurman, C.L. (1984) Taxonomy and biogeography of fiddler crabs of the Atlantic and Gulf coasts of Eastern North America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 81, 23–87.

Bedê, L.M., Oshiro, L.M.Y. & Melo, G.A.S. (2007) Observation on the occurrence of *Uca victoriana* von Hagen (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) on the Coast of Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67(4), 799–800.

Beinlich, B. & von Hagen, H.O. 2006. Materials for a more stable subdivision of the genus *Uca* Leach. *Zoologische Mededelingen*, 80, 9–32.

Benneti, A.S.; Negreiros-Fransozo, M.J. & Costa, T.M. Population and reproductive biology of the crab *Uca burgersi* (Crustacea: Ocypodidae) in three subtropical mangrove forests. *Revista de Biologia Tropical*, 55(1), 55–70.

Bergsten, J. (2005) A review of long-branch attraction. *Cladistics*, 21, 163–193.

Bernard, F.R., McKinnel, S.M. & Jamienson, G.S. (1991) Distribution and zoogeography of the bivalvia of the Eastern Pacific Ocean. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 112, 1–60.

Bezerra, L.E.A. & Coelho, P.A. (2009) Intra-specific variations in preserved specimens of the fiddler crabs *Uca panacea* and *Uca pugilator* (Decapoda: Ocypodidae). *Zoologia*, 26(2), no prelo.

Bezerra, L.E.A. & Matthews–Cascon, H. (2006) Population structure of the fiddler crab *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Brachyura: Ocypodidae) in a tropical mangrove of northeastern Brazil. *Thalasssas*, 22(1), 65–74.

Bezerra, L.E.A. & Matthews–Cascon, H. (2007) Population and reproductive biology of the fiddler crab *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea: Ocypodidae) in a tropical mangrove from northeast Brazil. *Acta Oecologica*, 31, 251–258.

Bezerra, L.E.A., Dias, C.B., Santana, G.X. & Mathhews-Cascon, H. Spatial distribution of fiddler crabs (genus *Uca*) in a tropical mangrove of northeast Brazil. *Scientia Marina*, 74(4), 759–766.

Boone, L. (1929) A collection of Brachyuran Crustacea from the Bay of Panama and the fresh waters of the canal zone. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 58, 561–583.

Bosc, L.A.G. 1802. Histoire naturelle des Crustacés, contenant leur description et leurs moeurs, 1, 1–258.

Boschi, E.E. (1964) Los crustáceos decápodos brachyura del litoral Bonaerense. *Boletín del Instituto de Biología Marina*, 6, 1–99.

Boschi, E.E. (2000a) Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 13, 7–136.

Boschi, E.E. (2000b) Biodiversity of marine decapod brachyurans of the Americas. *Journal of Crustacean Biology*, 20(special number 2), 337–342.

Bott, v. R. (1954) Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 1. Winkerkrabben (*Uca*). *Senckenbergiana Biologica* 35(3-4), 155–180.

Bott, v. R. (1968) Decapoden aus dem Museu do Dundo (Crist. Decap.). *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola*, 77, 167–171.

Bott, v. R. (1973a) Die Typus-art der Gattung *Uca* Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae). *Senckenbergiana Biologica*, 54, 311–314.

Bott, v. R. (1973b). Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Uca*-Arten (Decapoda: Ocypodidae). *Senckenbergiana Biologica*, 54, 315–325.

Briggs, J.C. (1974) *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, New York, 455pp.

Briggs, J.C. (2003) Marine centres of origin as evolutionary engines. *Journal of Biogeography*, 30, 1–18.

Briggs, J.C. (2007) Panbiogeography: Its origin, metamorphosis and decline. *Russian Journal of Marine Biology*, 33(5), 273–277.

Brito, I.M. (1972) Contribuição ao conhecimento dos crustáceos decápodos da formação Pirabas. II – O gênero *Uca* (Brachyura-Ocypodidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 44(1), 95–98.

Brooks, D.R. & van Veller, M.G.P. (2003) Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30, 819–825.

Brown, J.H. & Lomolino, M.K. (2006) *Biogeografia*. 2 ed. Funpec, 691pp.

Bruce-Chwatt, L.J. & Fitz-John, R.A. (1951) Mosquitoes in crab-burrows on the coast of West Africa and their control. *The Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 54(6), 116–121.

Buitendijk, A.M. (1950) Note on a collection of Decapoda Brachyura from the coasts of Mexico, including the description of a new genus and species. *Zoologische Mededelingen*, 30, 269–282.

- Brummitt, R.K. (2002) How to chop up a tree. *Taxon*, 51, 31–41.
- Brummitt, R.K. (2003) Further dogged defense of paraphyletic taxa. *Taxon*, 52, 803–804.
- Brunner, C.A. (1982) Paleooceanography of surface waters in the Gulf of Mexico during the late Quaternary, *Quaternary Research*, 17, 105–119.
- Bullis Jr., H.R. & Thompson, J.R. (1965) Collections by the exploratory fishing vessels Oregon, Silver Bay, Combat, and Pelican made during 1956-1960 in the southwestern North Atlantic. *U. S. Fish and Wildlife Service, Special Scientific Report-Fisheries, Washington*, 510: 1–130.
- Cano, G. (1889) Crustacei brachiuri ed anomuri raccolti nel viaggio della "Vettor Pisani" intorno al globo. *Bollettino della Societa dei Naturalisti in Napoli*, 3, 79–106, 169–269.
- Cardoso da Silva, J.M. & Oren, D.C. (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 127–137.
- Chace, F.A. jr. & Hobbs, H.H. jr. (1969). The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. *United States National Museum Bulletin*, 292, 1–258.
- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M. & Lysenko, I. (2005) Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Proceedings of the Royal Society B*, 360, 443–455.
- Christy, J.H.; Baum, J.K. & Backwell, R.Y. (2003) Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of a sensory trap hypothesis. *Animal Behavior*, 66, 89–94.
- Coelho, P.A. (1964) Distribuição dos crustáceos decápodos na área de Barra das Jangadas. *Trabalhos do Instituto Oceanográfico da Universidade do Recife*, 5/6, 159–173.

Coelho, P.A. (1969) A distribuição dos crustáceos decápodos reptantes do Norte do Brasil. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 9/11, 223–238.

Coelho, P.A. (1972) Descrição preliminar de uma espécie nova de *Uca* de Pernambuco e Paraíba. Livro de Resumos do V Congresso Brasileiro de Zoologia, p.42.

Coelho, P.A. (1995) Sinopse dos crustáceos decápodos brasileiros (família Ocypodidae). *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 23, 135–142.

Coelho, P.A. & Ramos, M. (1972) A constituição e a distribuição da fauna de decápodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes 5° N e 39° S. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 13, 133–236.

Coelho, P.A. & Ramos-Porto, M. (1980) Crustáceos decápodos da costa do Maranhão, Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29(2), 135–138.

Colpo, K.D. & Negreiros-Fransozo, M.L. 2004. Comparison of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from three subtropical mangrove forest. *Scientia Marina*, 68(1), 139–146.

Courville, P. (2007) Late Cretaceous faunal exchange and colonization (Ammonitina) between the Tethys and the South Atlantic: Atlantic or Saharan routes? *Notebooks on Geology*, 2, 16–19.

Cowie, R.H. & Holland, B. (2006) Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography*, 33, 193–198.

Crane, J. (1941) Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXVI. Crabs of the genus *Uca* from the west coast of Central America. *Zoologica*, 26, 145–208.

Crane, J. (1943a) Eastern Pacific Expedition of the New York Zoological Society. XXXI. *Uca schimitti*, a new species of brachyuran crab from the west coast of Central America. *Zoologica*, 28(6), 31–32.

Crane, J. (1943b) Crabs of the genus *Uca* from Venezuela. *Zoologica*, 28(7), 33–44.

Crane, J. (1943c) Display, breeding and relationship of fiddler crabs (Brachyura, genus *Uca*) in the northeastern United States. *Zoologica*, 28(23), 217–223.

Crane, J. (1957) Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, Genus *Uca*). *Zoologica*, 42, 69–82.

Crane, J. (1958) Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille). *Zoologica*, 43, 113–130.

Crane, J. (1967) Combat and its ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae) with special reference to *Uca rapax* (Smith). *Zoologica*, 52, 49–77.

Crane, J. (1975) *Fiddler crabs of the world: Ocypodidae: genus Uca*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 736pp.

Craw, R.C. (1983) Panbiogeography and vicariance biogeography: are they truly different? *Systematic Zoology*, 32, 431–438.

Craw, R.C., Grehan, J.R. & Heads, M.J. (1999) Panbiogeography: Tracking the history of life. Oxford University Press, New York, 229pp.

Craw, R.C. & Weston, P. (1984) Panbiogeography: a progressive research programme? *Systematic Zoology*, 33, 1–13.

Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. (2003) Historical biogeography. An introduction. Harvard University Press, Cambridge and London, 250pp.

Croizat, L. (1958) Panbiogeography. Publicado pelo autor, Caracas. 230pp.

Croizat, L. (1964) Space, time, form: the biological synthesis. Publicado pelo autor, Caracas, 881pp.

Croizat, L. (1982) Vicariance/vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography"; etc. A clarification. *Systematic Zoology*, 31, 291-304.

Dana, J.D. (1852) Crustacea. in *Untied States Expedition...during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842...under the Command of Charles Wilkes, U.S.N.* 13 (1), 8 (1,2); atlas.

Demarest, A.G. (1825) Considérations générales sur la classe des crustacés et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes, ou dans les eaux douces de la France. Paris, 446pp.

de Grave, S. (2001) Biogeography of Indo-Pacific Pontoniinae (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *Journal of Biogeography*, 28, 1239–1253.

de Kay, J.E. (1844) *Zoology of New-York. Part VI. Crustacea*. Albany, New York: Carroll and Cook, 70pp.

de Man, J.G. (1891) Carcinological studies in the Leyden Museum. No. 5. *Notes from the Leyden Museum*, 13(1), 1–61.

De Quieroz, K. & Gauthier, J. (1990) Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Sistematic Zoology*, 39, 307–322.

Deevey, E.S. jr. (1950) Hydroids from Louisiana and Texas, with remarks on the Pleistocene biogeography of the western Gulf of Mexico. *Ecology*, 31, 334–367.

DePatra, K.D. & Levin, L.A. (1989) Evidence of the passive deposition of meiofauna into fiddler crab burrows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 125(3), 173–192.

Dominguez, J.M.L. (2006) The Coastal Zone of Brazil: an Overview. *Journal of Coastal Research*, Special Issue, 39, 16–20.

Dominguez, J.M.L., Bittencourt, A.C.S.P. & Martin, L. (1992) Controls on Quaternary coastal evolution of the east-northeastern coast of Brazil: roles of sea-level history, trade winds and climate. *Sedimentary Geology*, 80, 213–232.

Durham, J.W., Arellano, A.R.V. & Peck, J.H. jr. (1952) No Cenozoic Tehuantepec seaways. *Geological Society of America Bulletin*, 63, 1245.

Ekman, S. (1953) *Zoogeography of the sea*. Sidwick & Jackson, London, 417pp.

Emerson, W.K. (1991) First records for *Cymatium mundum* (Gould) in the Eastern Pacific Ocean, with comments on the zoogeography of the tropical trans-Pacific tonnacean and nontonnacean prosobranch gastropods with Indo-Pacific faunal affinities in west American waters. *Nautilus*, 105, 62–80.

Escalante, T., Sánchez-Cordero, V., Morrone, J.J. & Linaje, M. (2007) Areas of endemism of mexican terrestrial mammals: a case study using species' ecological niche modeling, parsimony analysis of endemicity and goloboff fit. *Interciencia*, 32(3), 151–159.

Ewa-Oboho, I.O. (1993) Substratum preference of the tropical estuarine crabs, *Uca tangeri* Eydoux (Ocypodidae) and *Ocypode cursor* Linne (Ocypodidae). *Hydrobiologia*, 271, 119–127.

Eydoux, F. (1835) Nouvelle espèce de Gélasime. *Magasin de Zoologie*, 5(7), 4 pp.

Fabricius, J.C. (1798) Supplementum entomologiae systematicae, 1–572.

Fausto Filho, J. (1966) Primeira contribuição ao inventário dos crustáceos decápodos marinhos do Nordeste Brasileiro. *Arquivos da Estação de Biologia Marinha da Universidade Federal do Ceará*, 6(1), 31–37.

Felder, D.L. (1973) Crabs and lobsters (Decapoda, Reptantia) from coastal waters of the northwestern Gulf of Mexico. Master Thesis, Louisinana State University, 103p.

Fingerman, M. (1956) Phase difference in the tidal rhythms of color change of two species of fiddler crab. *Biological Bulletin*, 110(3), 274–290.

Fingerman, M. (1957) Relation between position of burrows and tidal rhythm of *Uca*. *Biological Bulletin*, 112(1), 7–20.

Garth, J.S. (1946) Littoral brachyuran fauna of the Galapagos Archipelago. *Allan Hancock Pacific Expedition*, 5(10), 341–601.

Garth, J.S. (1948) The Brachyura of the "Askoy" expedition. With remarks on carcinological collecting in the Panama Bight. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 92(1), 1–66.

Garzón-Orduña, I.J., Miranda-Esquivel, D.R. & Donato, M. (2004) Parsimony analysis of endemism describes but does not explain: an illustrated critique. *Journal of Biogeography*, 35, 903–913.

Genoni, G.P. (1991) Increased burrowing by fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae) in response to low food supply. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147(2), 267–285.

George, R.W. & Jones, D.S. (1982) A revision of the fiddler crabs of Australia (Ocypodinae: *Uca*). *Record of the Western Australian Museum Supplement*, 14, 1–99.

George, R.W. & Main, A.R. (1967) The evolution of spiny lobster (Palinuridae): a study of evolution in the marine environment. *Evolution*, 21, 803–820.

Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. (2008) TNT: a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.

Gould, A. A. (1841) *A report on the invertebrate of Massachusetts, comprising the Mollusca, Crustacea, Annelida, and Radiata*. Cambridge, Massachusetts: Folsom, Wells, and Thurston, 373pp.

Guérin-Ménéville, F.E. (1829) Atlas. Crustacés, arachnides et insectes. in *Voyage autour du monde, exécuté par ordre du Roi, sur la corvette de sa Majesté, la 'Coquille,' pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825*. Paris: L. I. Duperrey.

Guérin-Méneville, F.E. (1838) Texte. Crustacés, arachnides et insectes. in *Voyage autour du monde, exécuté par ordre du Roi, sur la corvette de sa Majesté, la 'Coquille,' pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825*, Volume Zool. vol. II, pt. 2, div. 1. Paris: L. I. Duperrey, 1–319.

Hausdorf, B. (2002) Units in biogeography. *Systematic Biology*, 51, 648–652.

Hausdorf, B. & Hennig, C. (2004) Does vicariance shape biotas? Biogeographical tests of the vicariance model in the north-west European land snail fauna. *Journal of Biogeography*, 31, 1751-1757.

Heller, C. (1863) *Die Crustaceen des südlichen Europa. Crustacea Podophthalmia*. 333pp.

Hendrickx, M.E. (1979) Range extensions of fiddler crabs (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) on the Pacific Coast of America. *Crustaceana*, 36(2), 200–202.

Hendrickx, M.E., Flores-Verdugo, F., van Der Heiden, A.M & Brisero-Dueñas, R. (1983) Fauna survey of the decapod crustaceans, reptiles and coastal birds of the Estero el Verde, Sinaloa, Mexico, with some notes on their biology. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 10(1), 187-194.

Hendrickx, M.E. (1984) Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. II. The decapod crustaceans of Estero el Verde. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 11(1), 23–48.

Hendrickx, M.E. (1995) Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 65, 125–150.

Hennig, W. (1950) *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370pp.

Herbst, J.F.W. (1782-1804) Versuch einer Naturgeschichte der krabben und Krebse. Nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten. J.C. Fuessly, Zurich.

Hilgendorf, F. (1882) Carcinologische Mittheilungen. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 22–25.

Hirose, G.L. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2008) Population biology of *Uca maracoani* Latreille, 1802–1803 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) on the south-eastern coast of Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 3(3), 373–383.

Holthuis, L.B. (1954a) Observaciones sobre los crustaceos decapodos de la Republica de El Salvador. *Comunicaciones del Instituto Tropical de Investigaciones Cientificas*, 3(4), 159–166.

Holthuis, L.B. (1954b) On a collection of decapod crustaceans from the Republic of El Salvador (Central America). *Zoologische Verhandelingen*, 23, 1–43

Holthuis, L.B. (1959a) H. E. van Rijgersma – a little known naturalist of St. Martin (Netherlands Antilles). *Studies on Fauna of Curaçao and Caribbean Islands*, 9, 69–78.

Holthuis, L.B. (1959b) The Crustacea Decapoda of Suriname (Duth Guiana). *Zoologische Verhandelingen*, 44, 1–296.

Holthuis, L.B. (1962) Forty-seven genera of Decapod (Crustacea); proposed addition to the official list. Z.N. (S.) 1499. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 19(4), 232–253.

Holthuis, L.B. (1967) On a new species of *Uca* from the West Indian region (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). *Zoologische Mededelingen*, 42(6), 51–54.

Holthuis, L.B. (1979) *Cancer vocans major* Herbst, 1782 (Crustacea, Decapoda): Request for the use of the plenary powers to validate a neotype. Z.N. (S). 2235. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 35(4), 248–252.

Holthuis, L.B. (1991) Marcgraf's (1648) Brazilian Crustacea. *Zoologische Verhandelingen*, 268(31), 1–123.

Hughes, R.N. & Seed, R. (1995) Behavioral mechanisms of prey selection in crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 19, 225–238.

Humphries, C.J. (1989) Any advance on assumption? *Journal of Biogeography*, 27, 11–15.

Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic biogeography*. 2 ed. Academic Press, London, 186pp.

Hyman, O.W. (1920) Adventures in the life of a fiddler crab. *Annual Report of the Smithsonian Institution for 1920*, 1920, 443–459.

International Code of Zoological Nomenclature (1964). Adopted by XV International Congress of Zoology, London, 176pp.

Ives, J.E. (1891) Crustacea from the northern coast of Yucatan, the harbor of Vera Cruz, the west coast of Florida and the Bermuda Islands. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 43, 176–207.

Jennions, M.D. & Backwell, P.R.Y. (1996) Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 203–306.

Jennions, M.D., Backwell, P.R.Y., Murai, M. & Christy, J.H. (2003) Hiding behavior in fiddler crabs: how long should prey hide in response to a potencial predator? *Animal Behavior*, 66, 251–257.

Keigwin, L.D. Jr. (1978) Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostatigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea. *Geology*, 6, 630–634.

Kennett, J.P. & Shackleton, N.J. (1975) Laurentide ice sheet melt water recorded in Gulf of Mexico deep-sea cores. *Science*, 188, 147–150.

Kingsley, J.S. (1880) Carcinological notes. Revision of the *Gelasini*. *Proceeding of the Academy of natural Sciences, Philadelphia*, 135–152.

Kluge, A.G. & Farris, J.S. (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18, 1–32.

Koga, T., Murai, M., Goshima, S. & Poovachiranon, S. (2000). Underground mating in the fiddler crab *Uca tetragonon*: the association between female life history traits and male mating tactics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 248, 35–52.

Kossmann, R. (1877) Zoologische Ergebnisse einer Reise *in die Küstengegenden des Roten Meeres III. Crustacea*. Leipzig.

Kuhn, T. (2003) *A estrutura das revoluções científicas*. Editora Perspectiva, São Paulo, 257pp.

Lacerda, T.P. (1975) Controle hormonal dos eritróforos e melanóforos em *Uca Olympioi* Oliveira, 1938. Master Thesis, Universidade Federal de Pernambuco, 29pp.

Lacerda, L.D., Conde, J.E., Kjerfe, B., Alvarez-Leon, R., Alarcón, C. & Polania, J. (2001) American mangroves, p. 1–62, *in* Lacerda, L.D. (ed.), *Mangrove ecosystems: functions and management*. Springer-Verlag, Berlin, 292p.

Lamarck, J.B.P.A.D. (1801) *Système des animaux sans Vertebres*. Deterville, Paris.

Latreille, P.A. (1802) Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insects, 5, 1–391.

Latreille, P.A. (1817) Gelasime, *Gelasimus* (Buffon). *Nouveau Dictionnaire Histoire naturelle*, 12, 517–520.

Latreille, P.A. (1818) Crustaces, arachnides et insectes. Explication des planches. pp. 269–397. *in* *Tableau encyclopedique et methodique des trois regnes de la nature*. Paris: Agasse.

Latreille, P.A. (1819) *Uca*, *Uca*. *Nouveau Dictionnaire Histoire naturelle*, 35, 96.

Leach, W.E. (1814) Crustaceology. In D. Brewster, *The Edinburgh Encyclopaedia*, 7, 383–437.

Leach, W.E. (1815) A tabular view of the external characters of four classes of animals, which Linne arranged under Insects. *Transactions of the Linnean Society*, 11, 306–400.

Le Conte, J. (1855) On a new species of *Gelasimus*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 7, 402–403.

Leis, J.M. (1984) Larval fish dispersal and the East Pacific Barrier. *Oceanografia Tropical*, 19, 181–192.

Levinton, J. S., Judge, M. & Kurdziel, J. (1995) Functional differences between the major and minor claws of fiddler crabs (*Uca*, Family Ocypodidae, Order Decapoda, Subphylum Crustacea): A result of selection or developmental constraint. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193, 147–160.

Levinton, J.S., Sturmbauer, C. & Christy, J. (1996) Molecular data and biogeography: resolution of the evolutionary history of a pantropical group of invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 203, 117–131.

Lewinsohn, C. (1977) Die Ocypodidae des Roten Meeres (Crustacea Decapoda, Brachyura). *Zoologische Verhandelingen*, 152, 45–84.

Linnaeus, C. (1758) *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (ed. 10), 1, 1–824.

Linnaeus, C. (1763) Centuria Insectorum, quan, praeside D. D. Car. von Linné, proposuit Boas Johansson, Calmariensis. In: C. Linnaeus, *Amoenitates Academicae*, 6, 384–415.

Linnaeus, C. (1767) *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (ed. 12), 1(2), 533–1327.

Luederwaldt, H. (1919a) Os manguesaes de Santos. *Revista do Museu Paulista*, 11, 311–408.

Luederwaldt, H. (1919b). Lista dos Crustaceos superiores (Thoracostraca) do Museu Paulista que foram encontrados no Estado de S. Paulo. *Revista do Museu Paulista*, 11, 429–435.

Maccagno, T. (1928) Crostacei Decapodi. Le specie del genere *Uca* Leach conservate nel Regio Museo Zoologico di Torino. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino*, 41(11), 1–52.

Maddison, D.R. & Maddison, W.P. (2005) MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 4.08. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Manning, R.B. & Holthuis, L.B. (1981) West African brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 306, 1–379.

Marcgrave, G. (1648) *Historiae rerum naturalium Brasiliae, libri octo: quorum tres priores agunt de Plantis. Quartus de Piscibus. Quintus de Avibus. Sextus de Quadrupedibus, et Serpentibus. Septimus de Insectis. Octavus de ipsa regione, et illius incolis. Cum appendice de Tapuyis, et Chilensibus.* In: *Historia naturalis Brasiliae, auspicio et beneficio illustris. I. Mauritti Com. Nassau illius provinciae et maris summi praefecti adornata in qua non tantum platae et animalia, sed et indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et inconibus supra quingentas illustrantur*, 2(i-vi), 1–300.

Martins Neto, R.G. (2001) Review of some Crustacea (Isopoda and Decapoda) from Brazilian deposits (Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic) with descriptions of new taxa. *Acta Geologica Leopoldensia*, 24 (52/53), 237–254.

McCommas, S.A. (1982) Biochemical genetics of the sea anemone *Bunodossoma cavernata* and the zoogeography of the Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 68, 169–173.

McDowall, R.W. (2004) What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, 31, 345–351.

McLain, D. K., Pratt, A. E. & Berry, A. (2003) Predation by red-jointed fiddler crabs on congeners: interaction between body size and positive allometry of the sexually selected claw. *Behavioral Ecology*, 14(5), 741–747.

Melo, G.A.S. (1996) *Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro*. Editora Plêiade, São Paulo, 603pp.

Melo, G.A.S. (1998) Malacostraca – Eucarida. Brachyura, Oxyrhyncha and Brachyrhyncha. In: Young, P.S. (Ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Rio de Janeiro, Museu Nacional, 455–515.

Morrone, J.J. & Escalante, T. (2002) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography*, 29(8), 1095–1104.

Morrone, J.J., Espinosa, D. & Llorente, J. (1996) *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, 155pp.

Nelson, G. & Platnick, N.I. (1991) *Systematic and Biogeography: Cladistic and vicariance*. Columbia University Press, New York, 567pp.

Miers, E.J. (1881) On a collection of Crustacea made by Baron Hermann-Maltzan at Goree Island, Senegambia. *Annals and Magazine of Natural History, Series V*, 8, 204–220, 259–281, 364–377.

Milne-Edwards, H. (1854) Notes sur quelques crustacés nouveaux ou peu connus conservés dans la collection du muséum d'histoire naturelle. *Archives du Museum National d'Histoire Naturelle*, 7, 145–192.

Milne-Edwards, H. (1836) Les Crustacés. in *Le Règne animal distribué d'après son organisation*, G. Cuvier, ed., Volume XVII. Paris, pp. 278.

Milne-Edwards, H. (1837) *Histoire naturelle des crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 2, 531pp.

Milne-Edwards, H. (1852) De la famille des ocypodides (*Ocypodidae*). Second Mémoire. In Observations sur les affinités zoologiques et la classification naturelle des Crustacés. *Annales des Sciences Naturelles*, 18, 128–166.

Milne-Edwards, H. & Lucas, H. (1843) Crustacés. in *Voyage dans l'Amerique Meridionale (Le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivie, la République du Pérou)*, exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833, A. D. d'Orbigny, ed., Volume VI, Part I + Atlas. Paris: Bertrand, p. 1–39.

Monod, T. (1933) Sur quelques Crustacés de l'Afrique occidentale (liste des Décapodes mauritaniens et des Xanthidés ouest-africains). *Bulletin du Comité d'Etudes historiques et scientifiques de l'Afrique Occidentale Française*, 15(2-3), 456–548,

Monod, T. & Nicou, R. (1959) Sur une variété d'*Uca tangeri* (Eydoux). *Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire*, 21A(3), 988–993.

Moreira, C. (1901) Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. Crustáceos do Brasil. *Archivos do Museu Nacional*, 11, 1–151.

Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.

Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 373–401.

Morse, J.C. & White Jr. D.F. (1979) A technique of analysis of historical biogeography characters in comparative biology. *Systematic Zoology*, 28, 356–365.

Müller, F. (1869) *Facts and arguments for Darwin*. John Murray, London, 144pp.

Myers, A.A. (1991) How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipod. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1, 24–29.

Néraudeau, D. & Mathey, B. (2000) Biogeography and diversity of South Atlantic Cretaceous echinoids: implications for circulation patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 156, 71–88.

Ng, P.K.L., Guinot, D. & Davie, P.J.F. (2008) *Systema brachyurorum*: Part I. An annotated checklist of extant brachyurans crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 17, 1–286.

Nihei, S.S. (2006) Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography*, 33, 2099–2106.

Nobili, G. (1901) Decapodi raccolti dal Dr. Filippo Silvestri nell'America meridionale. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino*, 16(402), 1–16.

Nobre, A. (1931) Crustaceos decapodes de Portugal. *Anais da Faculdade de Ciencias Universidade do Porto*, 16(3), 134–186.

Normann, B. E. & Pennings, S. C. Fiddler crab-vegetation interactions in hypersaline habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 225, p. 53–68, 1998.

Novak, A. & Salmon, M. (1974) *Uca panacea*, a new species of fiddler crab from the Gulf coast of the United States. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 87(28), 313–326.

Oliveira, L.P.H. de (1939) Contribuição ao conhecimento dos crustáceos do Rio de Janeiro. Gênero *Uca* (Decapoda: Ocypodidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 34(1), 115–148.

Olivier, M. (1811) *Encyclopedie methodique. Histoire naturelle. Insectes*, Volume VI, VIII. H. Agasse, Paris.

Ortmann, A.E. (1894) Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen. VIII. Abtheilung: Brachyura (*Brachyura genuina* Boas) III. Unterabtheilung: Cancroidea, 2. Section: Canerinea, 2. Gruppe: Catametopa. *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere*, 7(5), 683–772.

Ortmann, A.E. (1897) Carcinologische Studien. *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere*, 10, 258–372

Palacio, F.J. (1982) Revisión zoogeográfica marina del sur del Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 31(1), 69–92.

Patterson, C. (1983) Aims and methods in Biogeography. in *Evolution, time and space: The emergence of the Biosphere*. Sims, R.W., Price, J.H. & Whalley, P.E.S. Academic Press, London and New York, 1–28pp.

Patzkowsky, M.E., Smith, L.H., Markwick, P.J., Engberts, C.J. & Gyllenhaal, E.D. (1991) Application of the Fujita-Ziegler paleoclimatic model: Early Permian and Late Cretaceous examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 86, 67–85.

Pearse, A. S. (1916) An account of the Crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Colombia. *Proceedings of the United States National Museum*, 49(2123), 531–556.

Porter, C.E. (1913) Sinopsis de los Ocypodidae de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Chile*, 5, 313–318.

Posada, P., Estévez, J.M. & Morrone, J.J. (1997) Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the andean subregion. *Fontqueria*, 48, 1–10.

Posadas, P. & Miranda, D.R. (1999) El PAE (Parsimony Analisis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 530–546.

Powell, C.B. (1979) Three Alpheid shrimps of a new genus from West African fresh and brackish waters: Taxonomy and ecological zonation (Crustacea Decapoda Natantia). *Revue de Zoologie Africaine*, 93(1), 116–150.

Powers, L.W. (1977) A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contributions in Marine Science*, 20(Suppl.), 1–190.

Pratt, A.E., McLain, D.K. & Kirschstein, K. (2002) Intrageneric predation by fiddler crabs in South Carolina. *Journal of Crustacean Biology*, 22(1), 59–8.

Pratt, A.E., McLain, D.K. & Lathop, G.R. (2003) The assessment game in sand fiddler crab contests for breeding burrows. *Animal Behavior*, 65, 945–955.

Rankin, W.M. (1898) The Northrop collection of Crustacea from the Bahamas. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 11(12), 225–258.

Rao, K.R. & Fingerman, M. (1968) Dimorphic variants of the fiddler crab *Uca pugilator* and their chromatophore responses. *Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences*, 31, 27–39.

Rathbun, M.J. (1893) Descriptions of new genera and species of crabs from the west coast of America and Sandwich Islands. *Proceedings of the United States National Museum*, 16, 223–260.

Rathbun, M.J. (1897a) A revision of the nomenclature of the Brachyura. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 11, 153–167.

Rathbun, M.J. (1897b) List of the decapod Crustacea of Jamaica. *Annals of the Institute of Jamaica*, 1(1), 1–49.

Rathbun, M.J. (1898a) The Northrop collection of Crustacea from Bahamas. *Annals of the New York Academy of Science*, 11(12), 225–258.

Rathbun, M.J. (1898b) The Brachyura collected by the U.S. Fish Comission Steamer Albatross on the voyage from Norfolk, Virginia, to San Francisco, California, 1887–1888. *Proceedings of the United States National Museum*, 21, 567–616.

Rathbun, M.J. (1900a) Synopses of North-American invertebrates. XI. The catometopus or grapsoids crabs of North America. *American Naturalist*, 34, 583–592.

Rathbun, M.J. (1900b) The decapod and stomatopod Crustacea. I. Results of the Branner-Agassiz Expedition to Brazil. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences*, 2, 133–156.

Rathbun, M.J. (1900c) The decapod crustaceans of West Africa. *Proceedings of the United States National Museum*, 22(1199), 271–316.

Rathbun, M.J. (1902a) The Brachyura and Macrura of Porto Rico. *Bulletin of the United States Fish Commission*, 2, 1–137.

Rathbun, M.J. (1902b) Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition 1898–1899. Brachyura and Macrura. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences*, 4, 275–192.

Rathbun, M.J. (1905) Fauna of New England. v. List of the Crustacea. *Papers of the Society of Natural Histoty of Boston*, 7, 1–117.

Rathbun, M.J. (1911) The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent coast. *Proceedings of the United States National Museum*, 38, 531–620.

Rathbun, M.J. (1914) New genera and species of American brachyrhychous crabs. *Proceedings of the United States National Museum*, 47, 117–129.

Rathbun, M.J. (1918) The grapsoid crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum*, 97, 1–461.

Rathbun, M.J. (1924a) Brachyuran crabs collected by the Williams Galapagos Expedition 1923. *Zoologica*, 5, 153–159.

Rathbun, M.J. (1924b) Brachyuran crabs collected at Curaçao. *Bijdragen tot de Dierkunde.*, 23, 13–22.

Rathbun, M.J. (1924c) Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. Crustacea (Brachyura). *Proceedings of the California Academy of Sciences (Ser. 4)*, 13, 373–379.

Reinsel, K.A. & Rittschof, D. (1995) Environmental regulation of foraging in the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187, 269–287.

Reyes-Bonilla, H. & López-Pérez, A. (1998) Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 24(2), 211–224.

Riccardi, A.C. (1987) Cretaceous paleogeography of southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 59, 169–195,

Riccardi, A.C. (1988) The Cretaceous system of southern South America. *Geological Society of American Memoirs*, 168, 161pp.

Riccardi, A.C. (1991) Jurassic and Cretaceous marine connections between the Southeast Pacific and Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 87, 155–189.

Robertson, J.R., Bancroft, K., Vermeer, G. & Plaiser, K. (1980) Experimental studies on the foraging behavior of the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 44, 67–83.

Rochebrune, A. T. d. (1883) Diagnoses d'arthropodes nouveaux propres a la Senegambie. Crustacea. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris*, 7(7), 167–175.

Rodriguez, G. (1980). *Los crustáceos decapodos de Venezuela*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 80pp.

Rosen, B.R. (1992) Empiricism and the biogeographical black box: concepts and methods in marine palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 92, 171–205.

Rosen, B.R. & Smith, A.B. (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distribution from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Gondwana and Tethys Geological Society Special Publication*, 37, 275-306.

Rosenberg, M.S. (1997) Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal Crustacean Biology*, 17(1), 52–59.

Rosenberg, M.S. (2002) Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 147–162.

Rosenberg, M.S. (2001) The systematics and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology*, 21(3), 839–869.

Salmon, M. (1967) Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (genus *Uca*). *Animal Behaviour*, 15(4), 449–459.

Salmon, M. & Atsides, S.P. (1968) Behavioral, morphological and ecological evidence for two new species of fiddler crabs (genus *Uca*) from the Gulf Coast of the United States. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 81, 275–290.

Salmon, M., Hyatt, G. W., McCarthy, K. & Costlow, J.D. jr. (1978) Display specificity and reproductive isolation in the fiddler crabs, *Uca panacea* and *U. pugilator*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48, 251–276.

Salmon, M. & Stout, J.F. (1962) Sexual discrimination and sound production in *Uca pugilator* Bosc. *Zoologica*, 47, 15–20.

Salmon, M. & Zucker, N. (1988) Interpreting differences in the reproductive behavior of fiddler crabs (genus *Uca*). pp. 387–407 in *Behavioral Adaptation to Intertidal Life*, G. Chelazzi and Vannini, M. (eds.) New York, Plenum Press.

Santos, C.M.D. (2005) Parsimony Analysis of Endemicity: time for an epitaph? *Journal of Biogeography*, 32, 1284–1286.

Scheltema, R.S. (1988) Initial evidence for the transport of teleplanic larvae of benthic invertebrates across the east Pacific barrier. *Biology Bulletin*, 174, 1445–1452

Schuchert, C. (1935) *Historical Geology of the Antillean-Caribbean region*. John Wiley & Sons, New York, 811pp.

Scotese, C.R. (1991) Jurassic and Cretaceous plate tectonics reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 87, 493–501.

Seba, A. (1758 e 1761) *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconibus artificiosissimis expressio per universam physices historiam*. Volume 3 Amsterdam, 212pp. apud Holthuis, L.B. (1969) Albertus Seba's "Locupletissimi rerum naturalium thesauri..." (1734-1765) and the "Planches de Seba" (1827-1831). *Zoologische Mededelingen*, 43(19), 239–256.

Shaw, G. & Nodder, E.R. (1802) *The naturakist's miscellany*, 14, London.

Shih, H.-T., Mok, H.-K., Chang, H.-W & Lee, S.-C. (1999) Morphology of *Uca formosensis* Rathbun, 1921 (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae), an endemic fiddler crab from Taiwan with notes on its ecology. *Zoological Studies*, 38(2), 184–177.

Shih, H.-T., H.-K. Mok, & Chang, H.-W. (2005). Chimney building by male *Uca formosensis* Rathbun, 1921 (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) after pairing: A new hypothesis for chimney function. *Zoological Studies*, 44(2), 242–251.

Skov, M.W. & Hartnoll, R.G. (2001) Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards). *Hydrobiologia*, 449, 201–212.

Sloane, H. (1725) *A Voyage to the Islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaica, with the Natural History of the Herbs and Trees, Four-Footed Beasts, Fishes, Birds, Insects, Reptiles, &c. of the Last of those Islands; to which is Prefixed, an Introduction, wherein is an Account of the Inhabitants, Air, Waters, Diseases, Trade, &c. of that Place, with some Relations Concerning the Neighbouring Continent, and lands of America*. Volume 2, B.M. London.

Smith, S.I. (1869) Notice of the Crustacea collected by Prof. C. F. Hartt on the coast of Brazil in 1867. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Science*, 2, 1–42.

Smith, S.I. (1870). Notes on American Crustacea, No 1. Ocypodoidea. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Science*, 2, 113–176.

Smith, S.I. (1871) Thirty-two species of Crustacea collected by J. A. McNiell at west coast of Central America, Nicaragua, and Bay of Fonseca. *Reports of the Peabody Academy of Arts and Science for 1869*, 87–98.

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A. Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A. & Robertson, J. (2007) Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573–583.

Spivak, E.D., Gavio, M.A., Navarro, C. (1991) Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita Lagoon (Argentina). *Bulletin of Marine Science*, 43(3), 679–688.

Stebbing, T.R.R. (1905) South Africa Crustacea. Part 3. *Marine Investigation in South Africa, Cape Town: Department of Agriculture*, 4, 21–123.

Stillman, J.H. & Barnwell, F.H. (2004) Relationship of daily and circatidal activity rhythms of the fiddler crab, *Uca princeps*, to the harmonic structure of semidiurnal and mixed tides. *Marine Biology*, 144(3), 473–482.

Streets, T.H. (1872) Notice of some Crustacea from the island of St. Martin, W. I., collected by Dr. van Rijgersma. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 24, 131–134.

Sturmbauer, C., Leviton, J.S., Christy, J. (1996) Molecular phylogeny analysis of fiddler crabs: Test of the hypothesis of increasing behavioral complexity in evolution. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 93, 10855–10857.

Suzawa, Y., Yong, H.S. & Murai, M. (1993) Genetic differentiation of Malaysian fiddler crabs (genus *Uca*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 105B: 529–533.

Swofford, D.L. (1999) PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates: Sunderland, Massachusetts.

Swofford, D.L. & Olsen, G.J. (1990) Phylogeny reconstruction, pp. 411–501. In: Molecular Systematics (D. M. Hillis and C. Moritz, eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Takeda, S. & Murai, M. (2003) Morphological and behavioural adaptations to the rocky substrate by the fiddler crab *Uca panamensis* (Stimpson, 1859): Preference for feeding substratum and feeding mechanism. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287, 179–191.

Tashian, R.E. & Vernberg, F.J. (1958) The specific distinctness of the fiddler crabs *Uca pugnax* (Smith) and *Uca rapax* (Smith) at their time of overlap in northeastern Florida. *Zoologica*, 43, 89–92.

Tavares, M.D.S. (1993) Toward the history of pre-Linnean carcinology in Brazil. in History of carcinology. Crustacean Issues 8, F. Truesdale, Rotterdam: Balkema, 7–29.

Tavares, M.D.S. & Mendonça Jr., J.B. (2003). The taxonomic status of *Uca salsitus* Oliveira, 1939 (Brachyura: Ocypodidae). *Crustaceana*, 76(2), 187–192.

Távora, V.A. (2001) Sobre a validade de *Uca maracoani antiqua* (Brito, 1972) na Formação Pirabas - Estado do Pará. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2, 100.

Thurman, C.L. (1981) *Uca marguerita*, a new species of fiddler crab (Brachyura: Ocypodidae) from eastern Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94(1), 169–180.

Thurman, C. L. (1984) Ecological notes on fiddler crabs of south Texas, with special reference to *Uca subcylindrica*. *Journal of Crustacean Biology*, 4(4), 665–681.

Thurman, C.L. (1987) Fiddler crabs (genus *Uca*) of eastern Mexico (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 53(1), 95–105.

Valiela, I., Babiec, D. F., Atherton, W., Seitzinger, S. & Krebs, C. (1974). Some consequences of sexual dimorphism: feeding in male and female fiddler crabs, *Uca pugnax* (Smith). *Biol. Bull.*, v. 147, p. 652–660.

Vargas, S., Guzman, H. & Breedy, O. (2008) Distribution patterns of the genus *Pacifigorgia* (Octocorallia: Gorgoniidae): track compatibility analysis and parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography*, 35, 241–247.

Vázquez-Miranda, H., Navarro-Singüenza, A.G. & Morrone, J.J. (2007) Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean Basin Islands: a parsimony perspective. *Cladistics*, 22, 1–21.

Viscido, S. V. & Wetthey, D. S. (2002). Quantitative analysis of fiddler crab flock movement: evidence for selfish herd behavior. *Animal Behavior*, v. 63, p. 735–741.

von Hagen, H.O. (1970) Zur Deutung langstieliger und gehörnter Augen bei Ocypodiden (Decapoda, Brachyura). *Forma et Functio*, 2, 13–5.

von Hagen, H.O. (1976) Review of: J. Crane, 1975. Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca*. *Crustaceana*, 31: 221–224.

von Hagen, H.O. (1980) A key to the "X-species" of North American fiddler crabs (genus *Uca*). *Zoologische Mededelingen*, 55(8), 88–96.

von Hagen, H.O. (1987) Morphologie und Winkbalz einer neuen *Uca*-Art (Crustacea, Brachyura) aus dem Staat Espírito Santo (Brasilien). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 84, 81–94.

von Hagen, H.O. & Jones, D.S. (1989) The fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) of Darwin, Northern Territory. Australia. *Beagle Records of the Northern Territory Museum of Arts and Science*, 6, 55–68.

von Martens, E. (1872) Ueber Cubanische Crustaceen nach den Sammlungen

Dr. J. Gudlach's. *Archiv für Naturgeschicthe*, 38, 77–147.

von Prael, H. & Guhl, F. (1979) Notas sobre la biologia de *Uca (Minuca) panamensis* (Stimpson, 1859) Crustacea, Ocipodidae) y su distribucion en Colombia. *Anales de Instituto de Investigaciones Marinas*, 11, 147-152.

von Prael, H. & Toro, N. (1985) *Uca (Uca) intermedia* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). A new fiddler crab of the Pacific coast of Columbia. *Zoologischer Anzeiger*, 215(5–6), 274–278.

Warren, J.H. & Underwood, A.J. (1986) Effects of burrowing on the topography of mangrove swamps in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 102, 223–235.

Weissburg, M. (1991) Morphological correlates of male claw asymmetry in the fiddler crab *Uca pugnax* (Smith) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 61, 11–20.

Weissburg, M. (1992) Functional analysis of fiddler crab foraging: sex–specific mechanics and constraints in *Uca pugnax* (Smith). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 156, 105–124.

Wiley, E.O. (1981) Phylogenetics. *The principles and practice of phylogenetic systematic*. John Wiley and Sons, New York, 439pp.

Wiley, E.O. (1988) Vicariance biogeography. *Annual review of ecology and systematic*, 19, 513–542.

Wiley, E.O., Siegel-Causey, D, Brooks, D.R. & Funk, V.A. (1991) *The compleat cladist. A primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas, Lawrence, Kansas, 158pp.

Winterer, E.L. (1991) The Tethyan Pacific during Late Jurassic and Cretaceous times. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 87, 253–265.

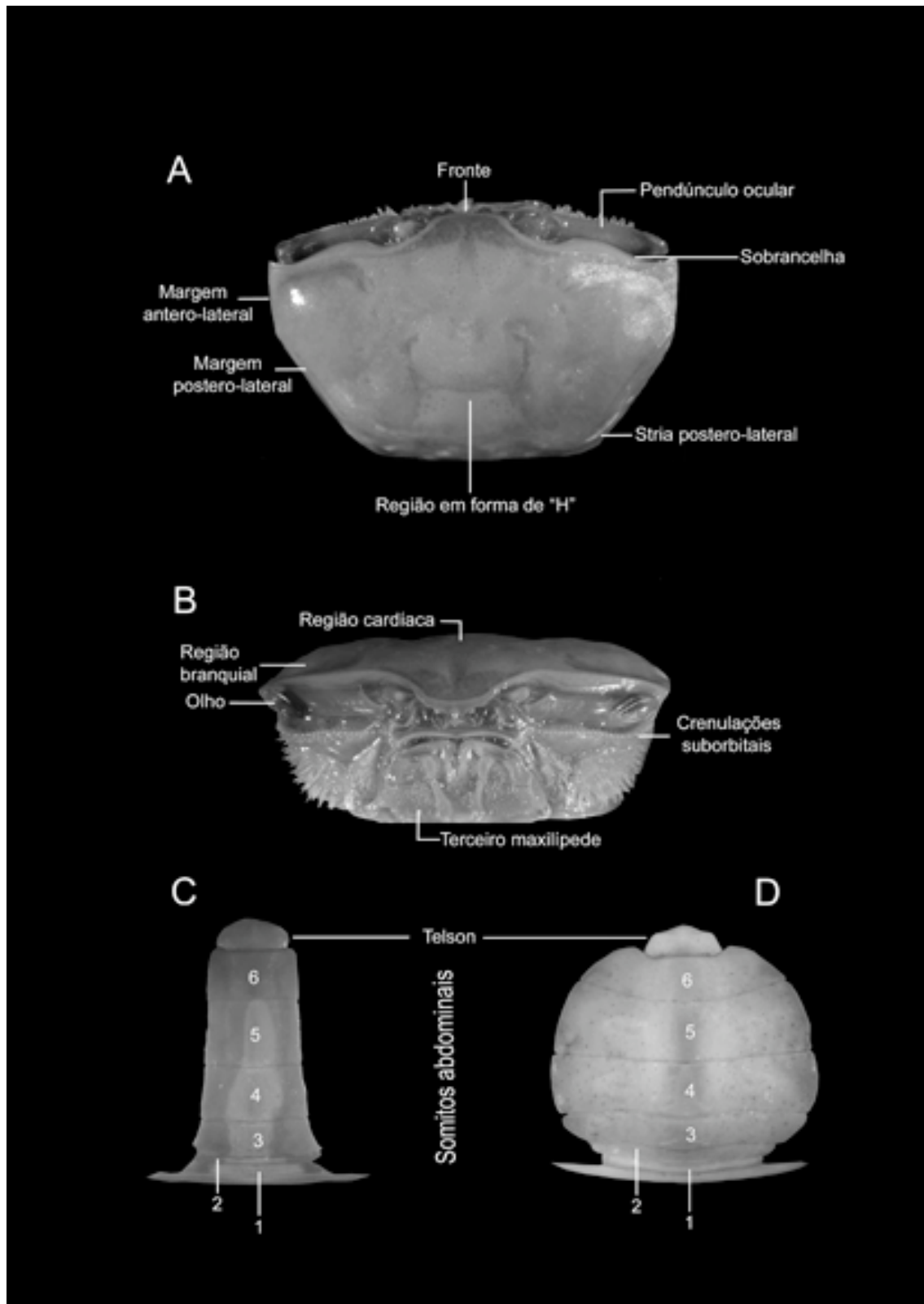
Wise, K.P. & Schopf, T.J.M. (1981) Was marine faunal diversity in the Pleistocene affected by changes in sea level? *Paleobiology*, 7, 394–399.

Yamaguchi, T. (1998) Evidence of actual copulation in the burrow in the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan, 1835) (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 71(5), 565–570.

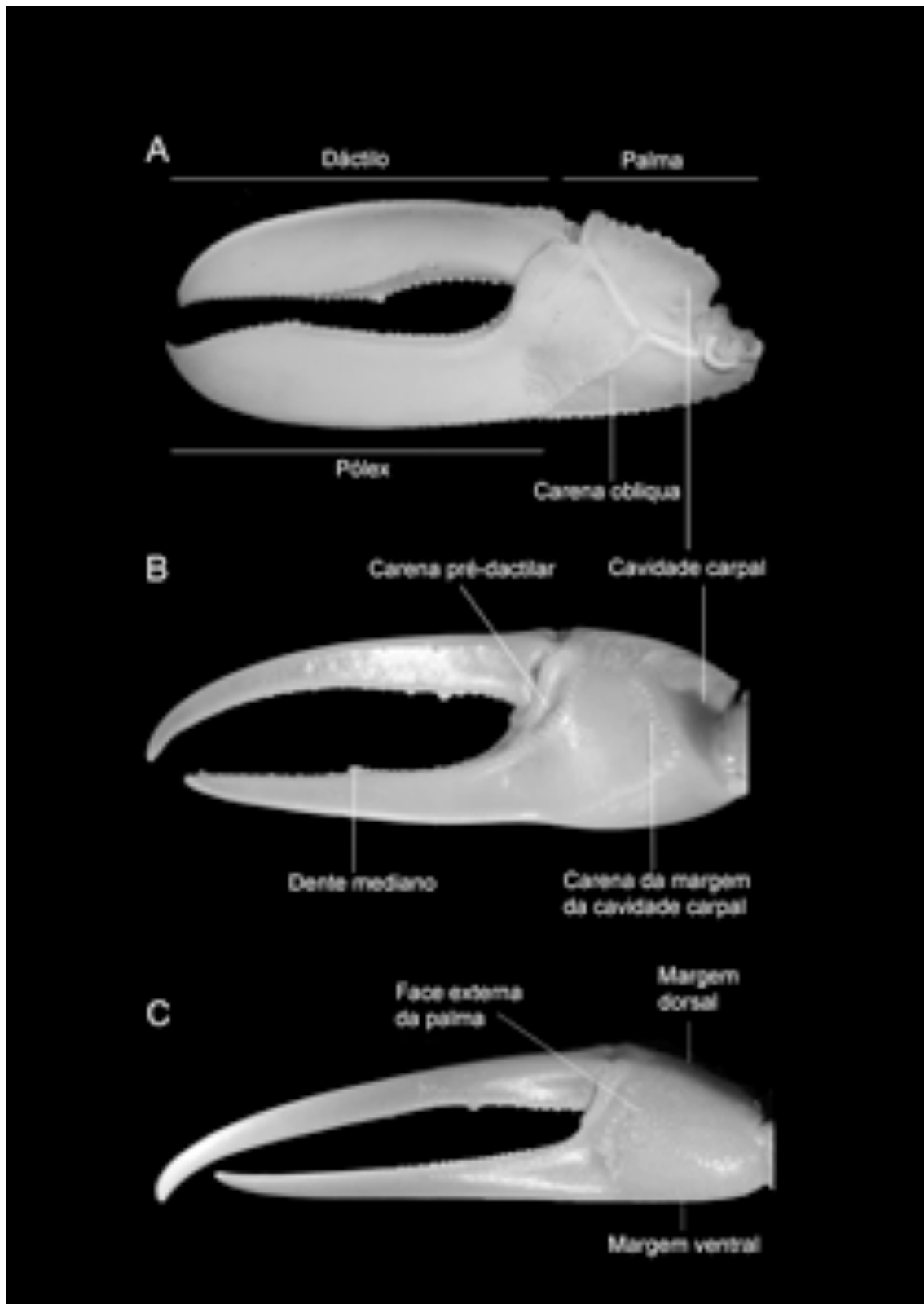
Young, C. G. (1900) *The stalk-eyed Crustacea of British Guiana, West Indies and Bermuda*. J. M. Watkins, London.

Apêndice I

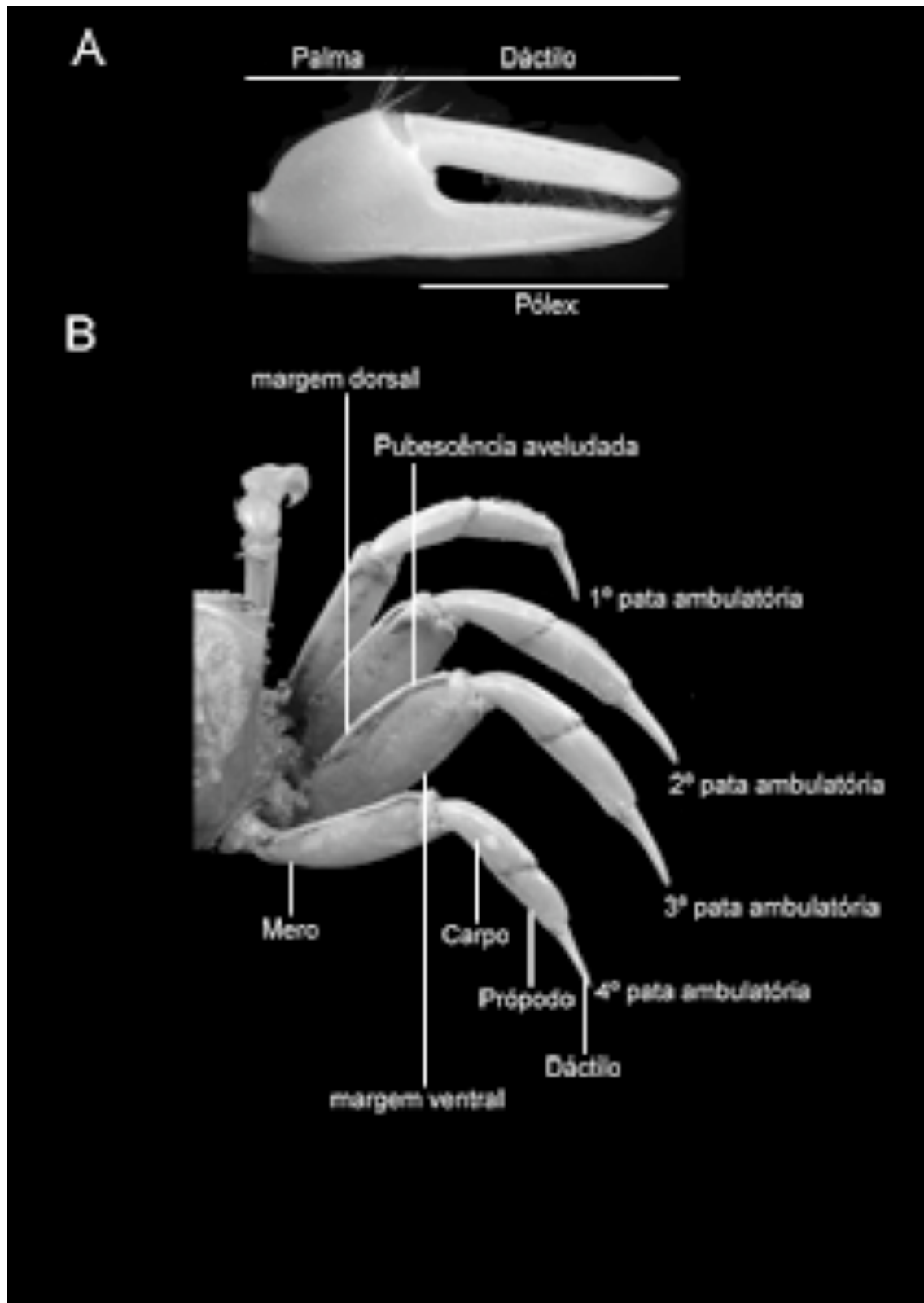
Estampas



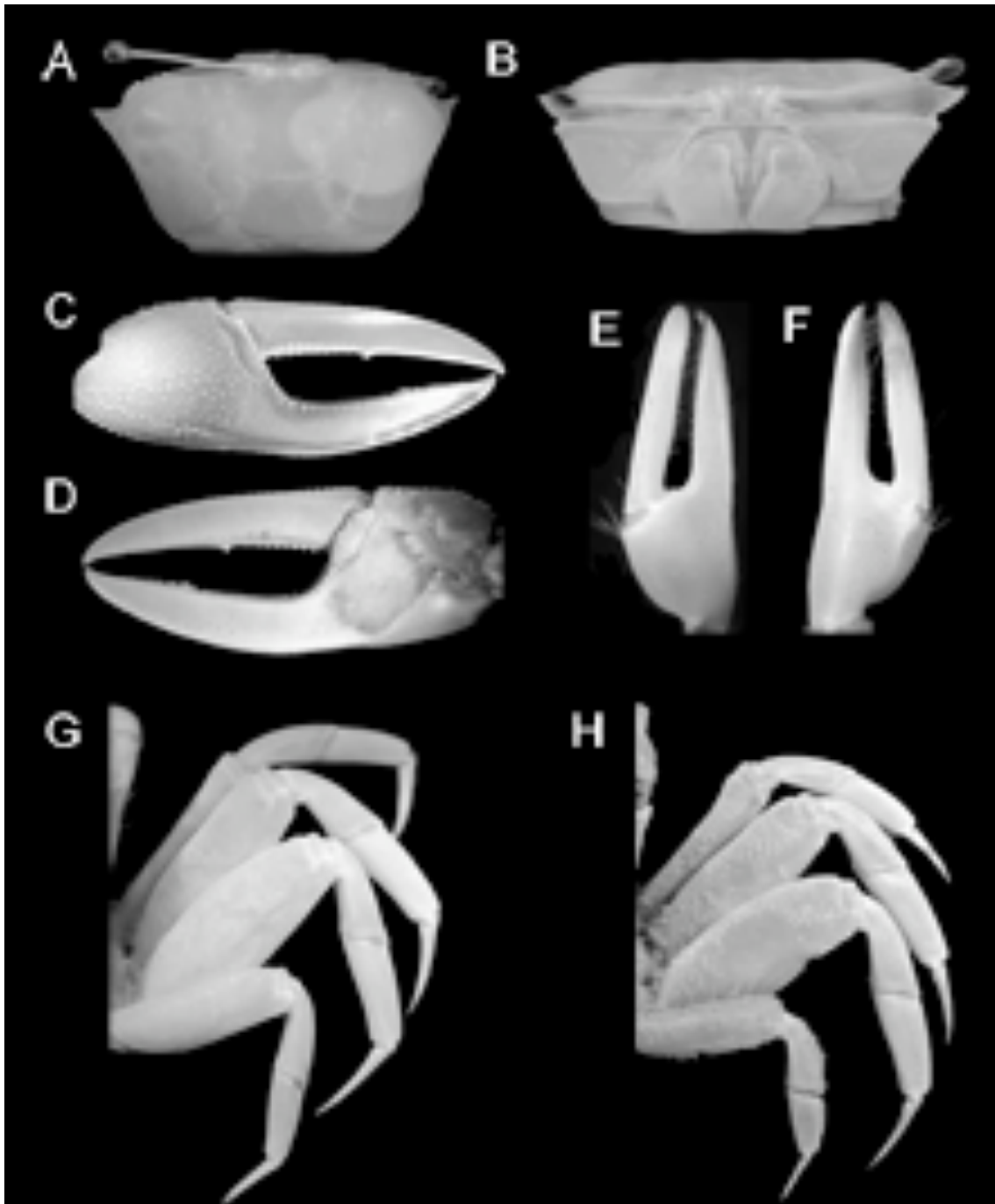
Estampa I. Principais estruturas morfológicas da carapaça de *Uca*. A. Superfície dorsal. B. Região frontal. C. Abdome do macho. D. Abdome da fêmea.



Estampa II. Principais estruturas morfológicas da região interna e externa do quelípodo maior de caranguejos do gênero *Uca*. A. Típico quelípodo de espécies do Subgênero *Uca* s. str. B. Típico quelípodo de espécies do Subgênero *Minuca*. C. Típico quelípodo de espécies do Subgênero *Leptuca*.

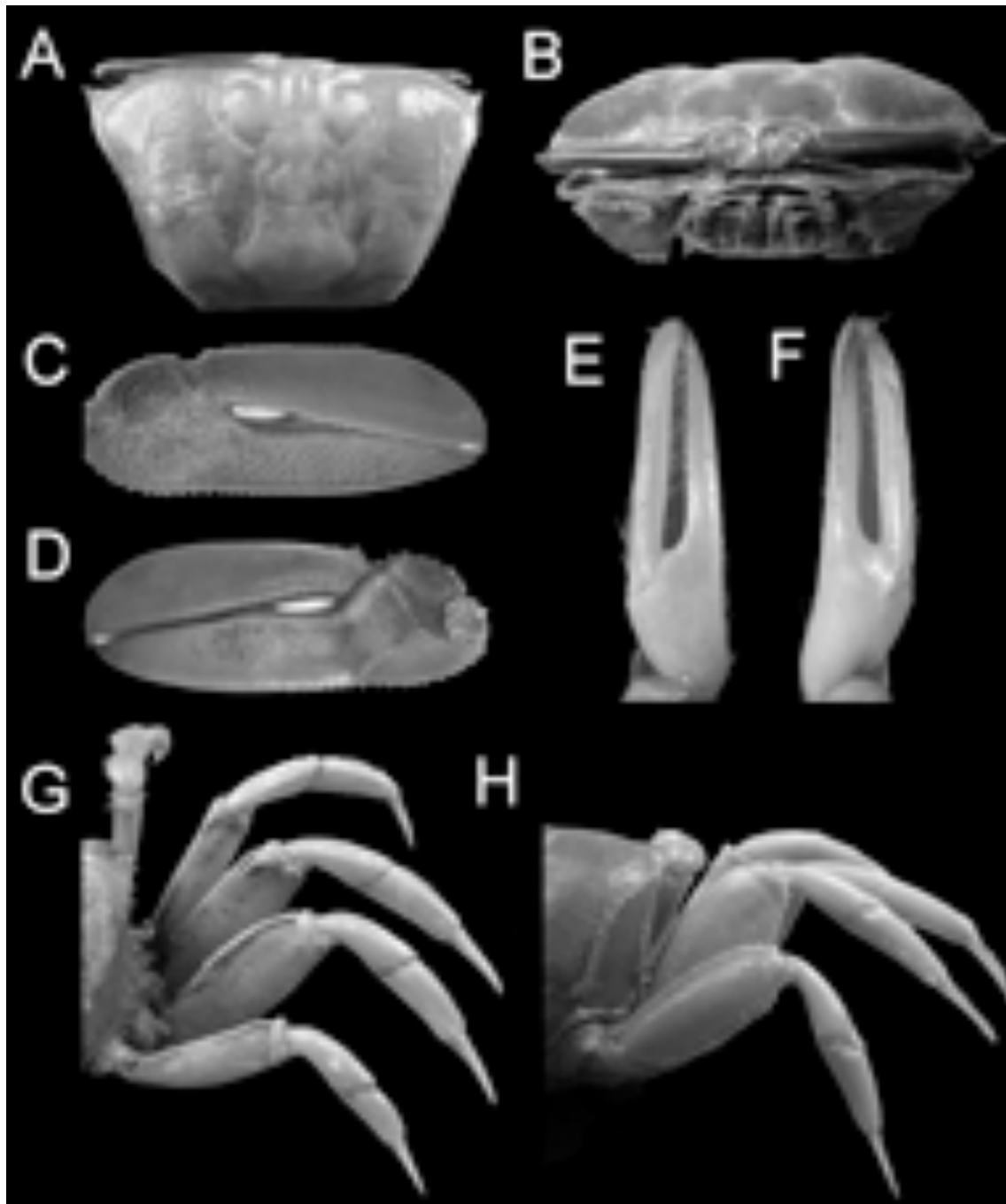


Estampa III. Estruturas morfológicas do quelípodo menor (A) e das patas ambulatórias (B).



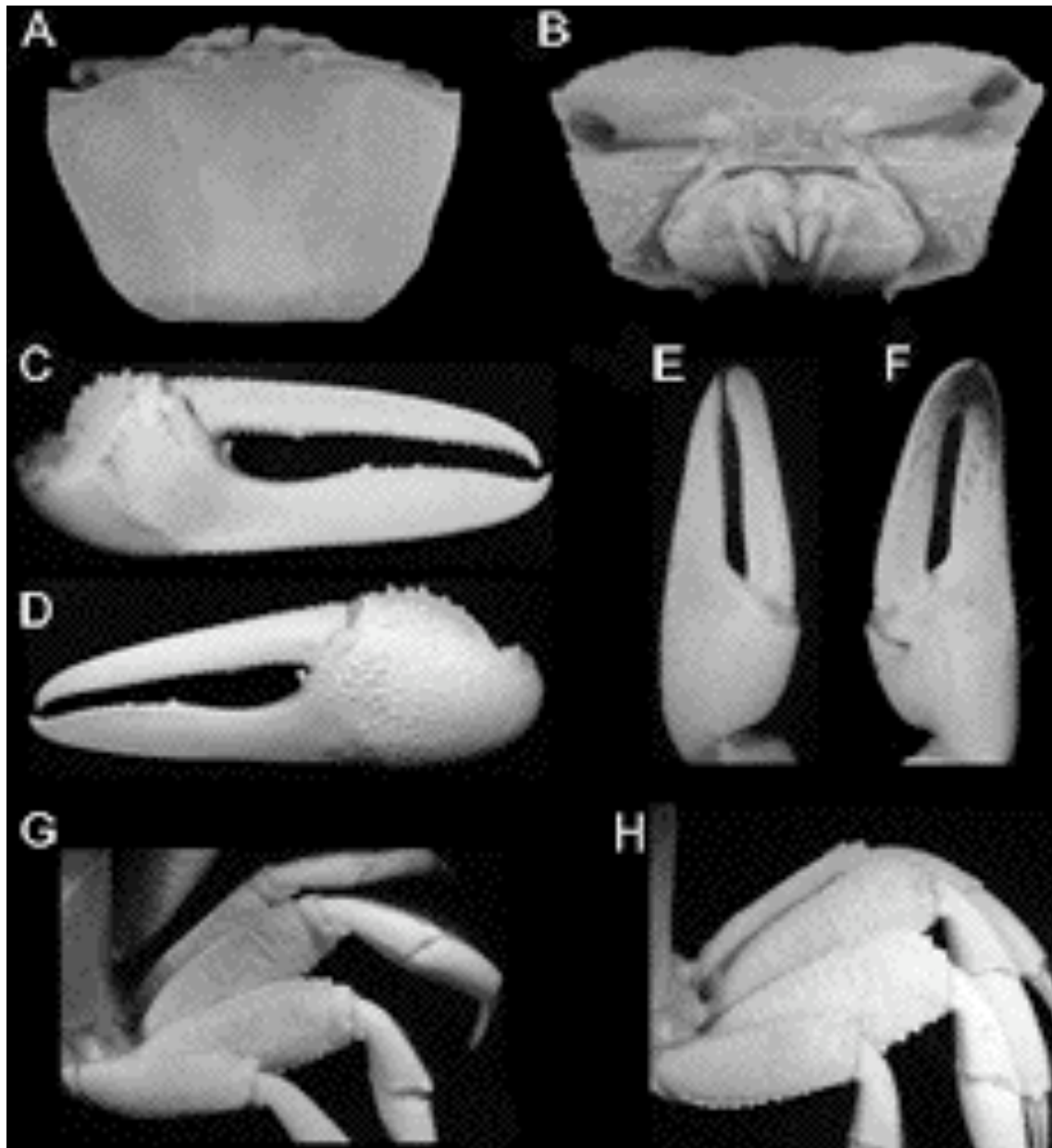
Estampa IV. *Uca (Uca) major*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138875; 31 mm de LC;
C-D: USNM 138576; palma + pólex = 36 mm;
H: USNM 210461; 27 mm de LC.



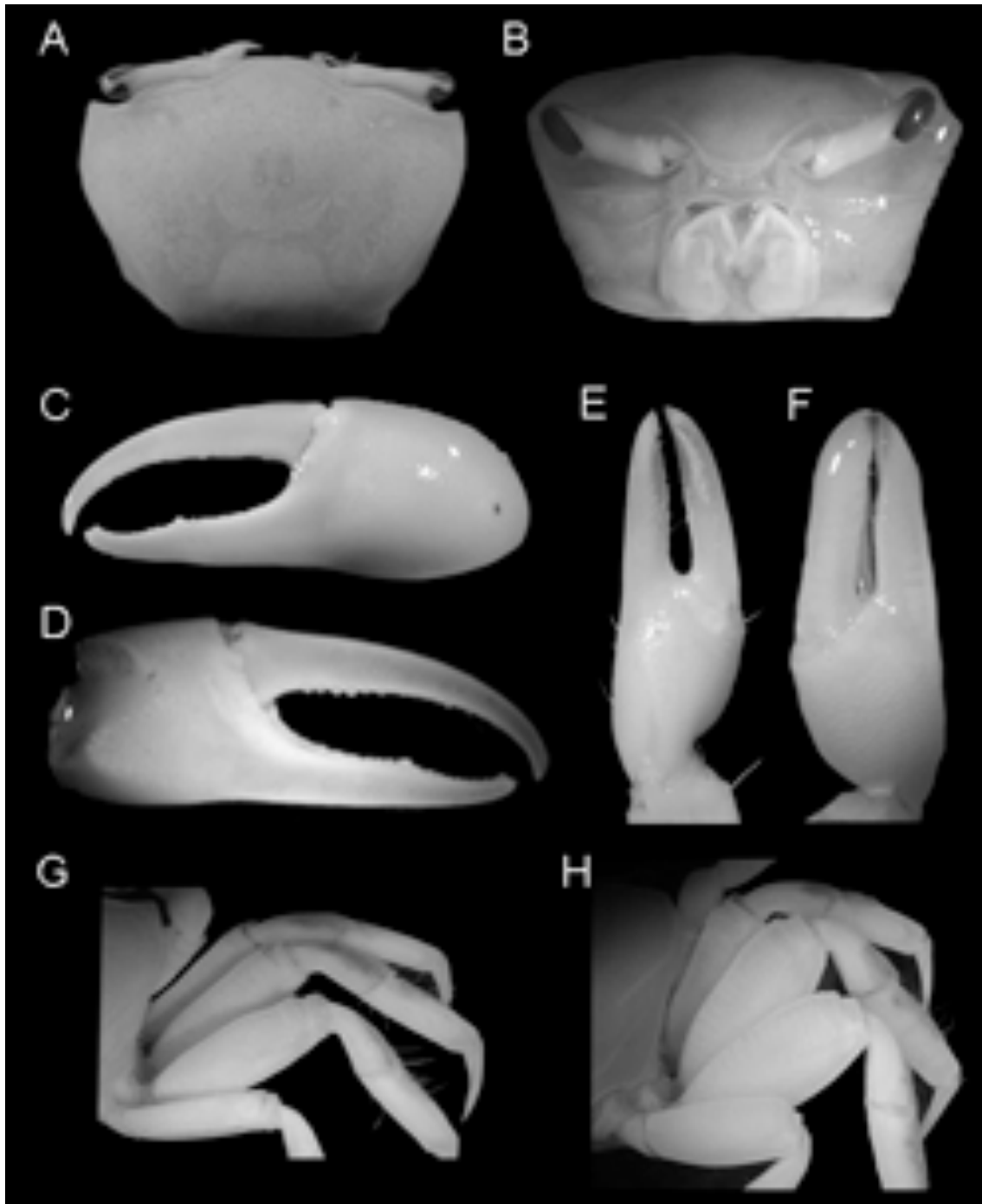
Estampa V. *Uca (Uca) maracoani*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea

A-H: DOUFPE 13203; 30 mm de LC.



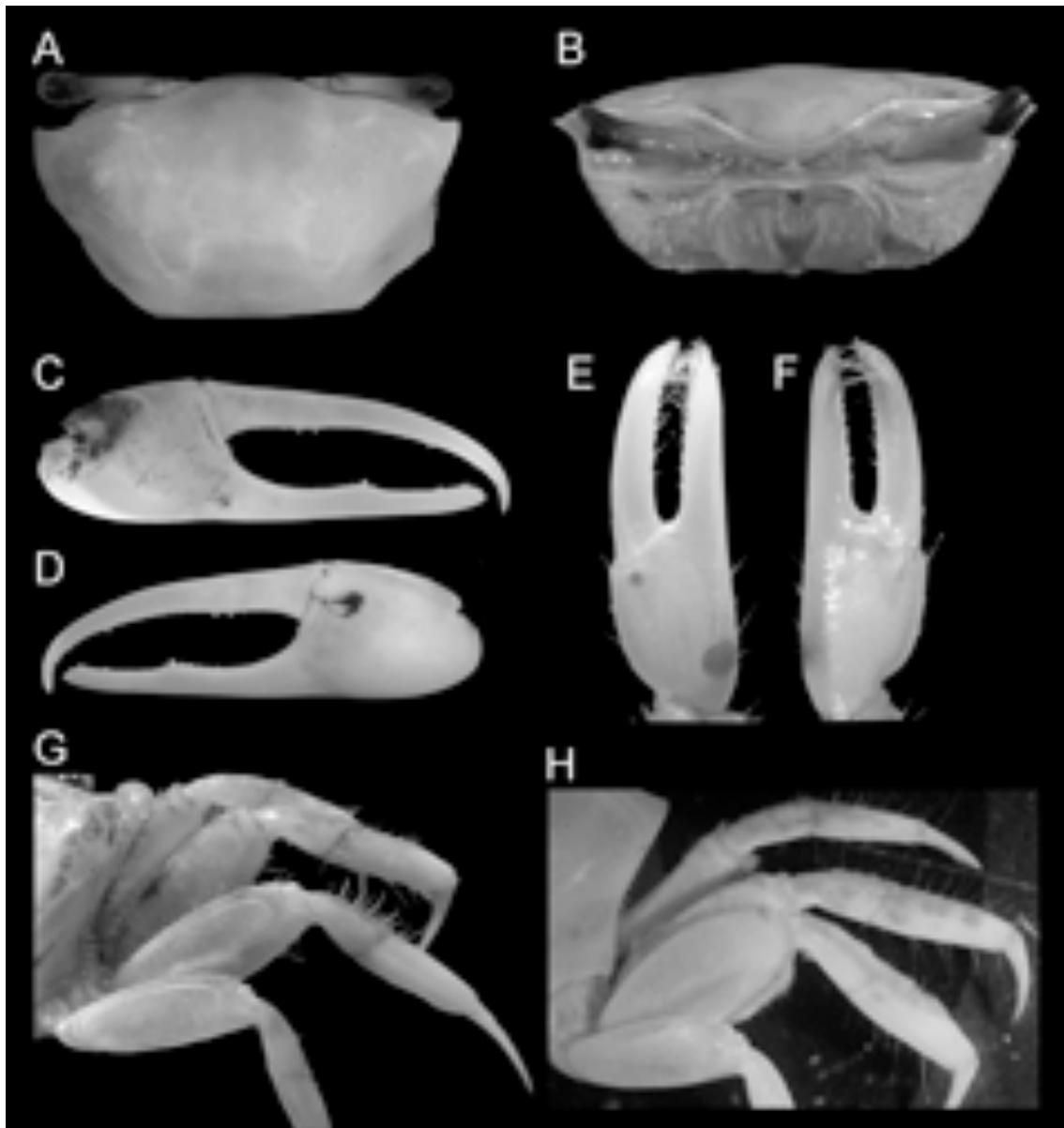
Estampa VI. *Uca (Uca) tangeri*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face interna do quelípodo maior; D. Face externa do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138109; 36,3 mm de LC;
C-D: USNM 20575; palma + pólex = 17,2 mm.
H: USNM 138109; 29 mm de LC



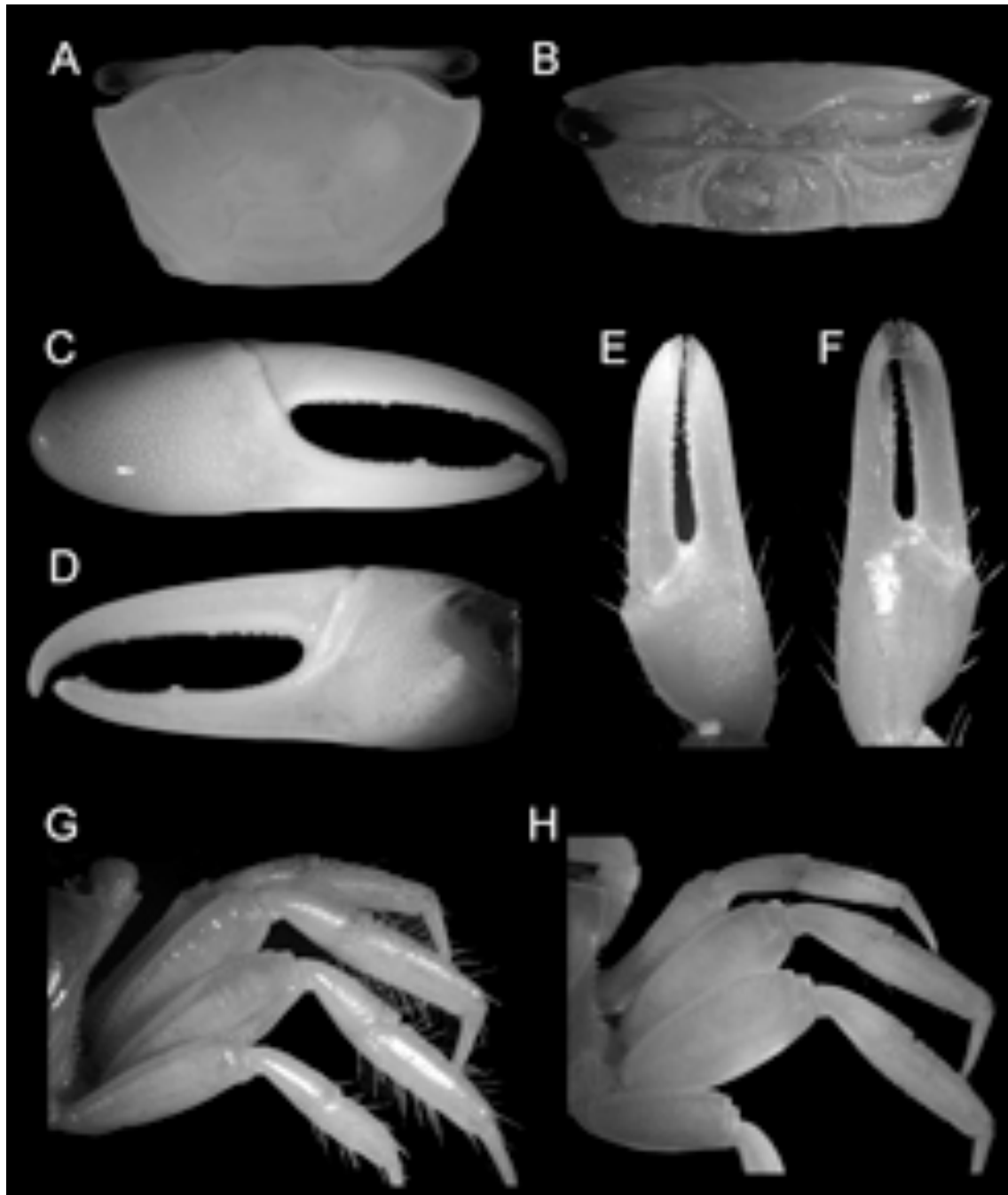
Estampa VII. *Uca (Minuca) burgersi*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea

A-H: USNM 121099; 16,5 mm de LC.



Estampa VIII. *Uca (Minuca) longisignalis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, G: USNM 121599; 20 mm de LC;
C-D: USNM 138647; palma + pólex 22,3 mm;
E-F: USNM 137647; 20 mm de LC;
H: USNM 122204; 15,5 mm de LC.

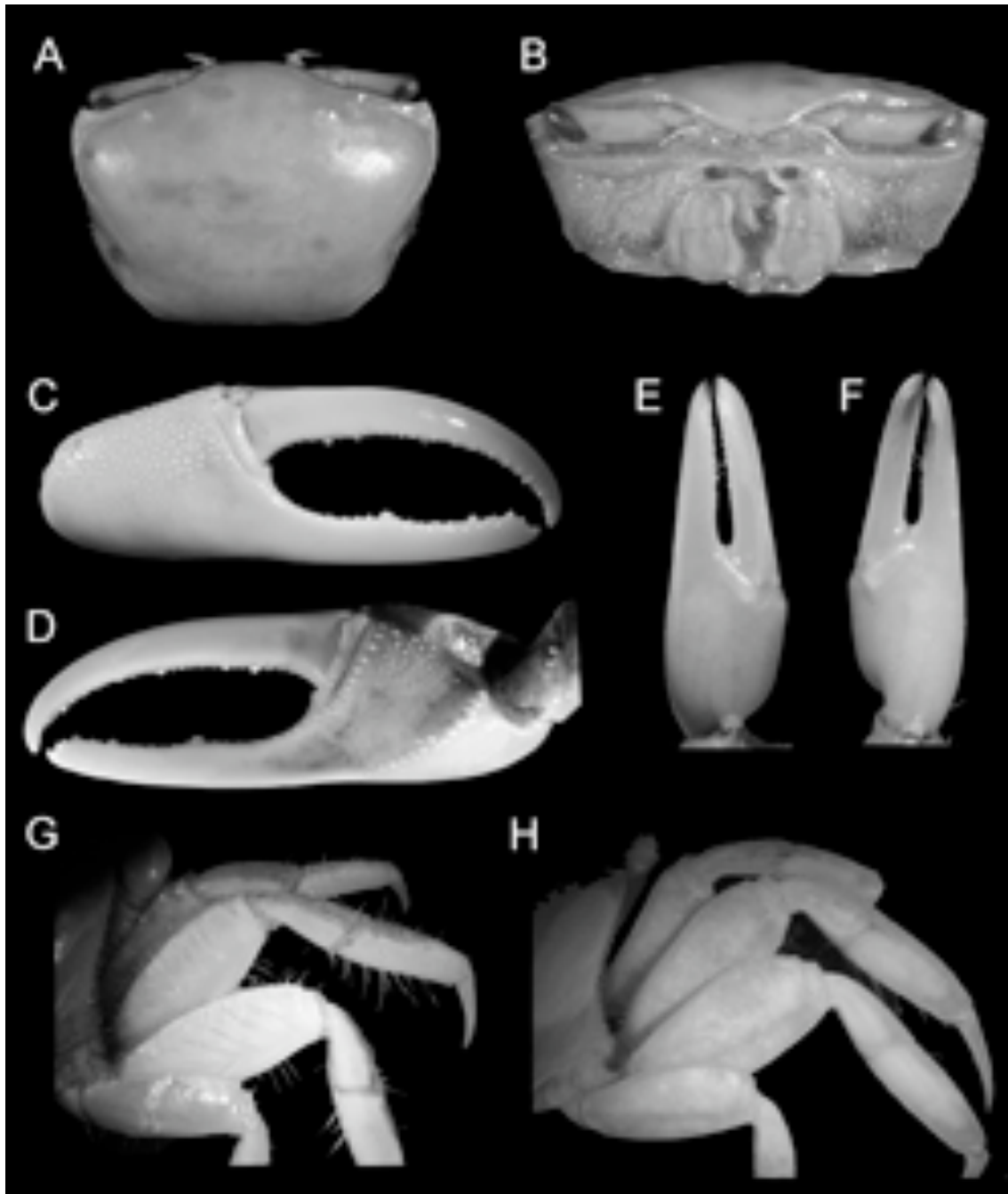


Estampa IX. *Uca (Minuca) marguerita*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea

A-D, G: USNM 180400; 18 mm de LC;

E-F: USNM 180447; 17,2 mm de LC;

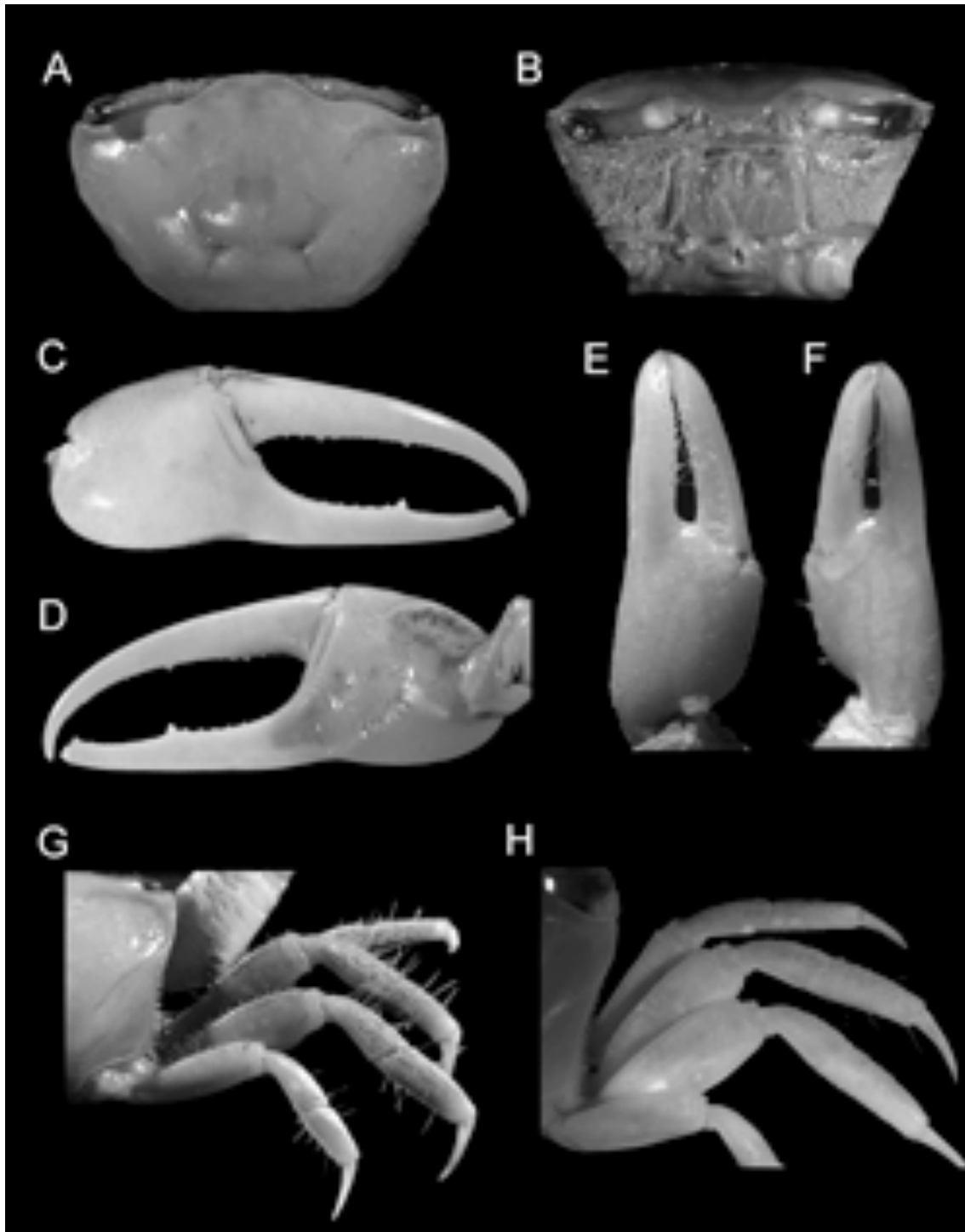
H: USNM 180447; 15,3 mm de LC.



Estampa X. *Uca (Minuca) minax*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

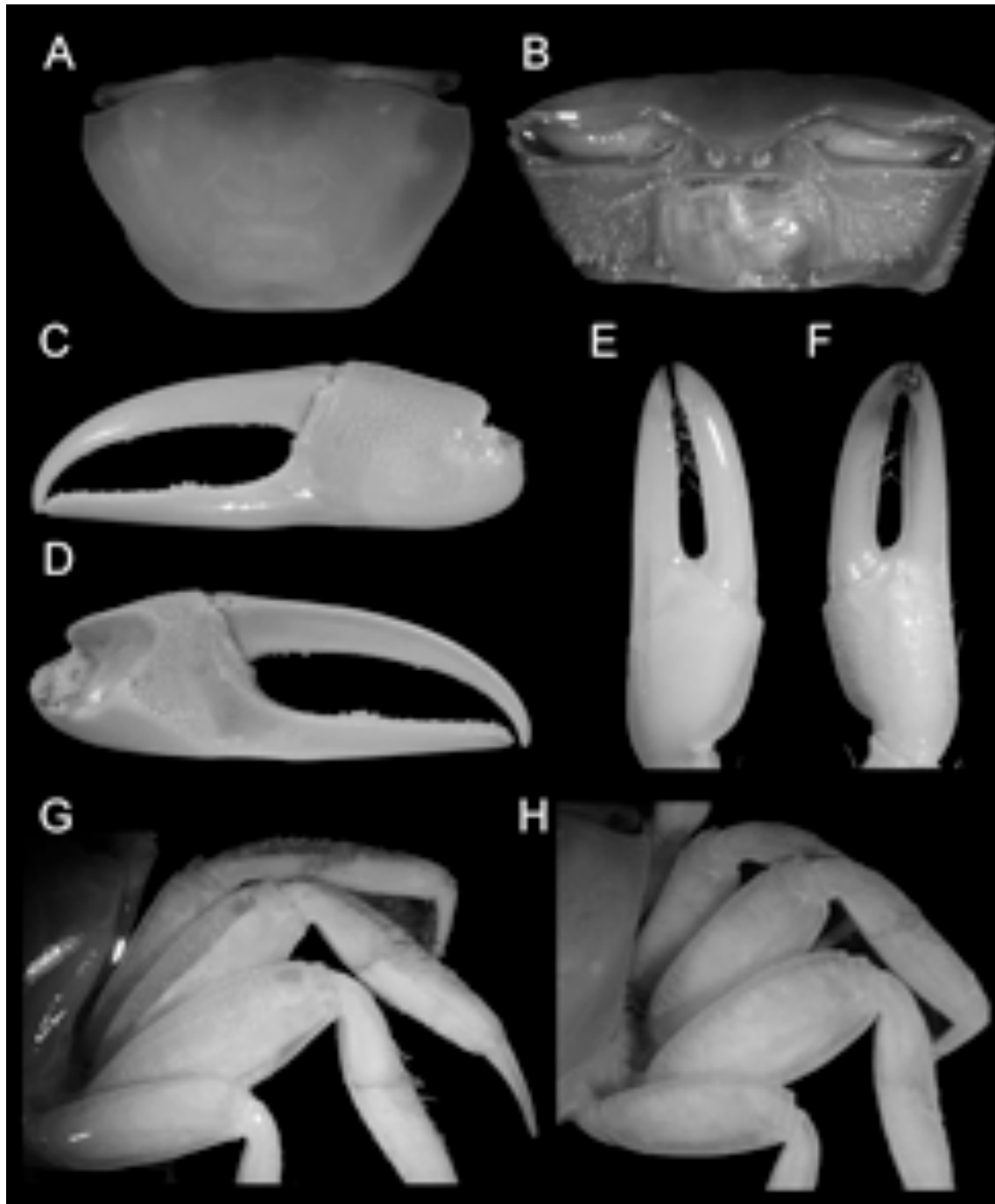
A-G: USNM 138585; 23,8 mm de LC;

H: USNM 180187; 17,2 mm de LC.



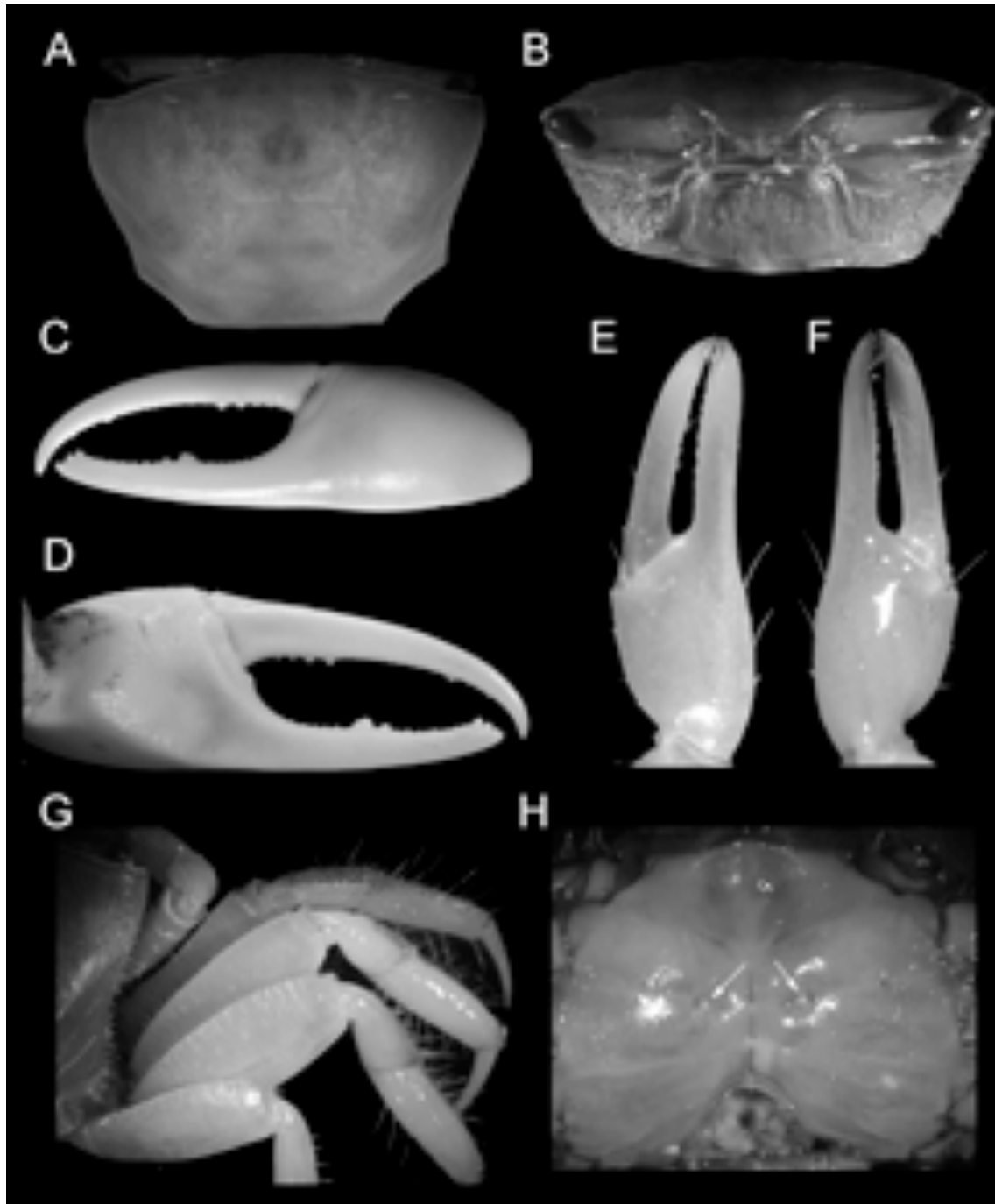
Estampa XI. *Uca (Minuca) mordax*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: 138588; 18,3 mm de LC;
C-D: USNM 18430; palma + pólex = 37,07 mm;
H: USNM 138593; 15,5 mm de LC.



Estampa XII. *Uca (Minuca) pugnax*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatorias do macho; H. Patas ambulatorias da fêmea.

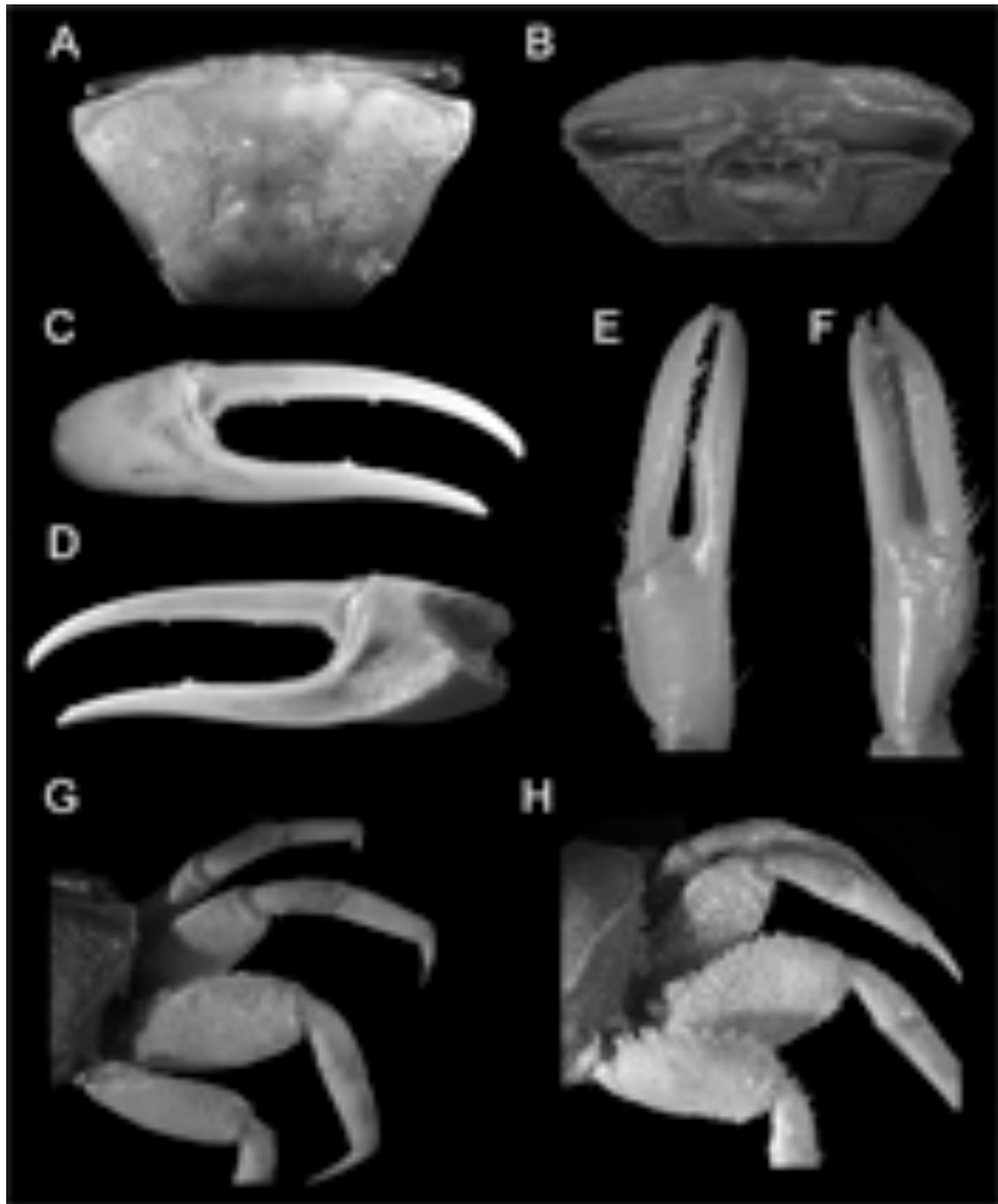
A-B, E-G: USNM 3836; 17,6 mm de LC;
C-D: USNM 3836; palma + pólex = 36 mm;
H: USNM 3836; 14 mm de LC.



Estampa XIII. *Uca (Minuca) rapax*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Gonóporo da fêmea com tubérculos (setas).

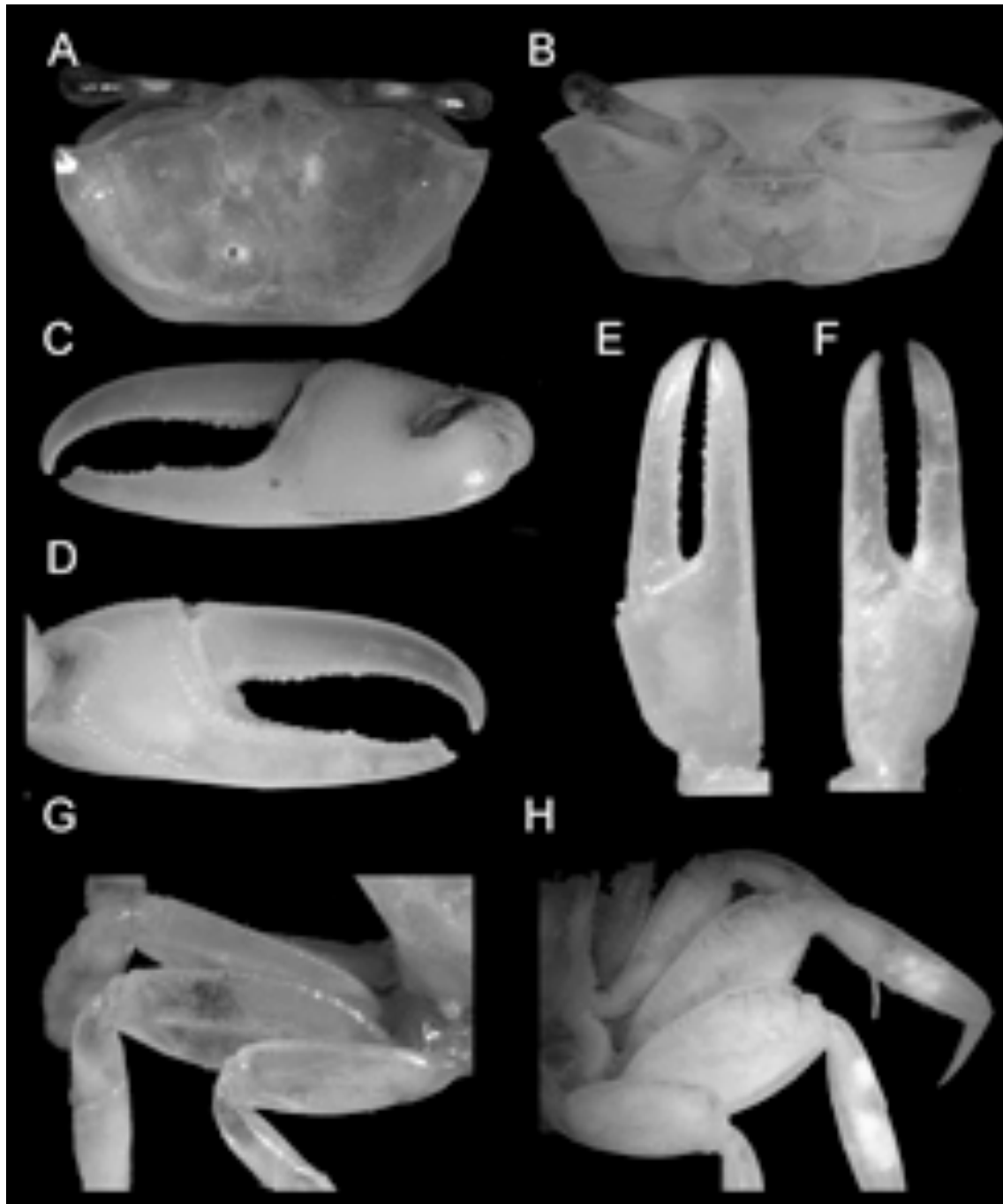
A-G: USNM 170173; 18,3 mm de LC;

H: USNM 138772; 16 mm de LC.



Estampa XIV. *Uca (Minuca) thayeri*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

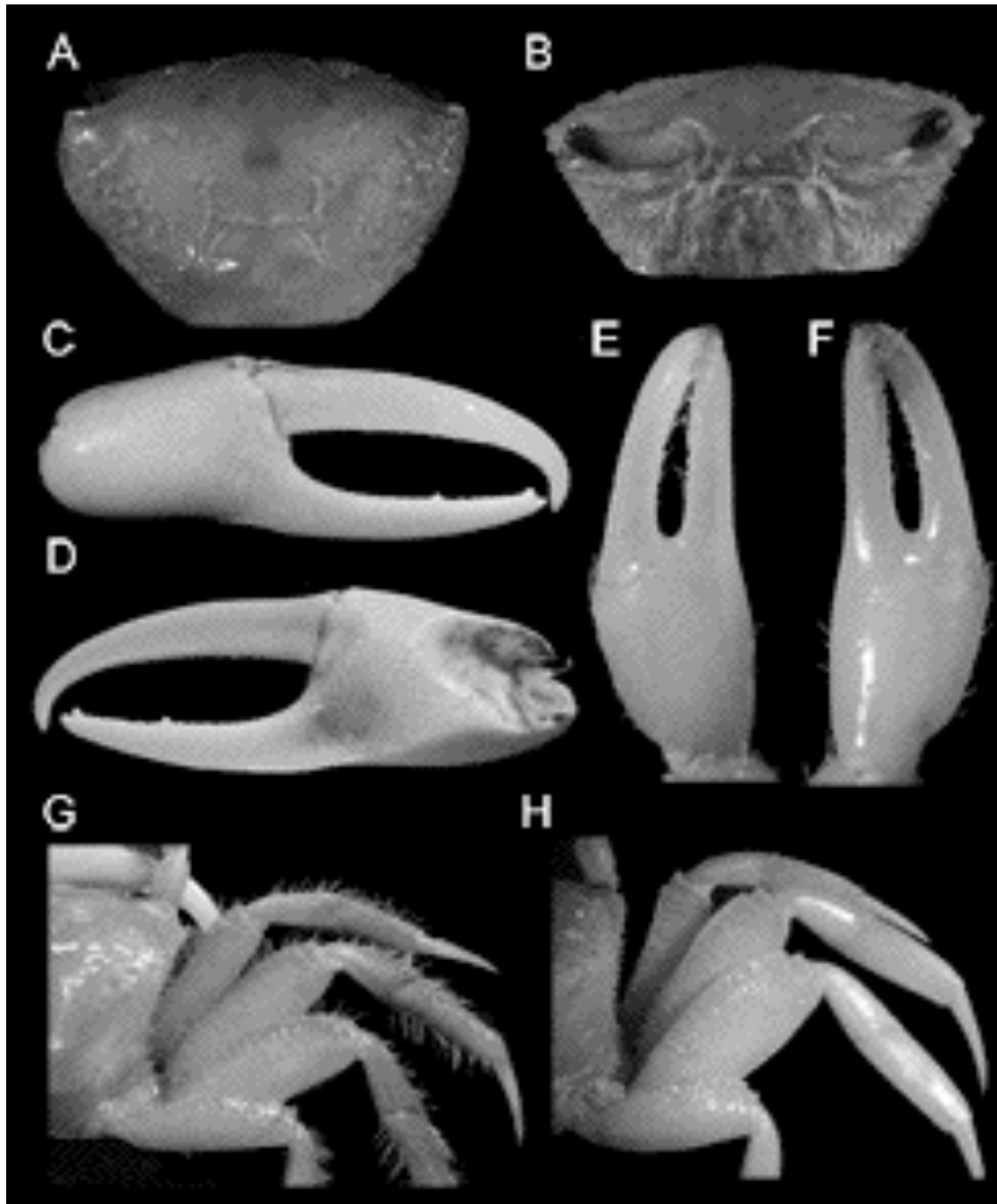
A-B, G: USNM 23753; 25 mm de LC;
 C-D: USNM 23753; palma + pólex = 42,5 mm
 E-H: DOUFPE 2293; 28 mm de LC



Estampa XV. *Uca (Minuca) victoriana*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo maior; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

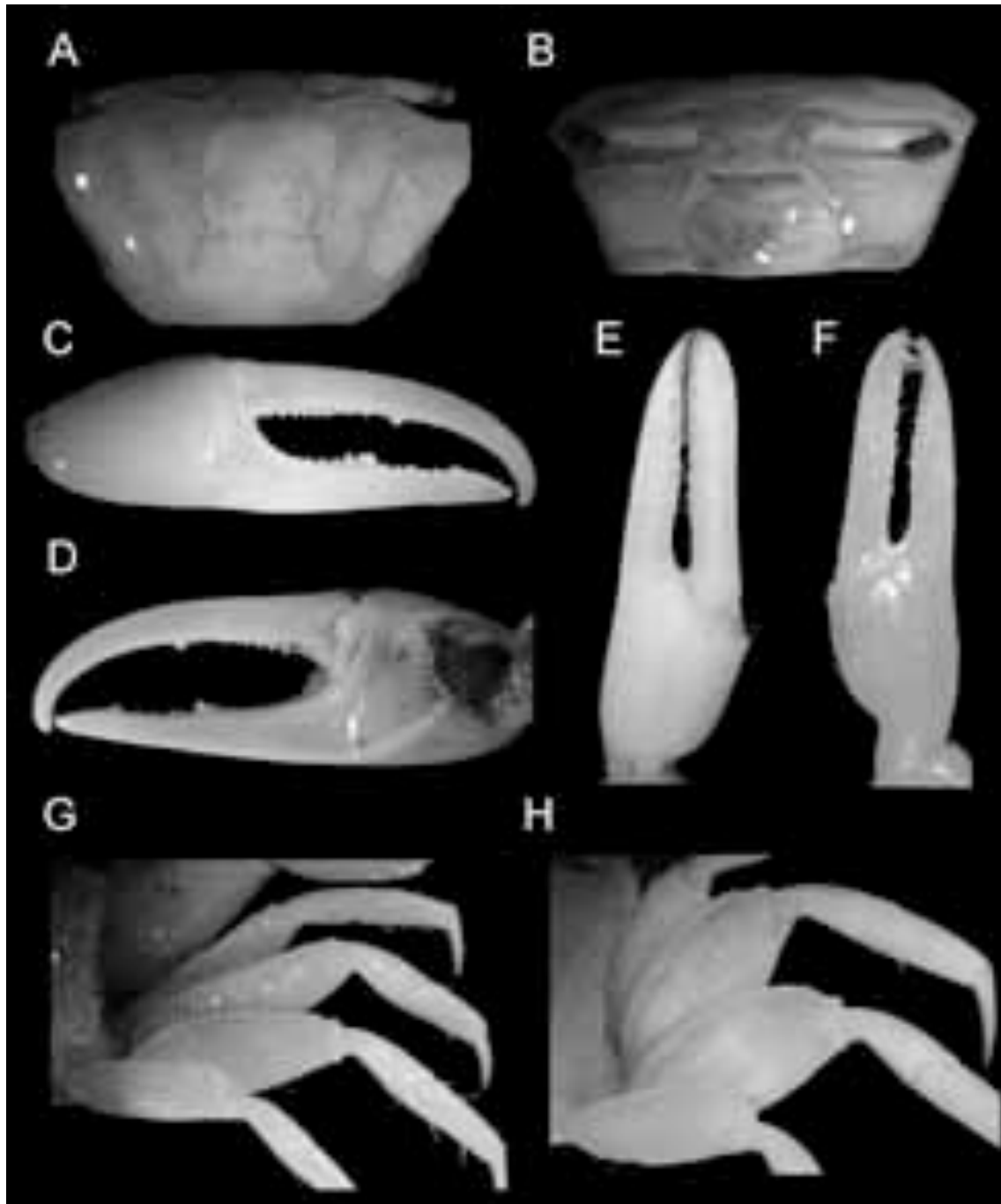
A-G: ZMH-K 28887; 11 mm de LC;

H: ZMH-K 28887; 10 mm de LC.



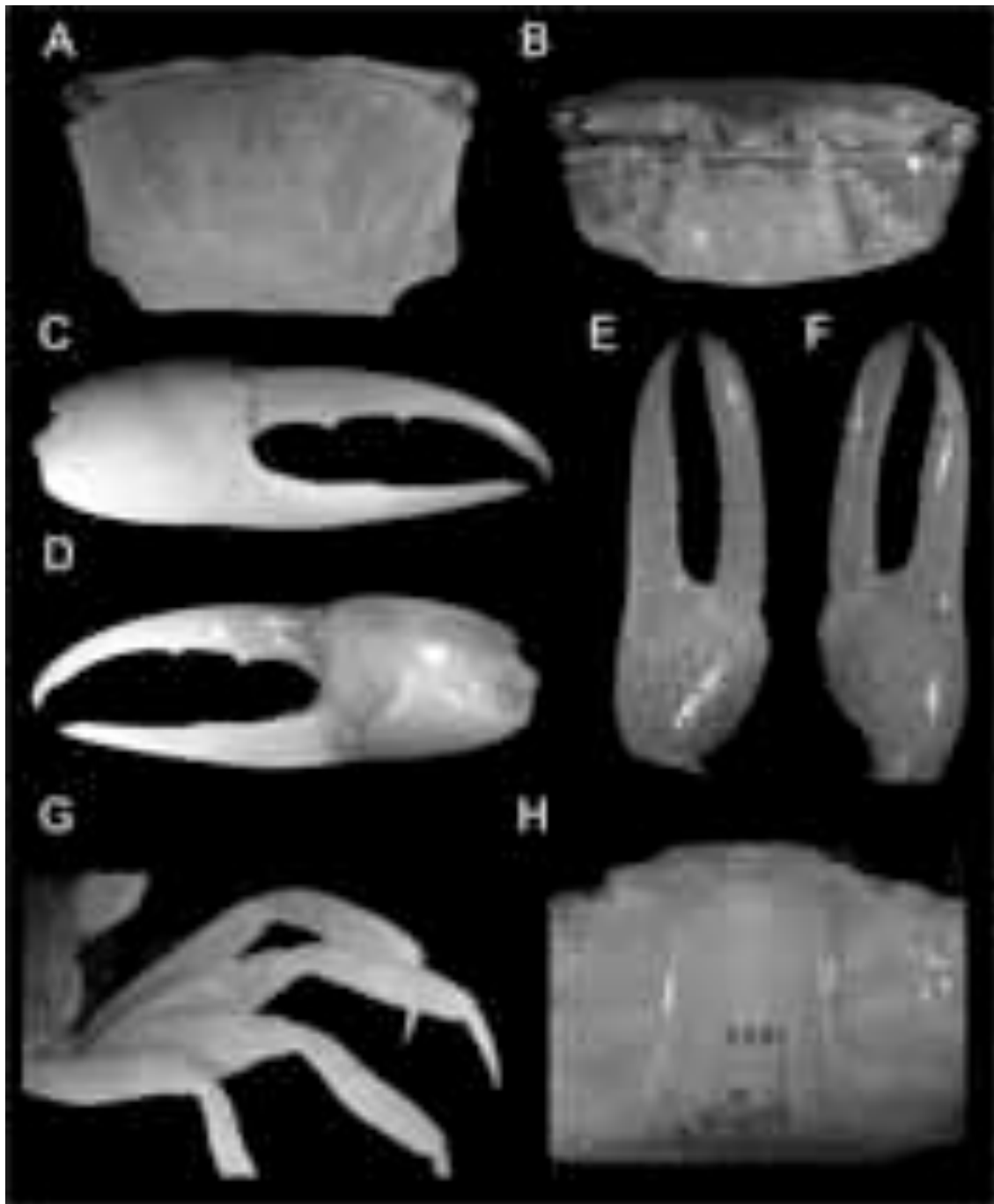
Estampa XVI. *Uca (Minuca) vocator*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatorias do macho; H. Patas ambulatorias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 180217; 20 mm de LC;
C-D: USNM 24545; palma + pólex = 42,5 mm;
H: USNM 180217; 15,5 mm de LC.



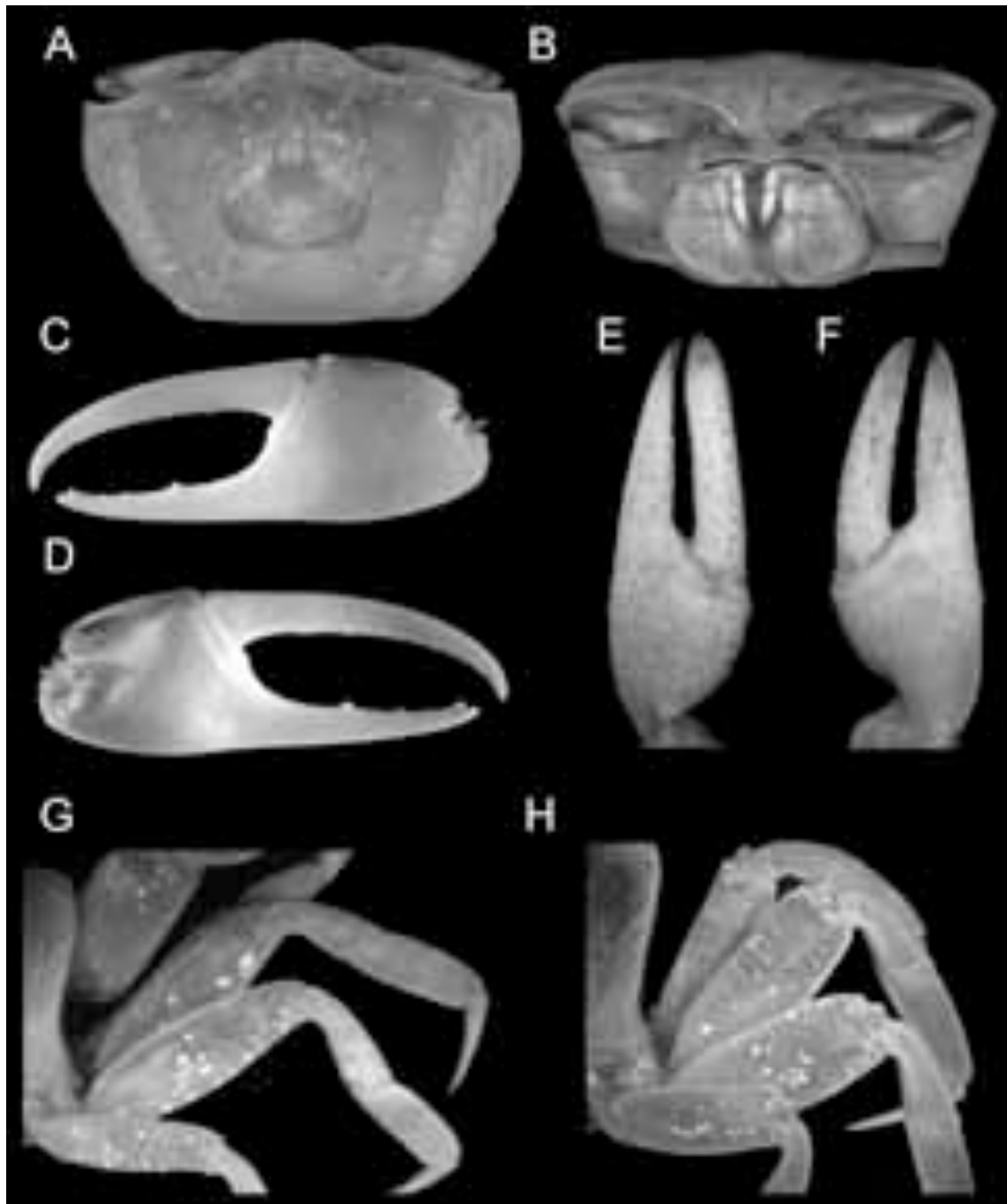
Estampa XVII. *Uca (Leptuca) cumulanta*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 137402; 15 mm de LC;
C-D: USNM 24545; palma + pólex = 42,5 mm;
H: USNM 137402; 11,5 mm de LC.



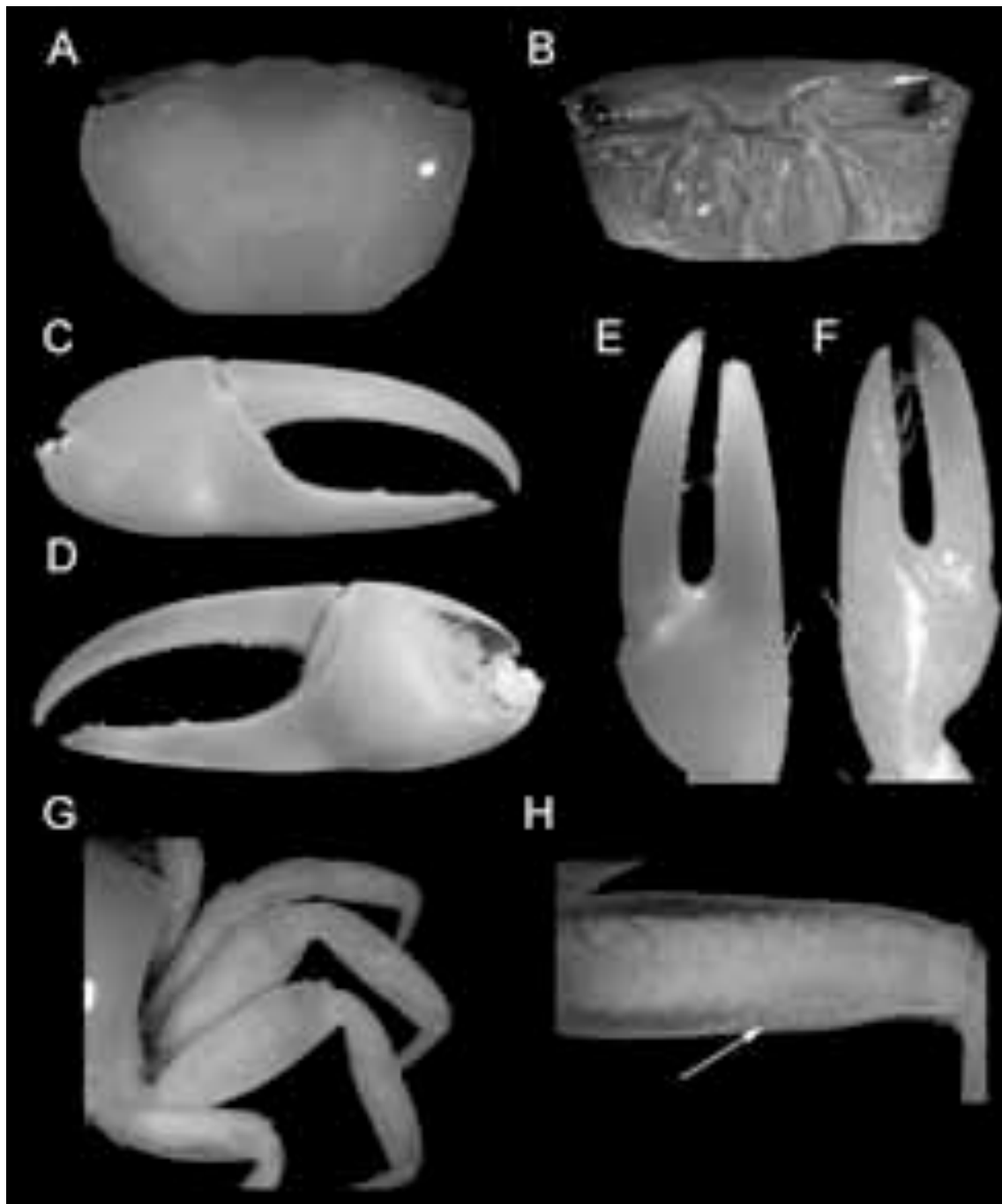
Estampa XVIII. *Uca (Leptuca) leptodactyla*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome do macho (as setas indicam os somitos abdominais).

A-B, E-H: USNM 210466; 11 mm de LC;
C-D: USNM 24545; palma + pólex = 42,5 mm.



Estampa XIX. *Uca (Leptuca) panacea*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 150098; 12 mm de LC;
C-D: USNM 24545; palma + pólex = 42,5 mm;
H: USNM 150098; 11,5 mm de LC.



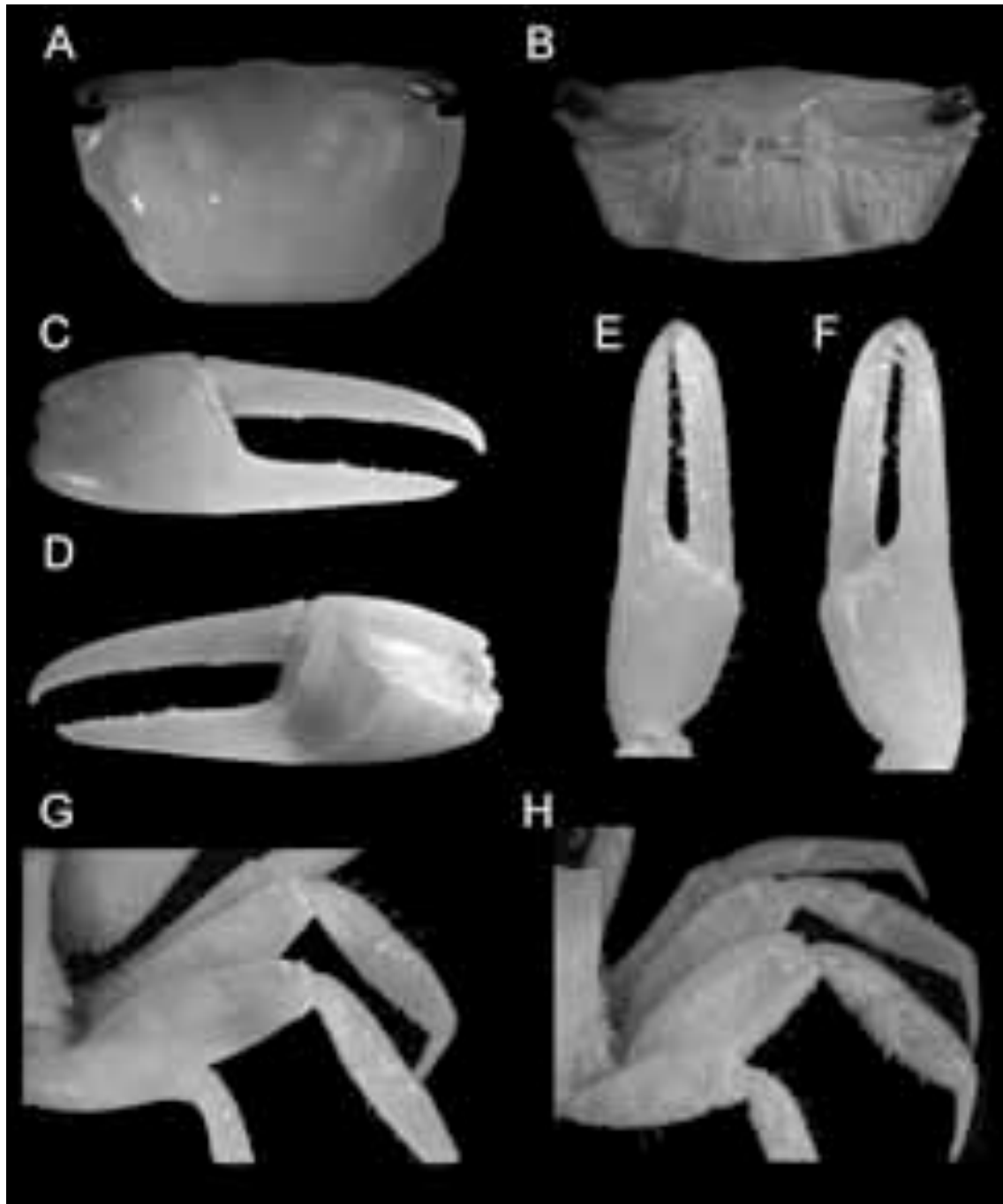
Estampa XX. *Uca (Leptuca) pugilator*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Superfície anterior do mero da primeira pata ambulatória do lado do quelípodo maior.

A-B, E-F: USNM 22184; 14,8 mm de LC;

C-D: USNM 6435; 21,5 mm de LC;

G: USNM 6435; 18 mm de LC;

H: USNM 125578; 16,7 mm de LC.



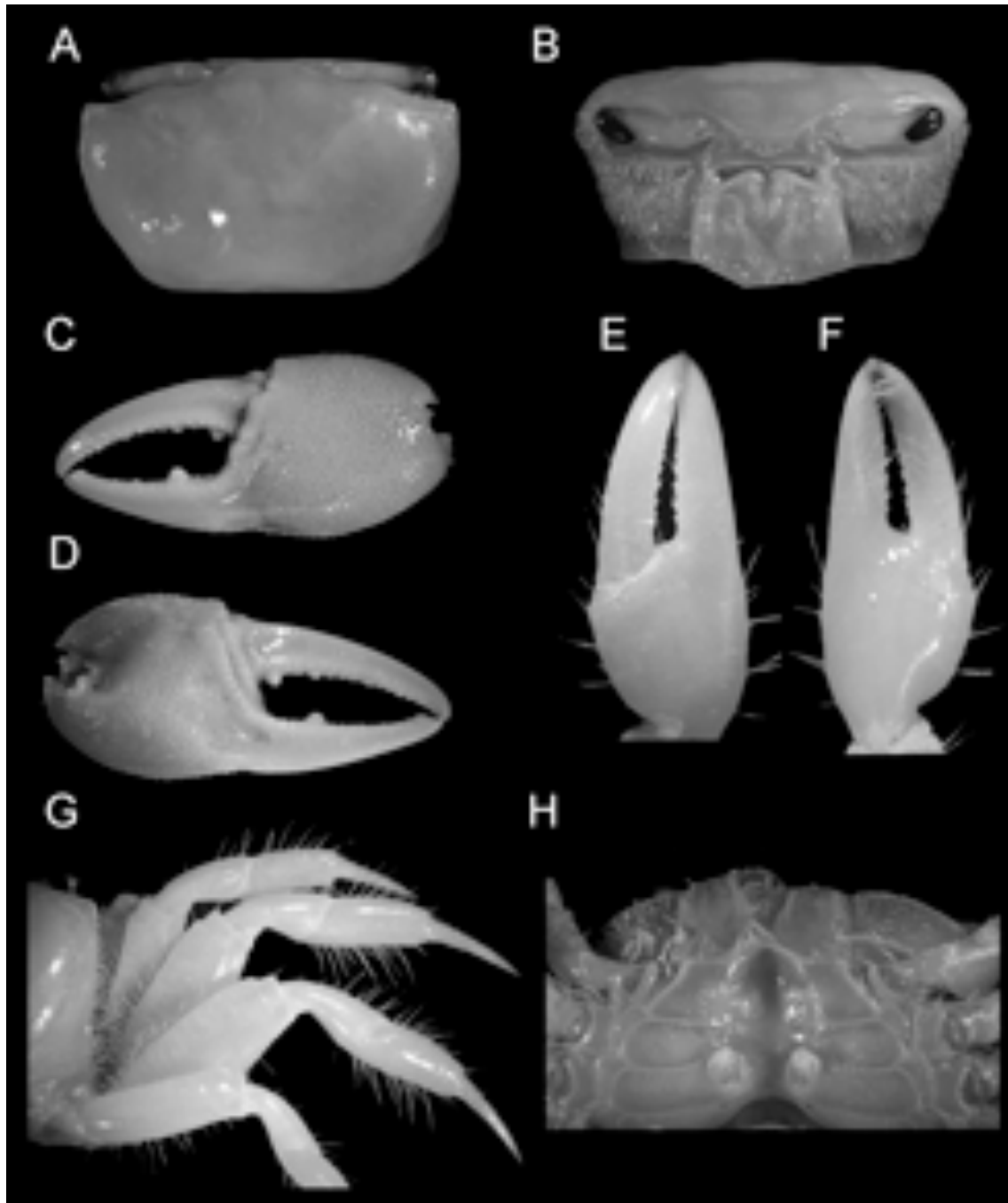
Estampa XXI. *Uca (Leptuca) speciosa*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 65942; 12,2 mm de LC;
C-D: USNM 71290; palma + pólex = 12,2 mm;
H: USNM 65942; 11,3 mm de LC.



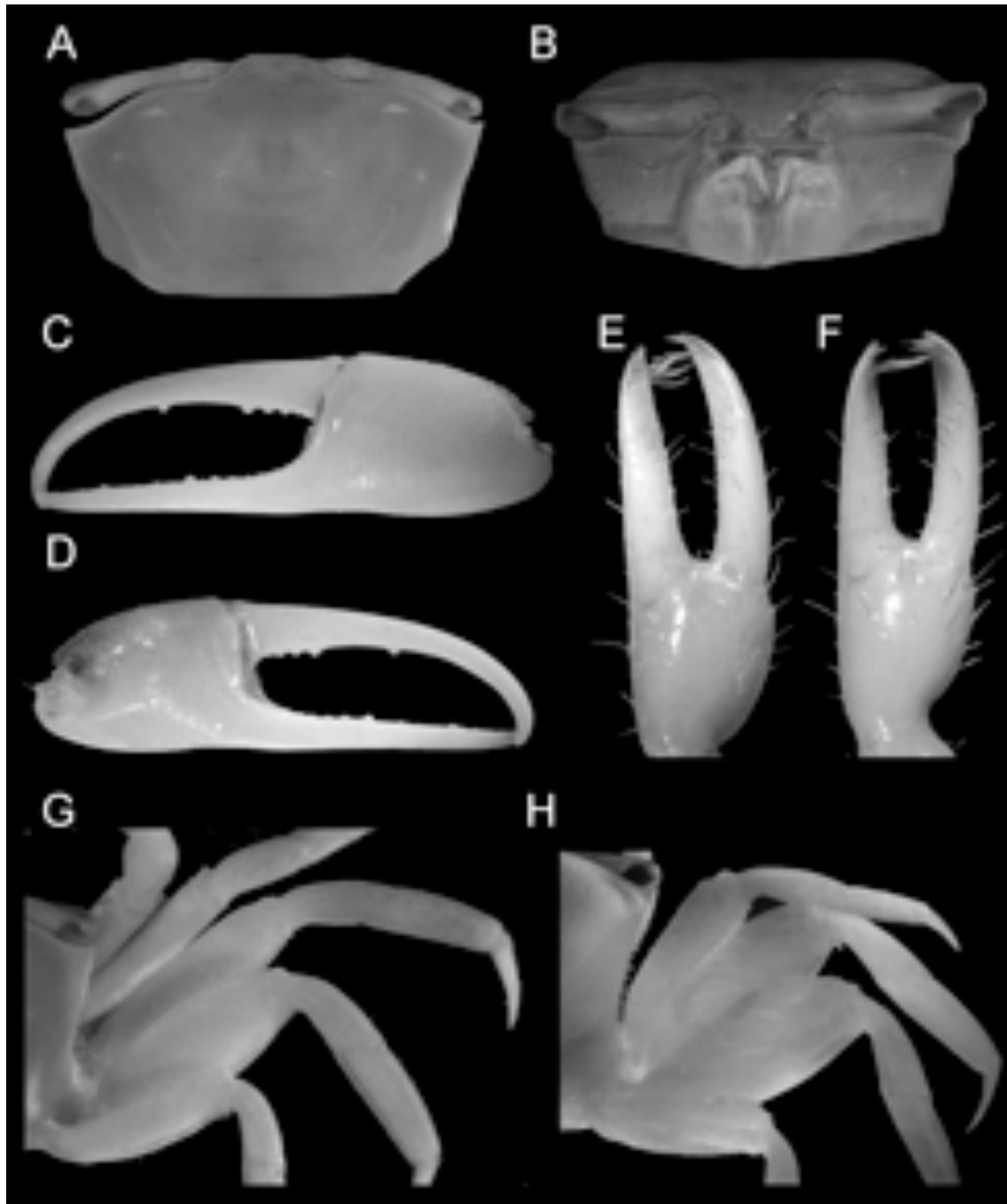
Estampa XXII. *Uca (Leptuca) spinicarpa*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome do macho.

A-B, E-H: USNM 82110; 16, 5 mm de LC;
C-D ; USNM 82110; palma + pólex = 22 mm.



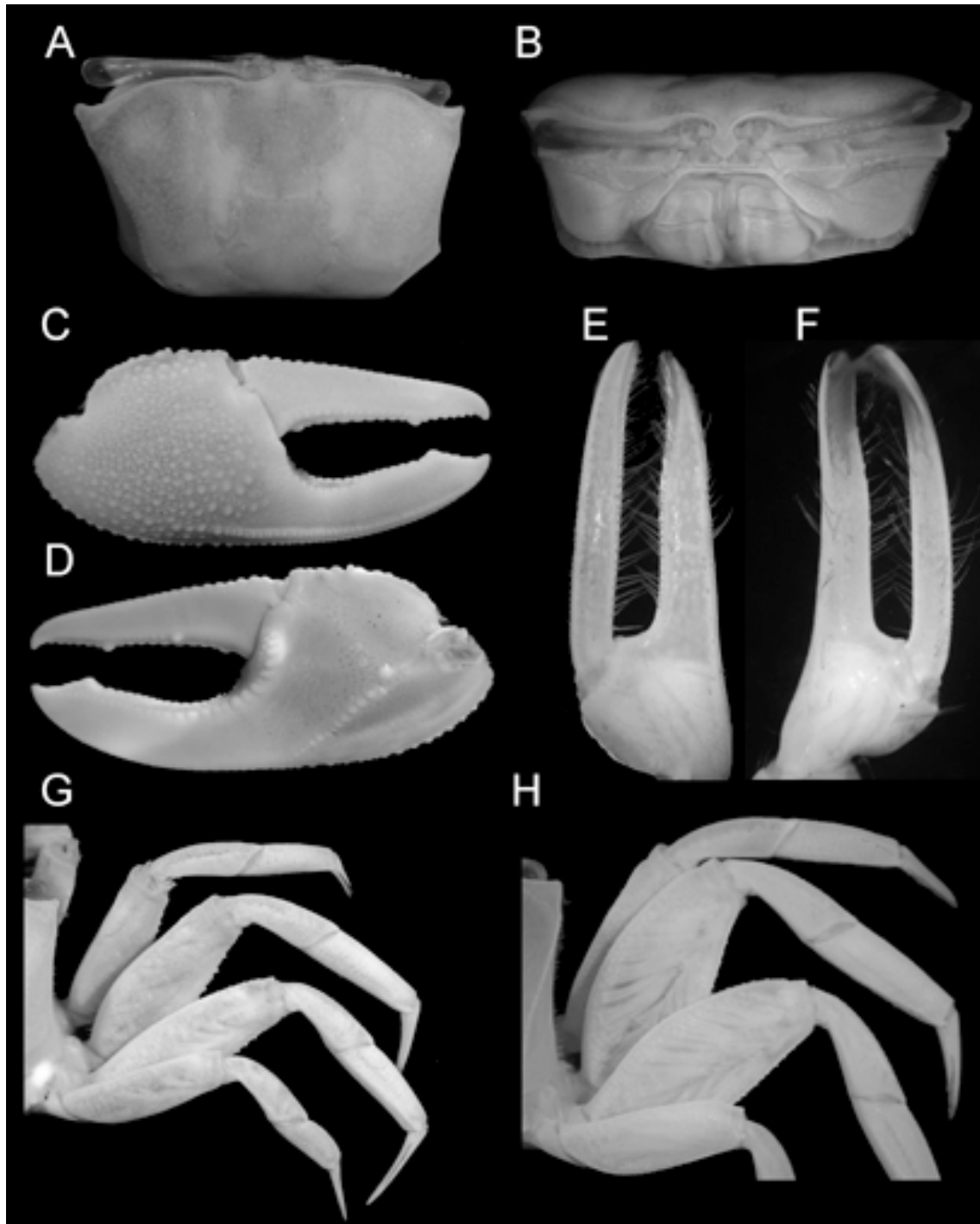
Estampa XXIII. *Uca (Leptuca) subcylindrica*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Gonópore da fêmea com tubérculos.

A-B, E-G: USNM 180213; 14,3 mm de LC;
 C-D: USNM 99826; palma + pólex = 16,2 mm;
 H: USNM 191219; 15 mm de LC.



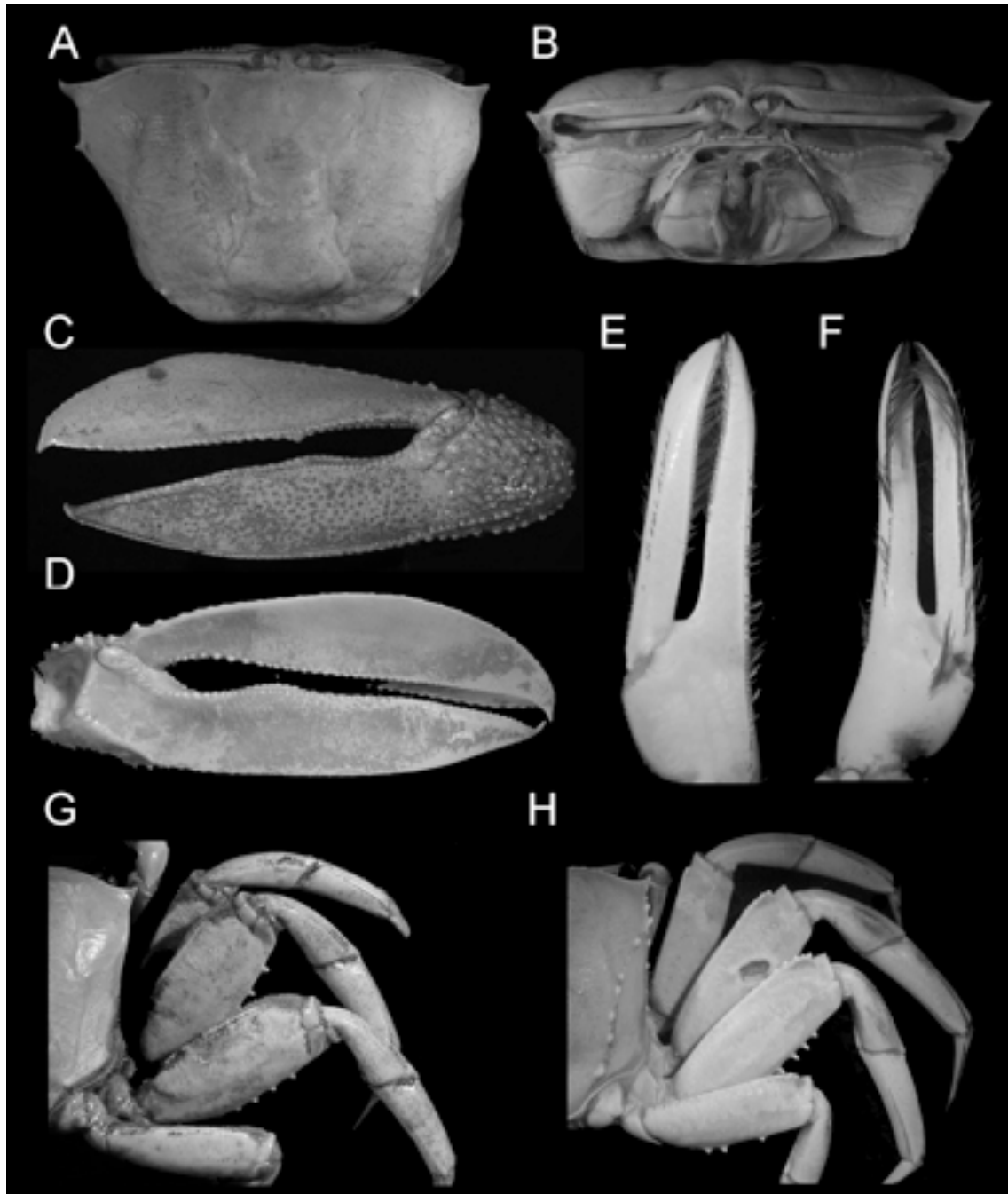
Estampa XXIV. *Uca (Leptuca) uruguayensis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138877; 8 mm de LC;
C-D: USNM 138877; palma + pólex = 20 mm;
H: USNM 138877; 6 mm de LC.



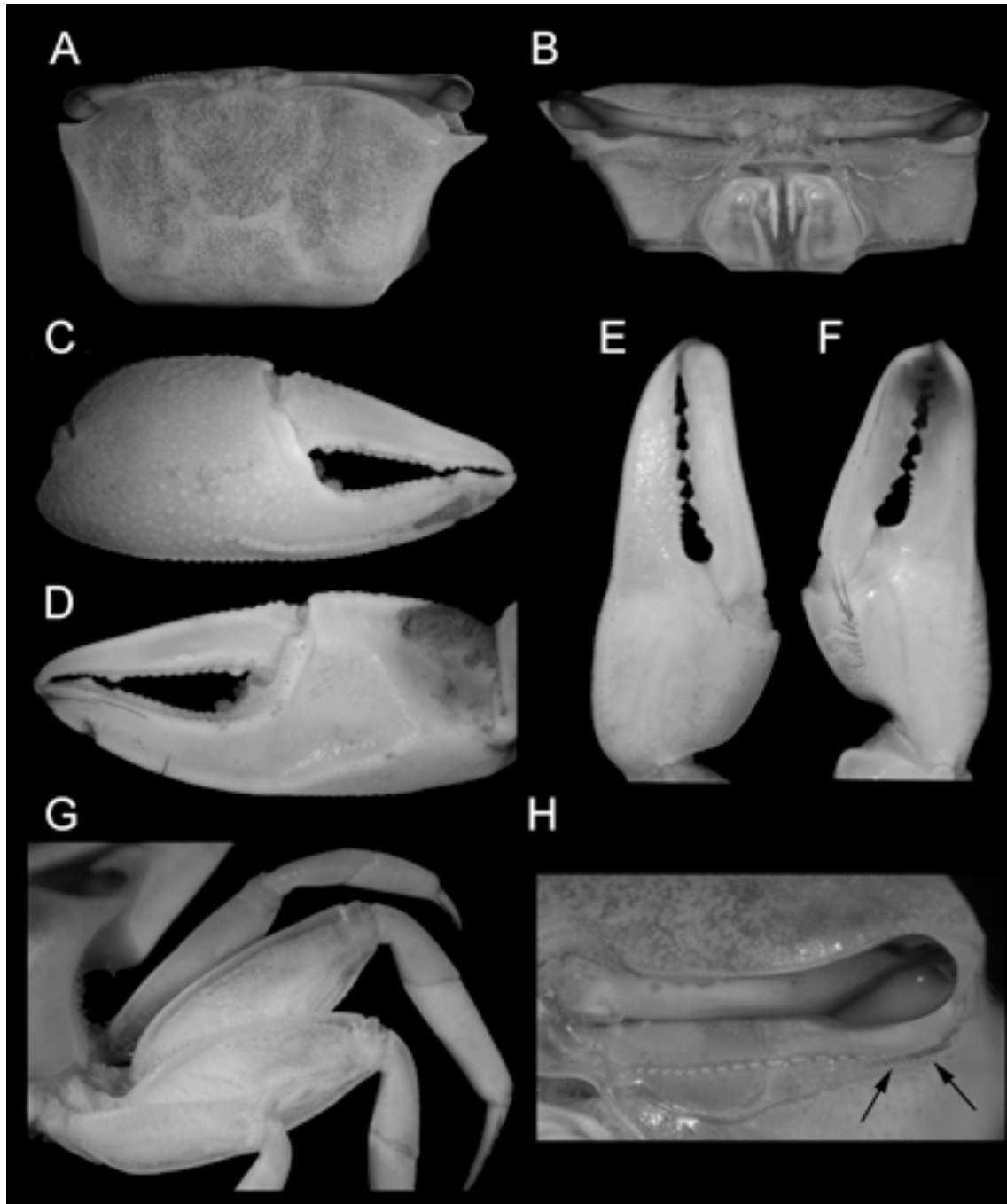
Estampa XXV. *Uca (Uca) heteropleura*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138550; 19 mm de LC;
C-D: USNM 138548; palma + pólex = 25,87 mm;
H: USNM 138549; 10,8 mm de LC.



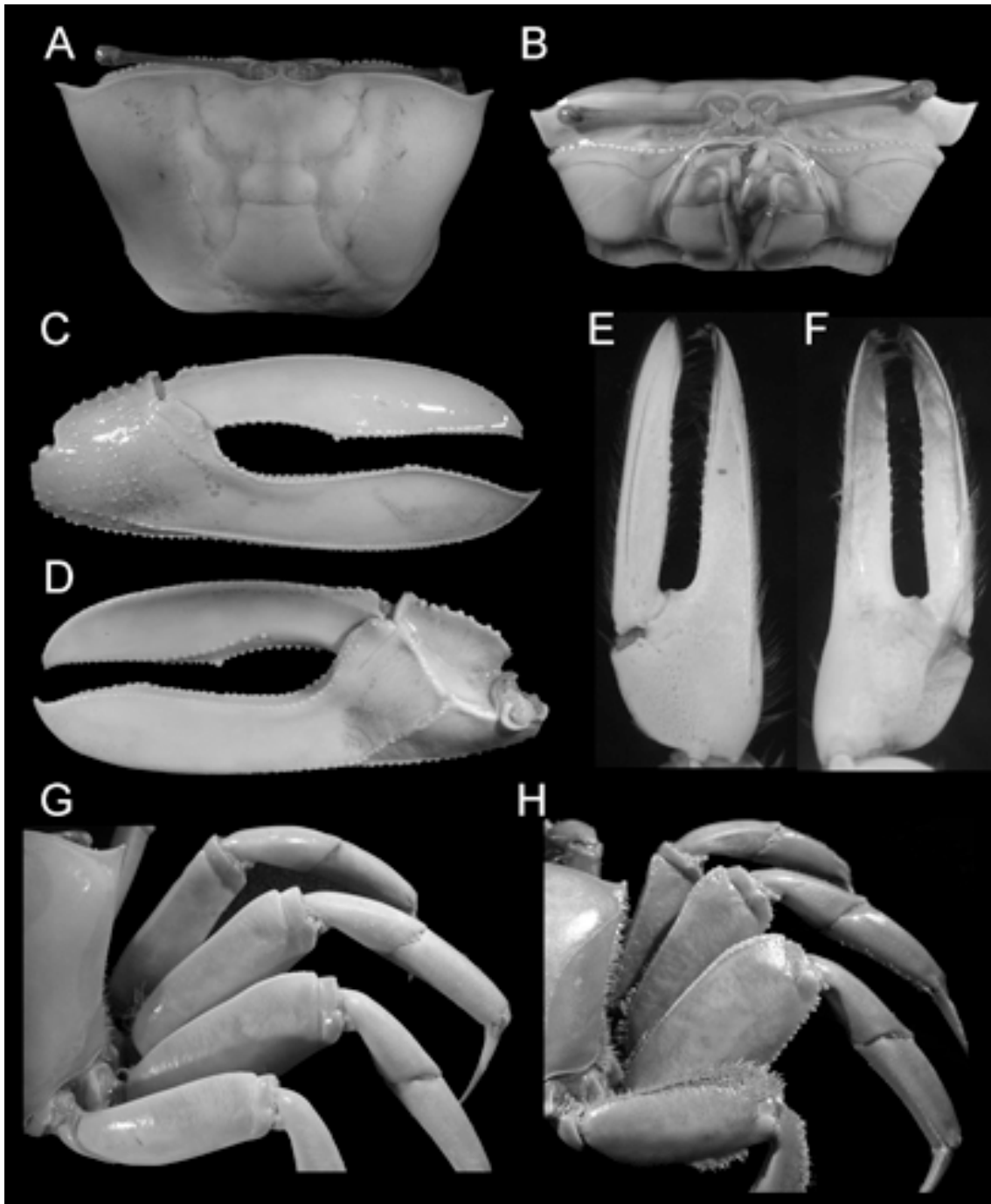
Estampa XXVI. *Uca (Uca) insignis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138577; 40,3 mm de LC;
 C-D: USNM 138577; palma + pólex = 43,7 mm;
 H: USNM 138577; 34 mm de LC.



Estampa XXVII. *Uca (Uca) intermedia*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Detalhe das crenulações sub-orbitais interrompidas por cerdas (setas).

A-H: RMNH 35788; 14,8 mm de LC.

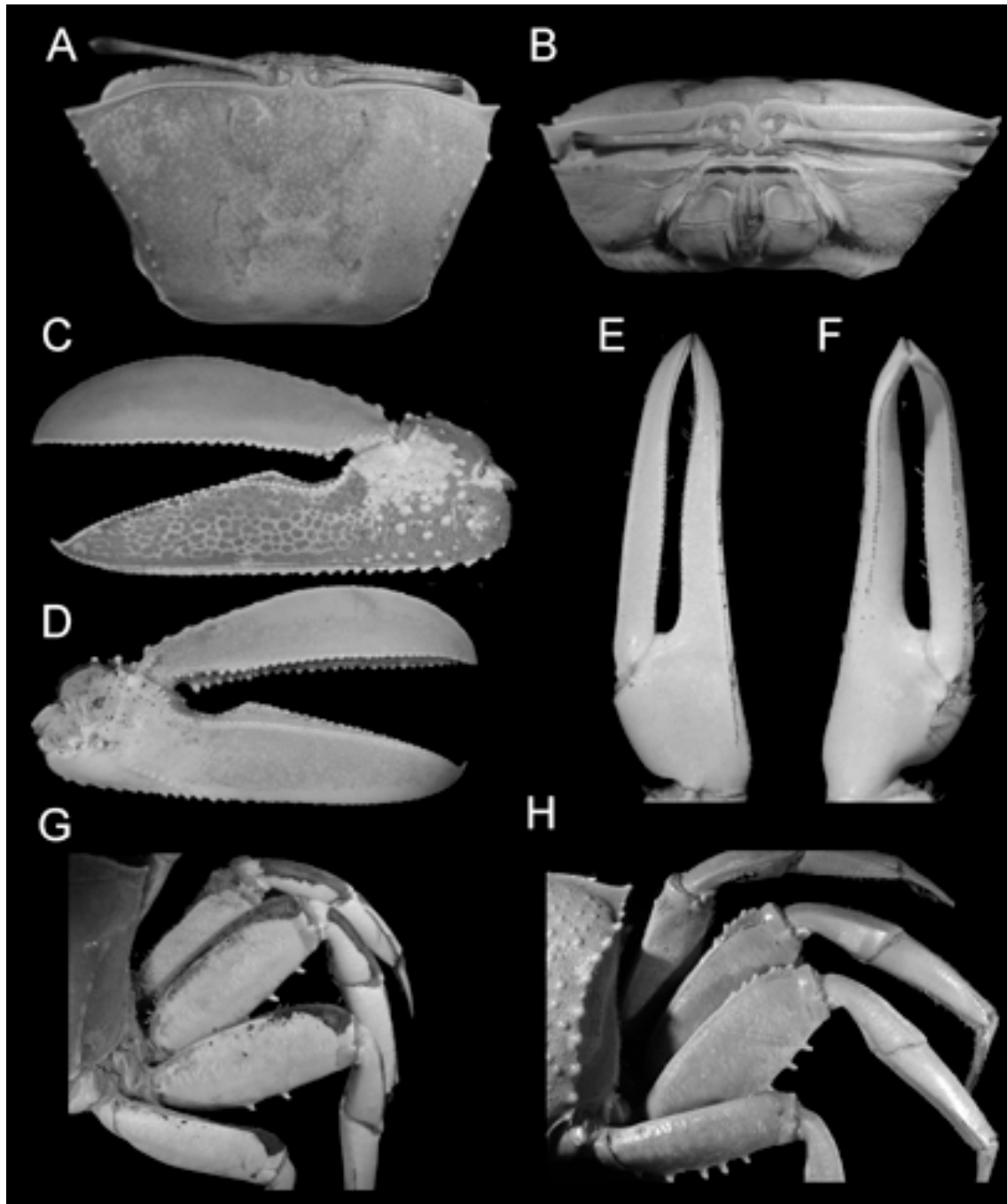


Estampa XXVIII. *Uca (Uca) monilifera*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 22180; 44 mm de LC;

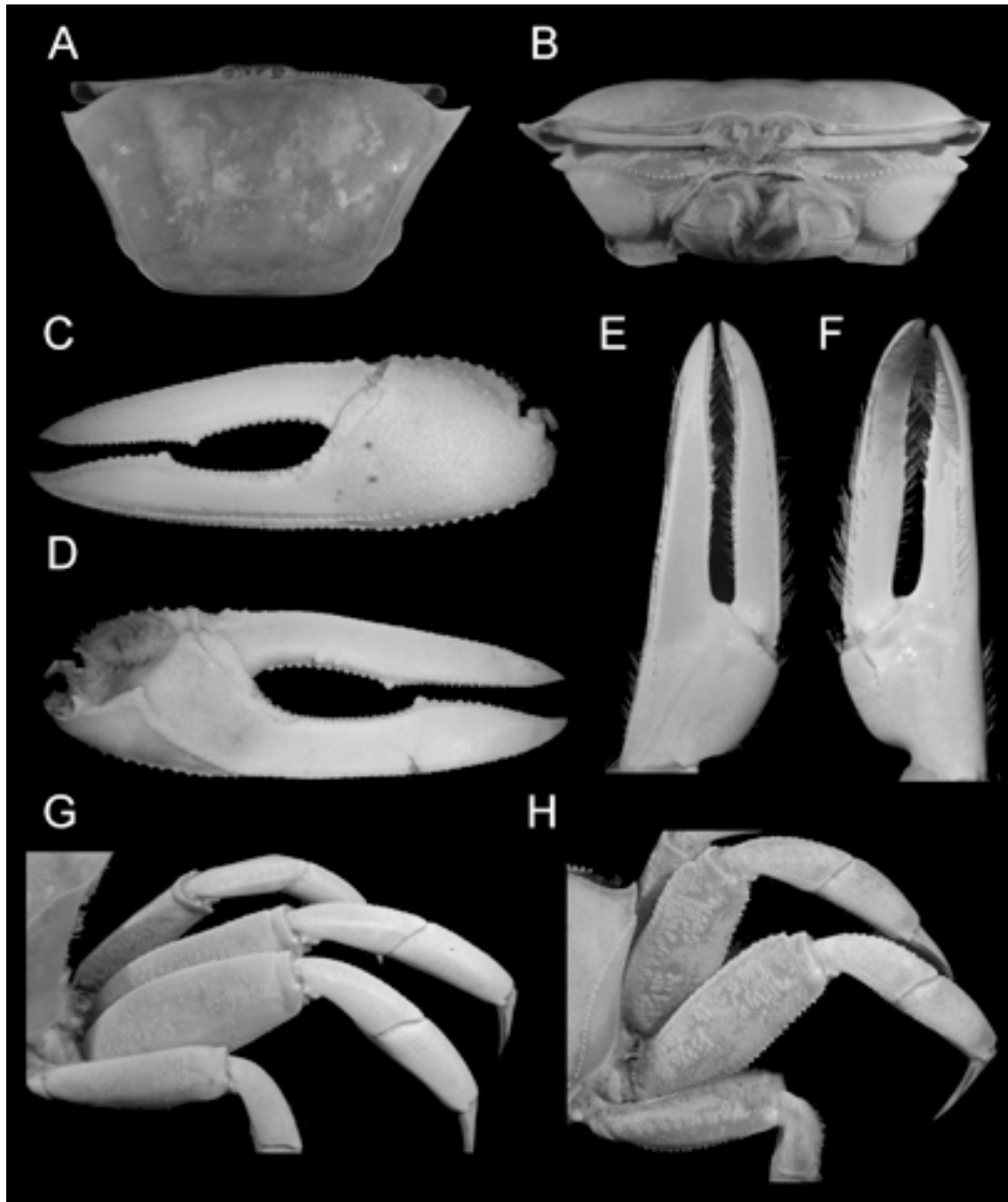
C-D: USNM 67735; palma + pólex = 79,4 mm;

H: USNM 208734; 37,5 mm de LC.



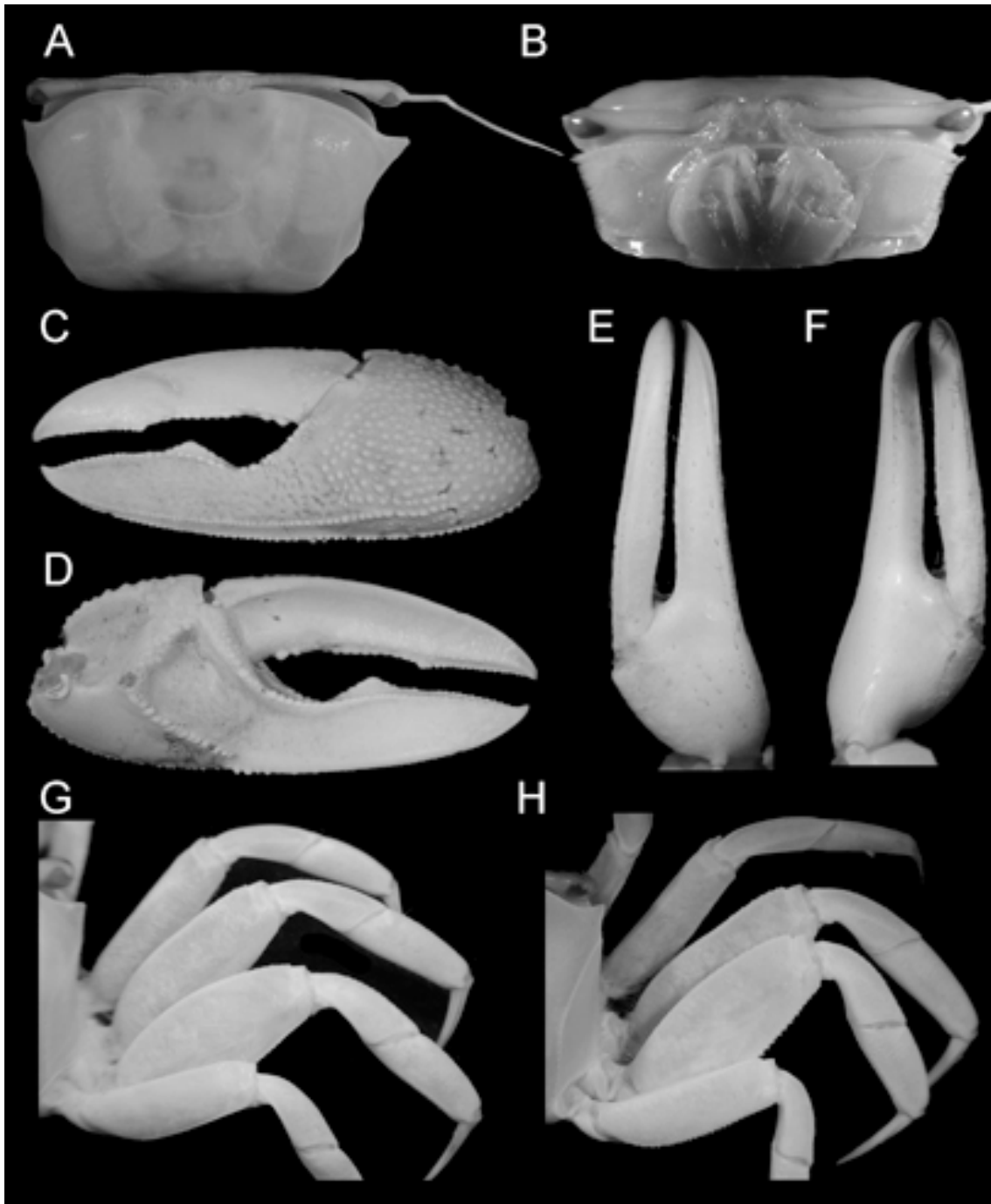
Estampa XXIX. *Uca (Uca) ornata*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, G: USNM 138615; 40 mm de LC;
C-D: USNM 67735; palma + pólex = 79,4 mm;
E-F: USNM 138816; palma + pólex = 38,6 mm;
H: USNM 138616; 38,8 mm de LC.



Estampa XXX. *Uca (Uca) princeps*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138633; 34,5 mm de LC;
C-D: USNM 138633; palma + pólex = 67 mm;
H: USNM 14826; 34 mm de LC.



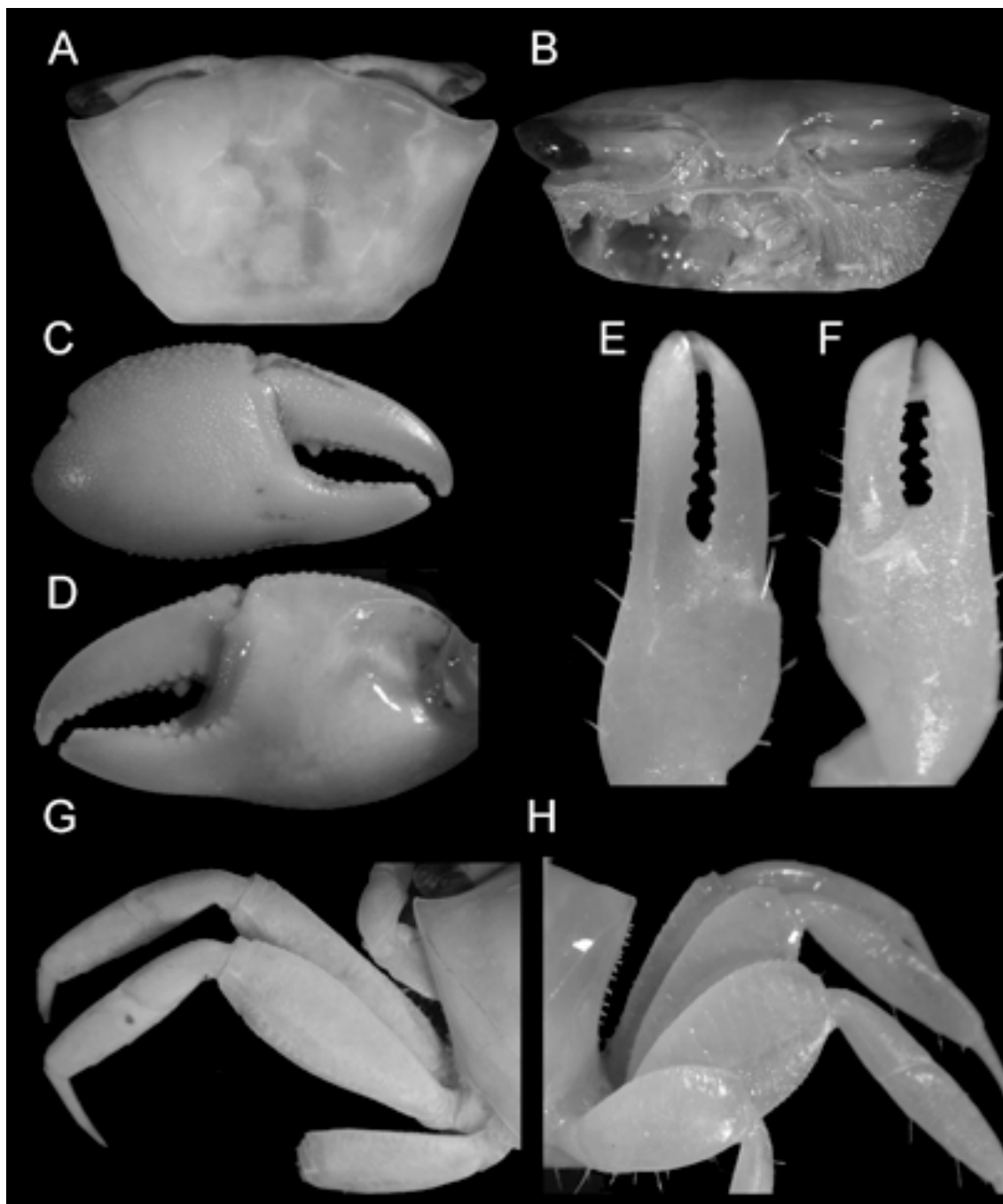
Estampa XXXI. *Uca (Uca) stylifera*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B,G: USNM 138834; 18 mm de LC;

C-D: USNM 138834; palma + pólex = 43,7 mm;

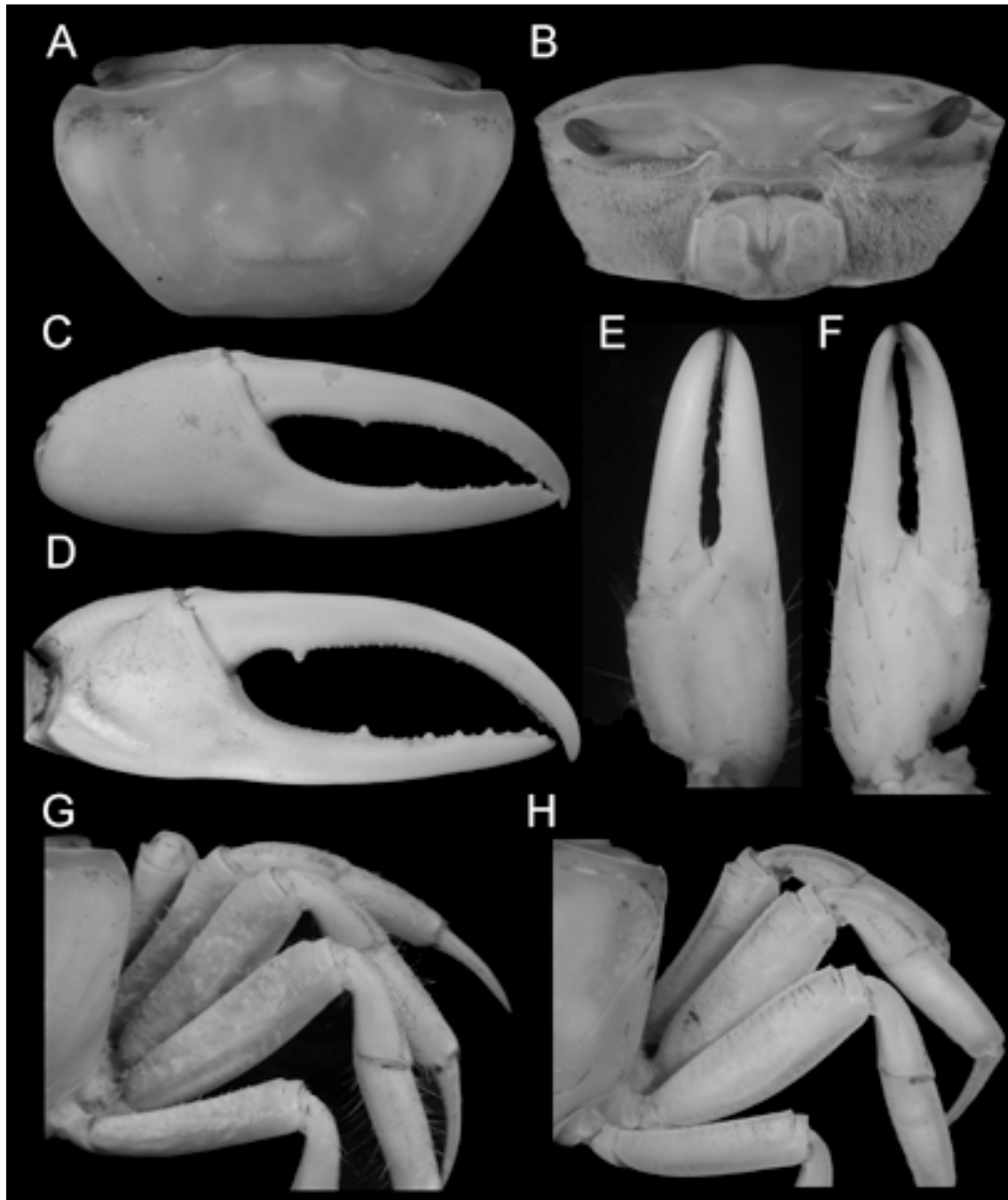
E-F: USNM 138834; palma + pólex = 12 mm;

H: USNM 138835; 19,5 mm de LC.



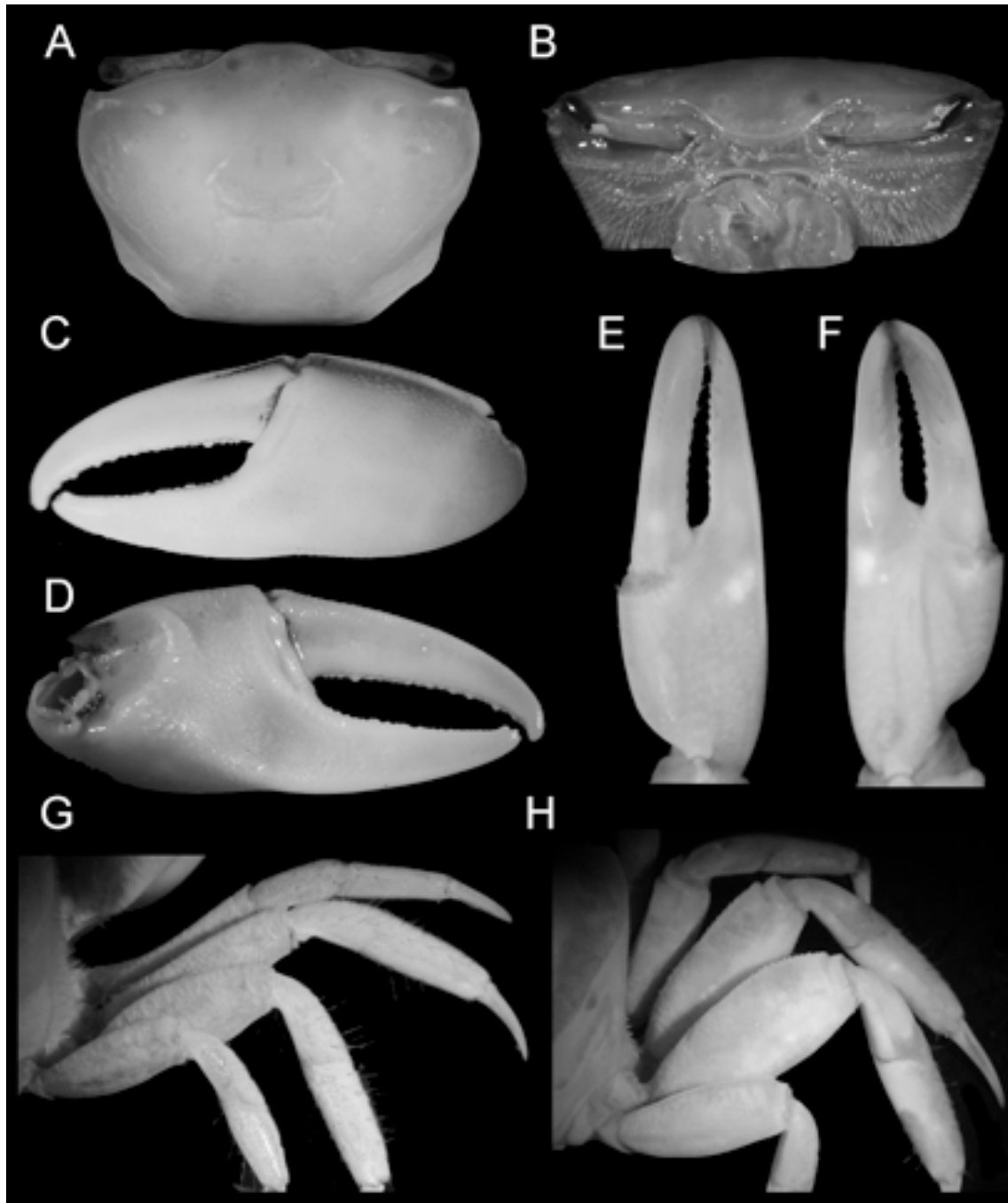
Estampa XXXII. *Uca (Minuca) argilicola*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B,E-G: USNM 137400; 13,8 mm de LC;
C-D: USNM 137400; palma + pólex = 13,5 mm;
H: USNM 137400; 8 mm de LC.



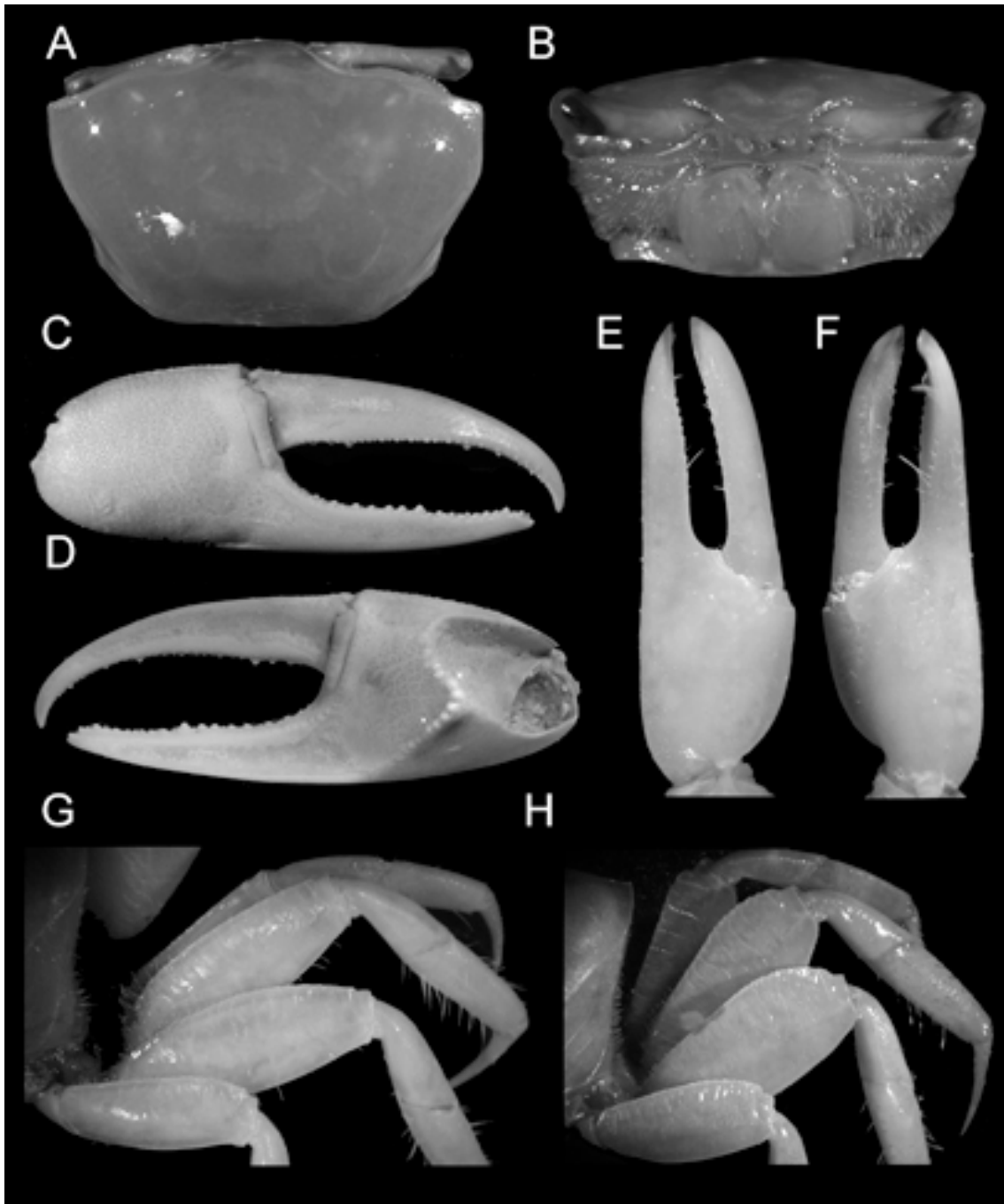
Estampa XXXIII. *Uca (Minuca) brevifrons*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 43988; 27 mm de LC;
C-D: USNM 43988; palma + pólex = 33 mm;
H: USNM 32324; 21 mm de LC.



Estampa XXXIV. *Uca (Minuca) ecuadoriensis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo maior; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138851; 16,2 mm de LC;
C-D: USNM 43988; palma + pólex = 33 mm;
H: USNM 138852; 20 mm de LC.



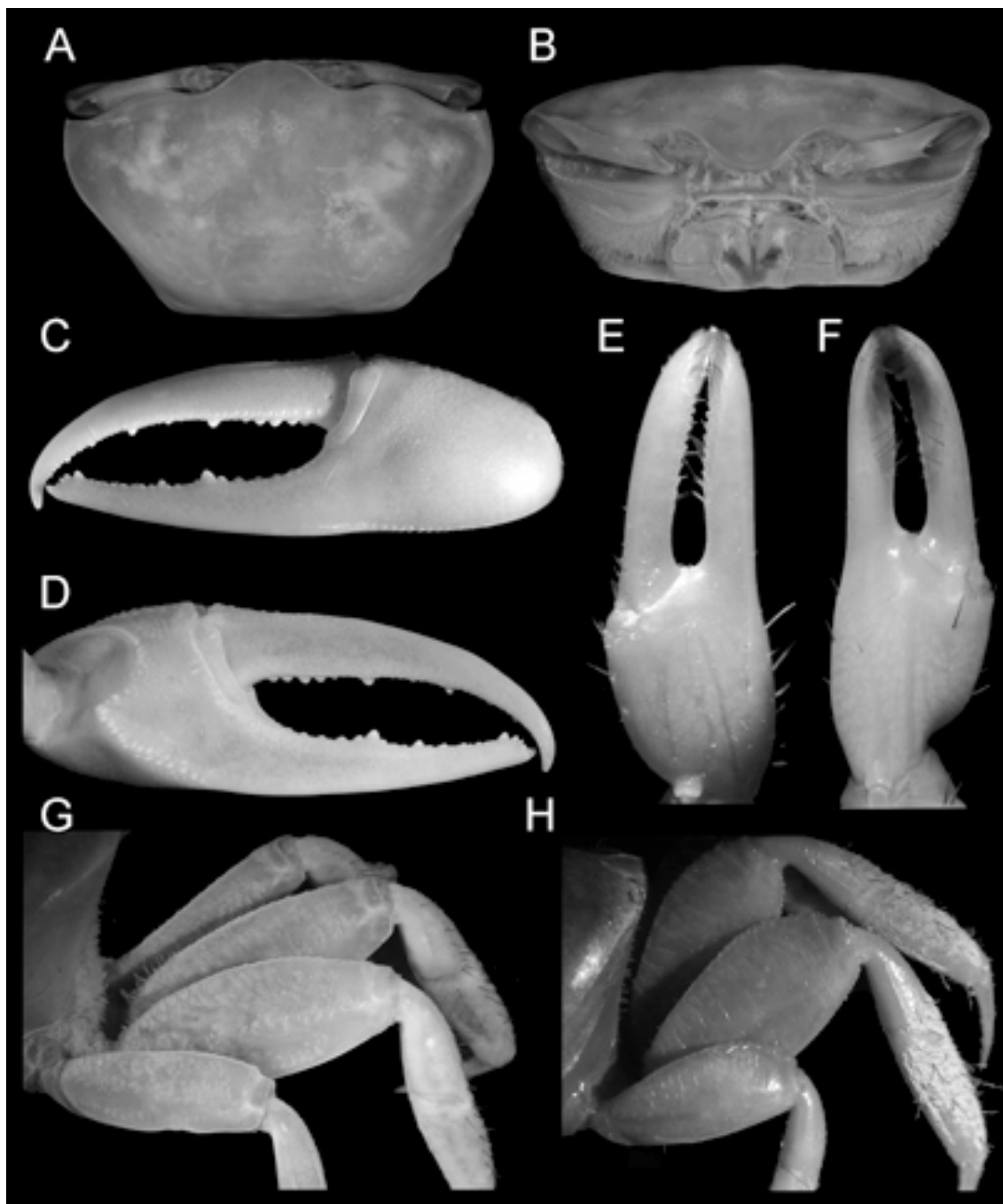
Estampa XXXV. *Uca (Minuca) galapagensis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B: USNM 22319; 12,6 mm de LC;

E-G: USNM 22319; 18, 2 mm de LC;

C-D: USNM 138536; palma + pólex = 39 mm;

H: USNM 138536; 20 mm de LC.



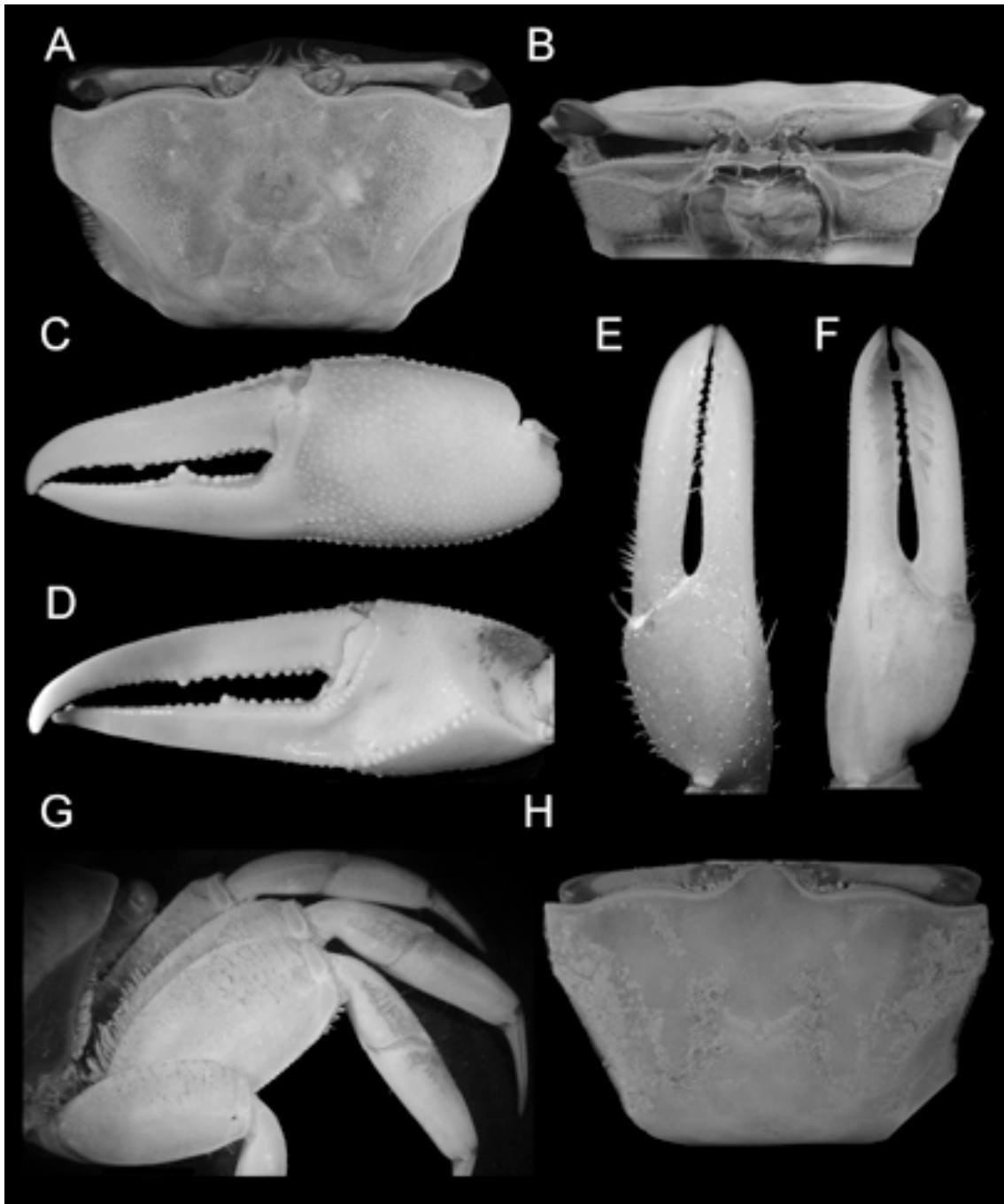
Estampa XXXVI. *Uca (Minuca) herradurensis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, G: USNM 138542; 18 mm de LC;

C-D: USNM 138542; palma + pólex = 39 mm;

E-F: USNM 138541; palma + pólex = 4,7 mm;

H: USNM 138543; 17,9 mm de LC.



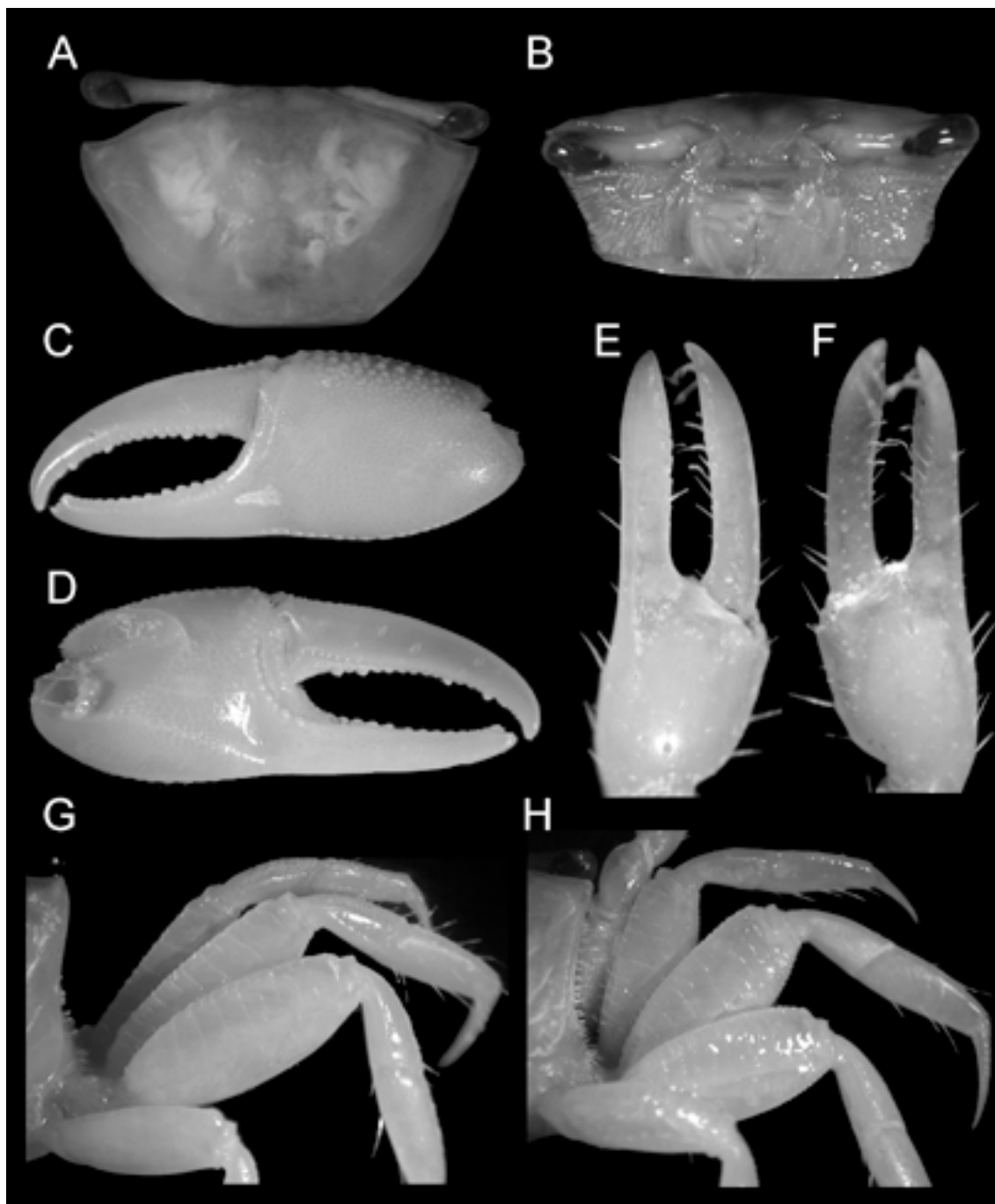
Estampa XXXVII. *Uca (Minuca) umbratila*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatoriais do macho; H. Superfície dorsal da carapaça de juvenil.

A-B: USNM 138132; 28,7 mm de LC;

C-D: USNM 138135; palma + pólex = 41 mm;

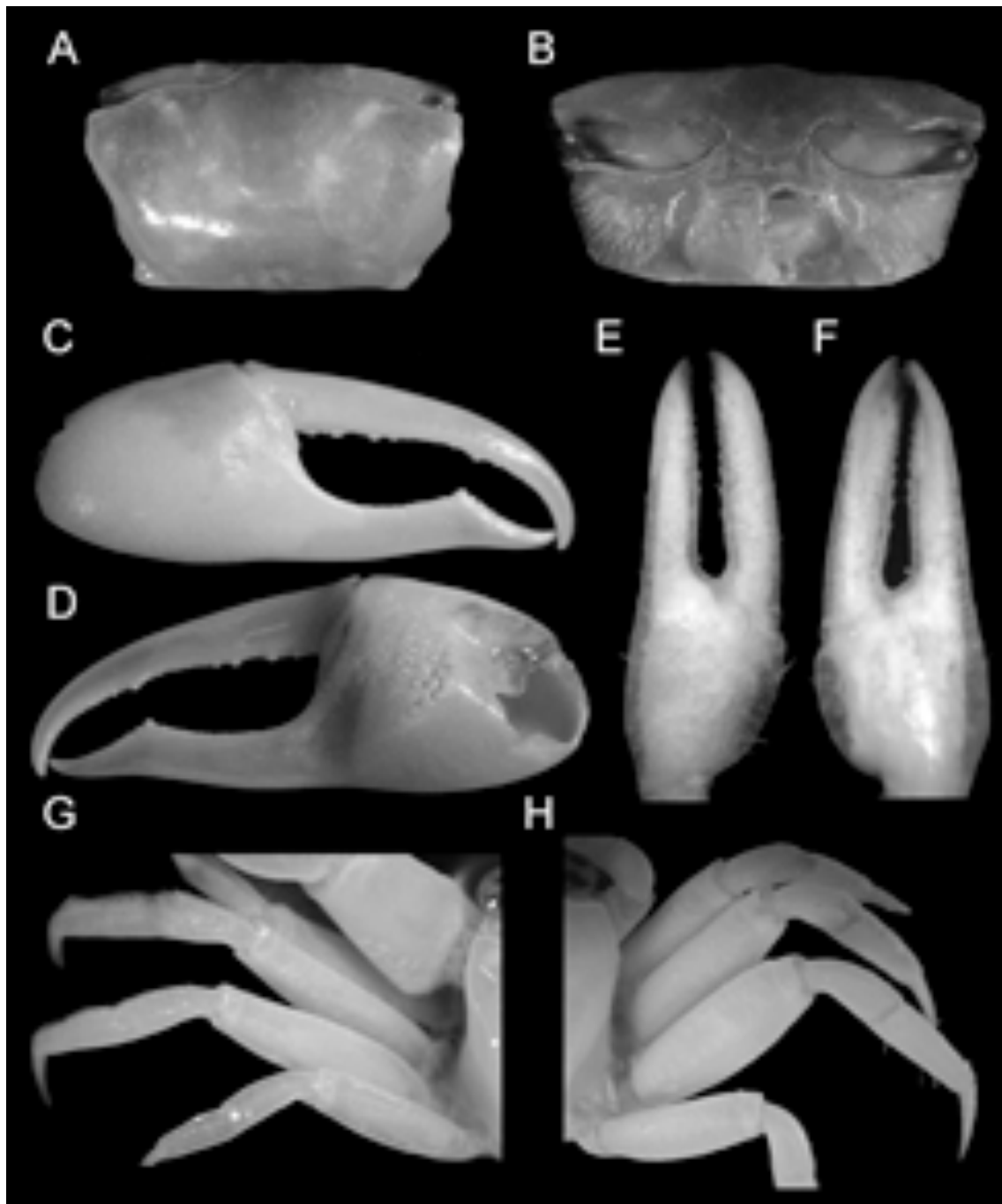
E-G: USNM 138134; 19 mm de LC;

H: USNM 79497; 14 mm de LC.



Estampa XXXVIII. *Uca (Minuca) zacaë*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

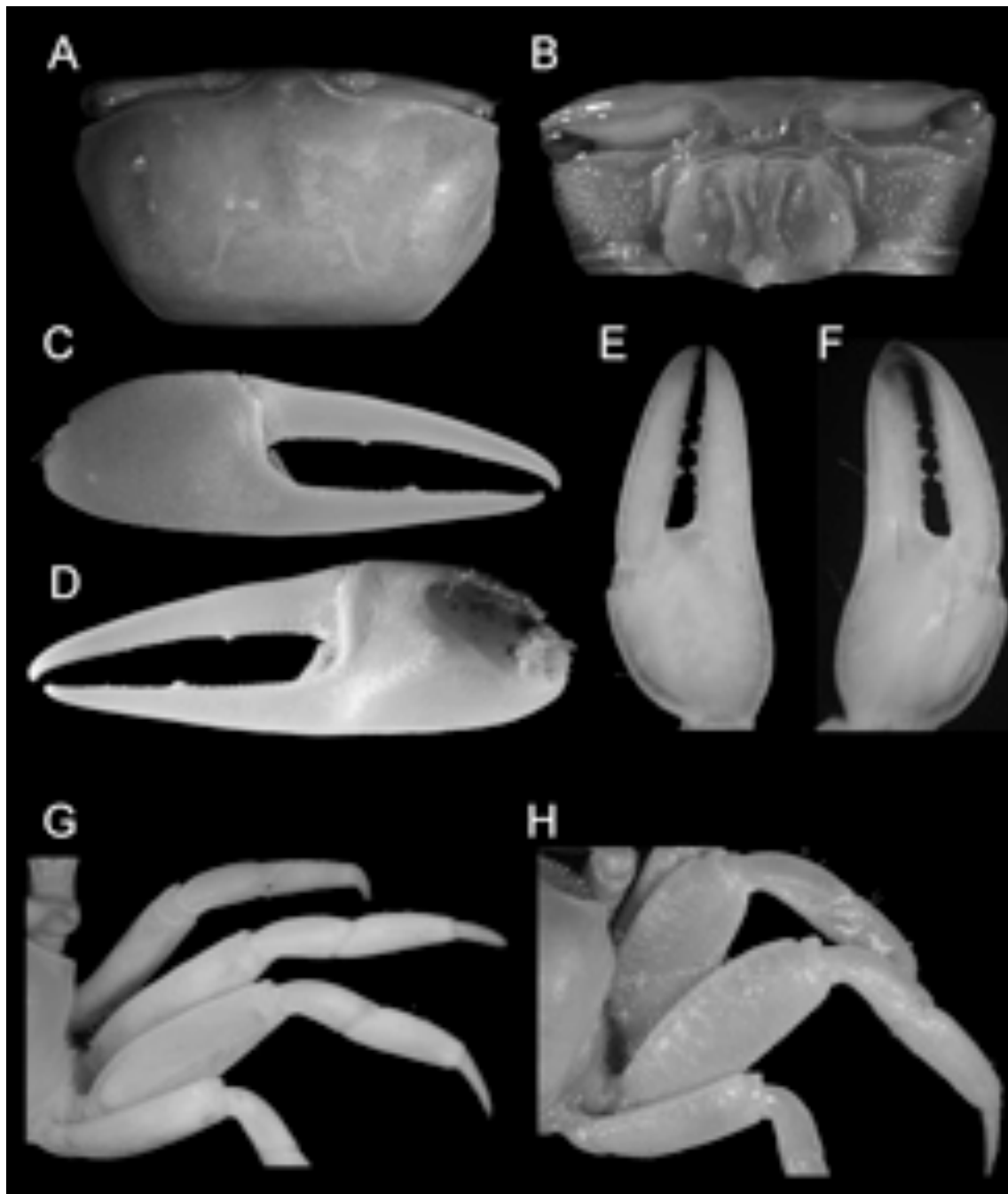
A-B, G: USNM 137426; 11 mm de LC;
C-D: USNM 137427 palma + pólex = 18 mm;
E-F: USNM 138872; 9 mm de LC;
H: USNM 137427; 8,2 mm de LC.



Estampa XXXIX. *Uca (Leptuca) batuenta*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

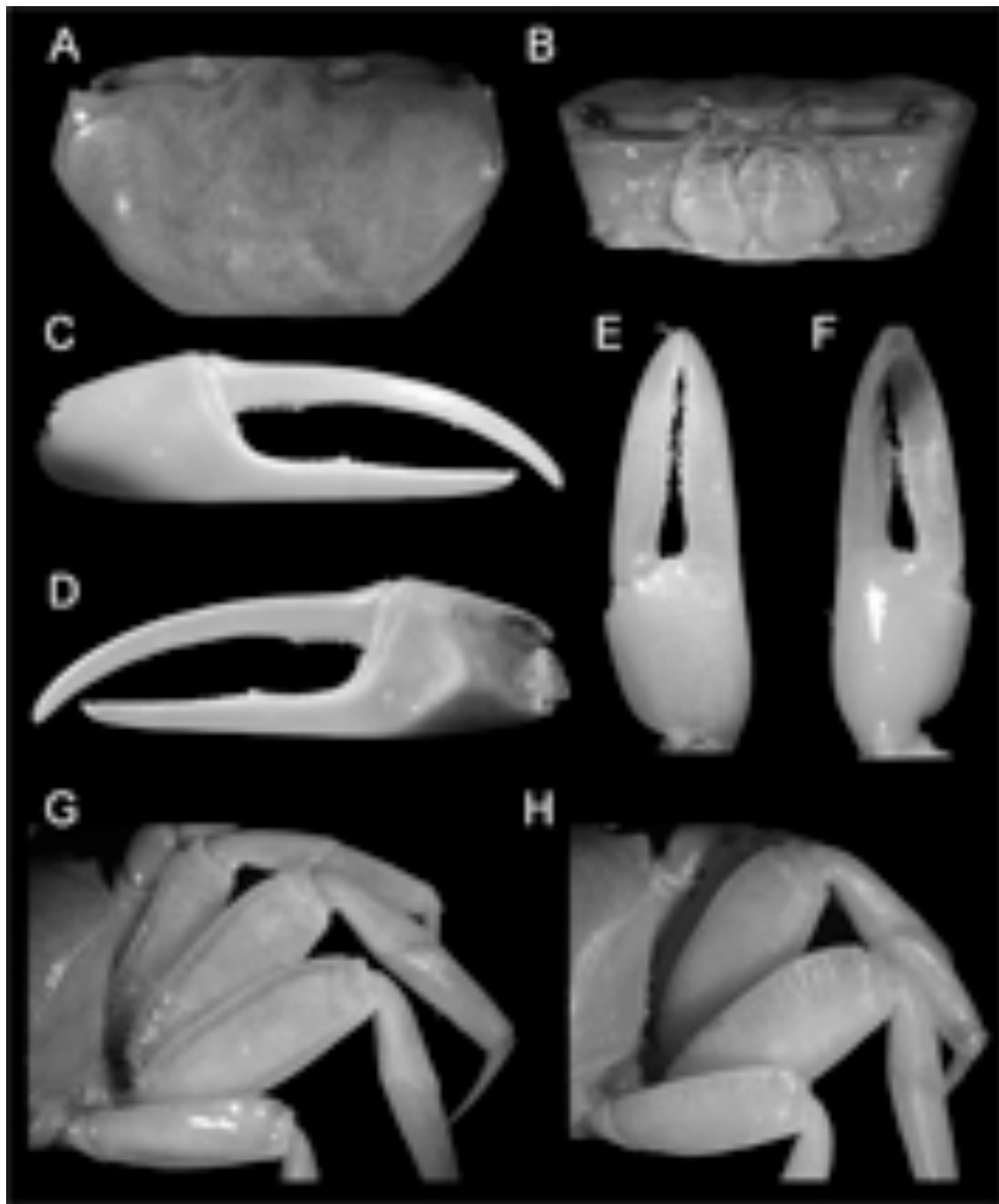
A-G: USNM 137401; 7,04 mm de LC;

H: USNM 137404; 5,3 mm de LC.



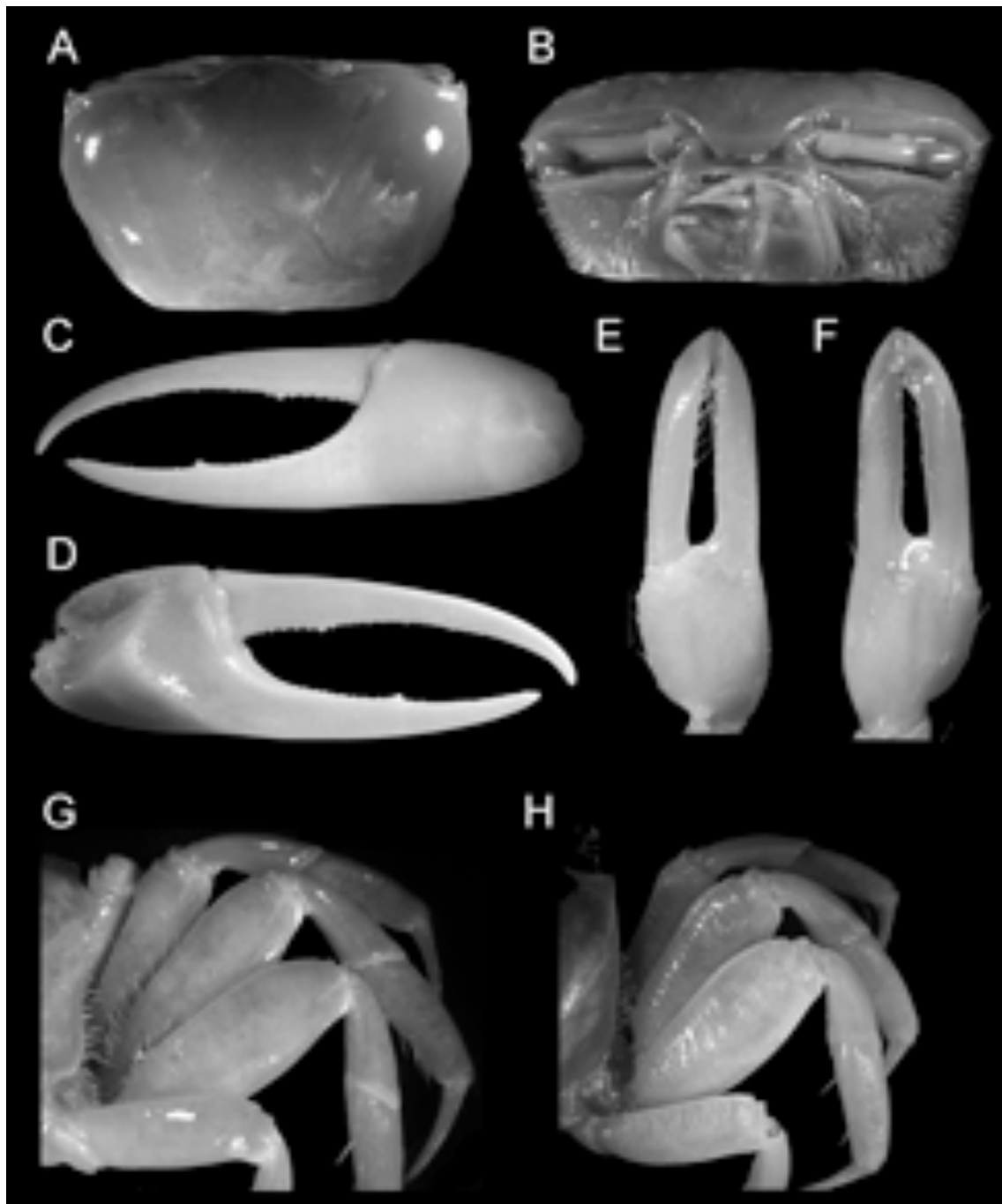
Estampa XL. *Uca (Leptuca) beebei*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 137413; 10,7 mm de LC;
C-D: (USNM 137475; palma + pólex = 15,6 mm;
H: USNM 137414; 10,72 mm de LC.



Estampa XLI. *Uca (Leptuca) coloradensis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

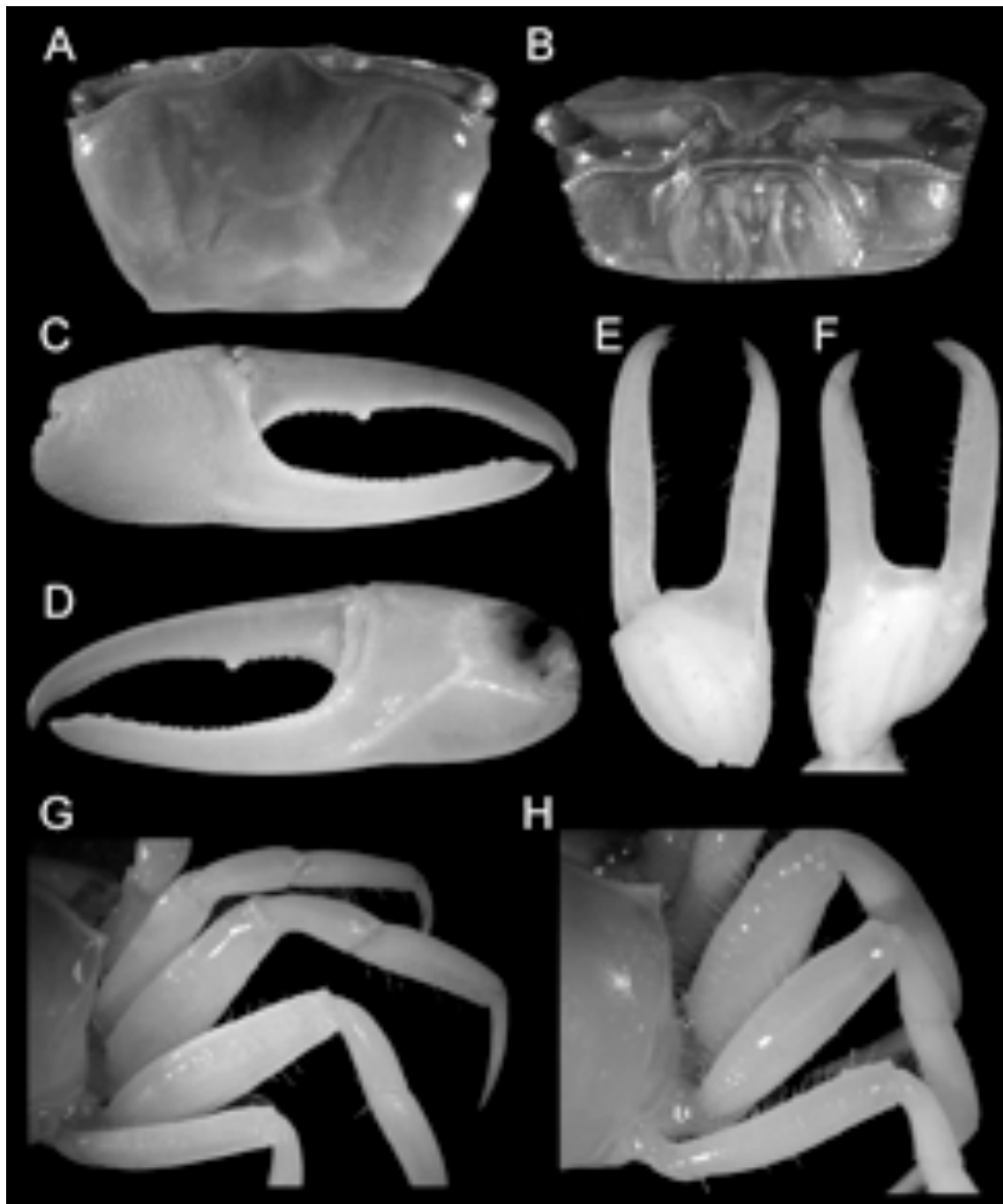
A-B,G: USNM 17459; 19,5 mm de LC;
 C-D: USNM 18292; palma + pólex = 16,6 mm;
 E-F: USNM 18292; 16,95 mm de LC;
 H: USNM 18292; 14,1 mm de LC.



Estampa XLII. *Uca (Leptuca) crenulata*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

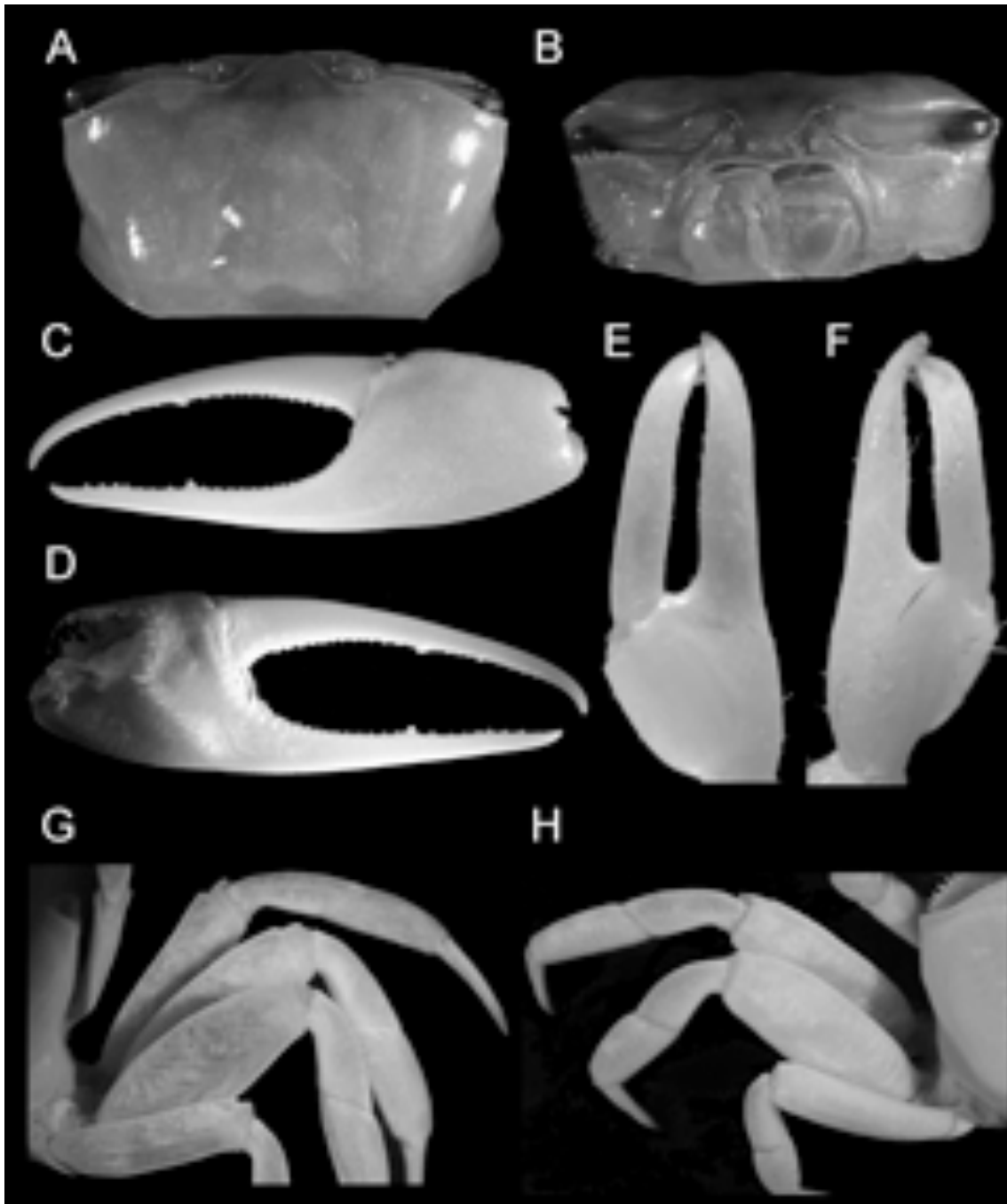
A-G: USNM 19033; 17,14 mm de LC;

H: USNM 19033; 18,45 mm de LC.



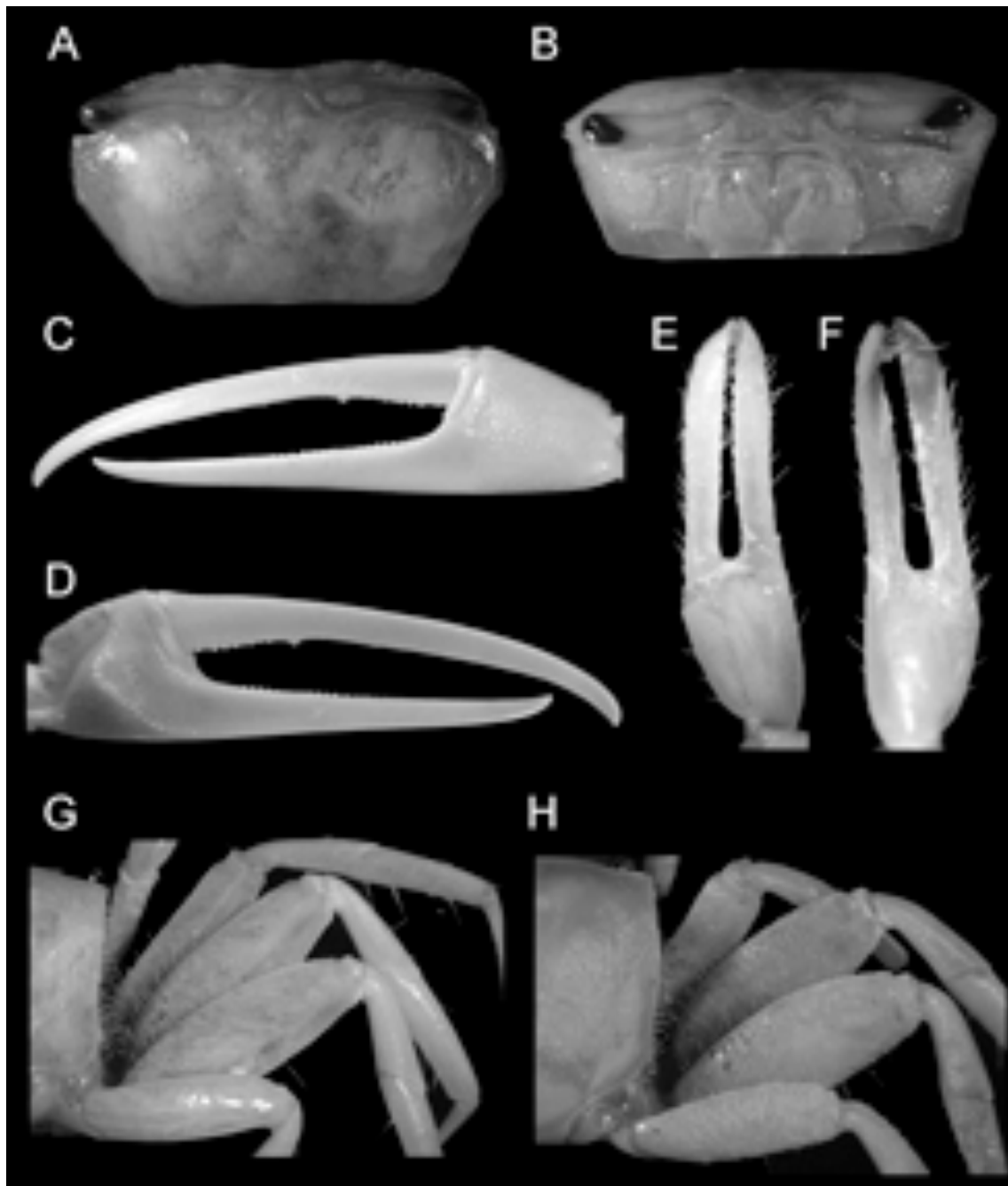
Estampa XLIII. *Uca (Leptuca) deichmanni*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Tubérculos próximos às margens ântero-laterais e patas ambulatórias da fêmea.

A-D: USNM 70832; 12 mm de LC;
E-G: USNM 138524; 10,02 mm de LC;
H: USNM 138526; 9,85 mm de LC.



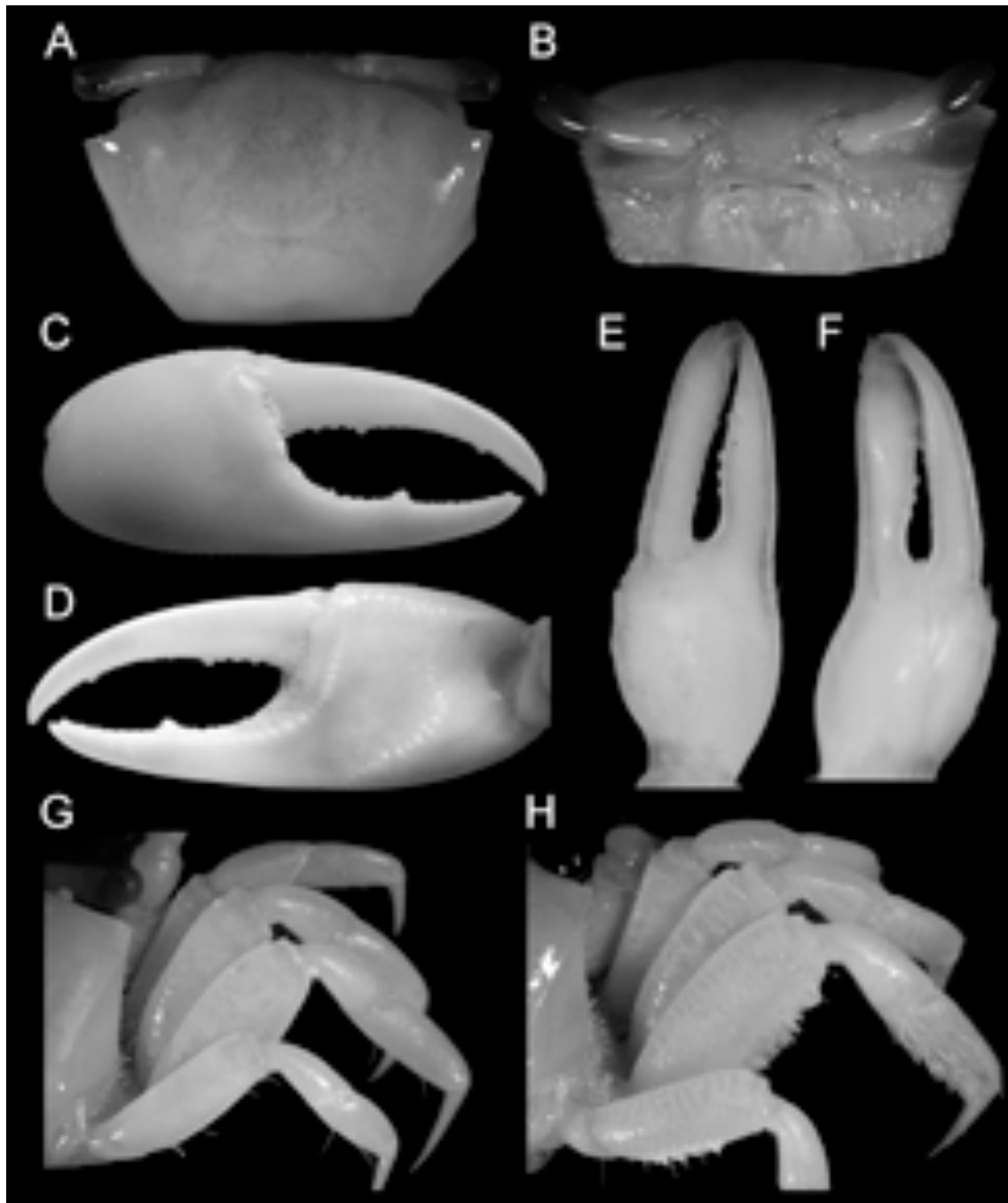
Estampa XLIV. *Uca (Leptuca) dorothea*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138534; 13,12 mm de LC;
C-D: USNM 138534; palma + pólex = 23,75 mm;
H: USNM 138534; 10,4 mm de LC.



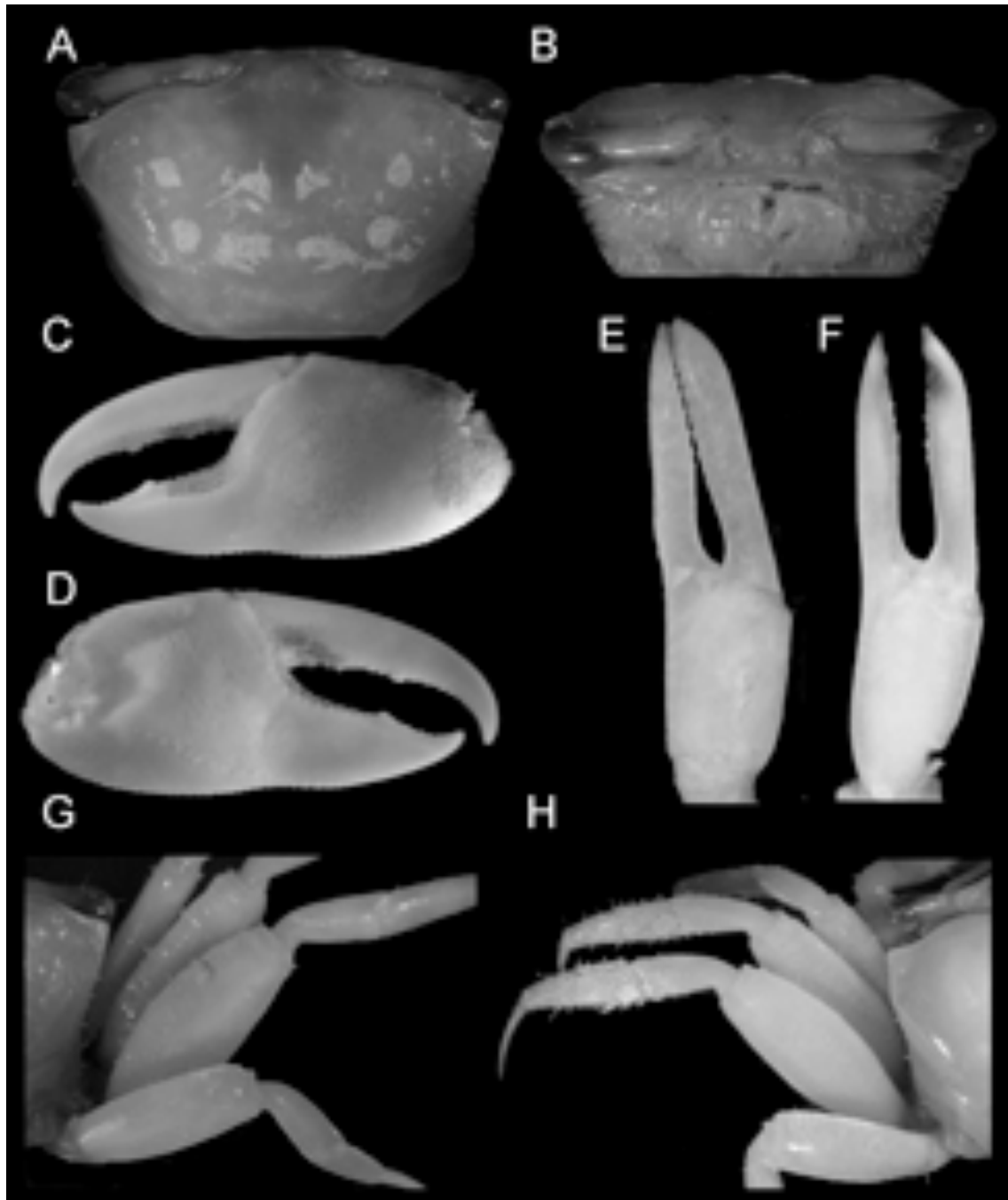
Estampa XLV. *Uca (Leptuca) festae*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Pubescência ao longo da margem antero e pósterolateral da carapaça e patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 138533; 12,3 mm de LC;
C-D: USNM 98045; palma + pólex = 33,8 mm;
H: USNM 138533; 13,15 mm de LC.



Estampa XLVI. *Uca (Leptuca) helleri*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B, E-G: USNM 24829; 7,8 mm de LC;
C-D: USNM 24829; palma + pólex = 11 mm;
H: USNM 24829; 8,24 mm de LC.

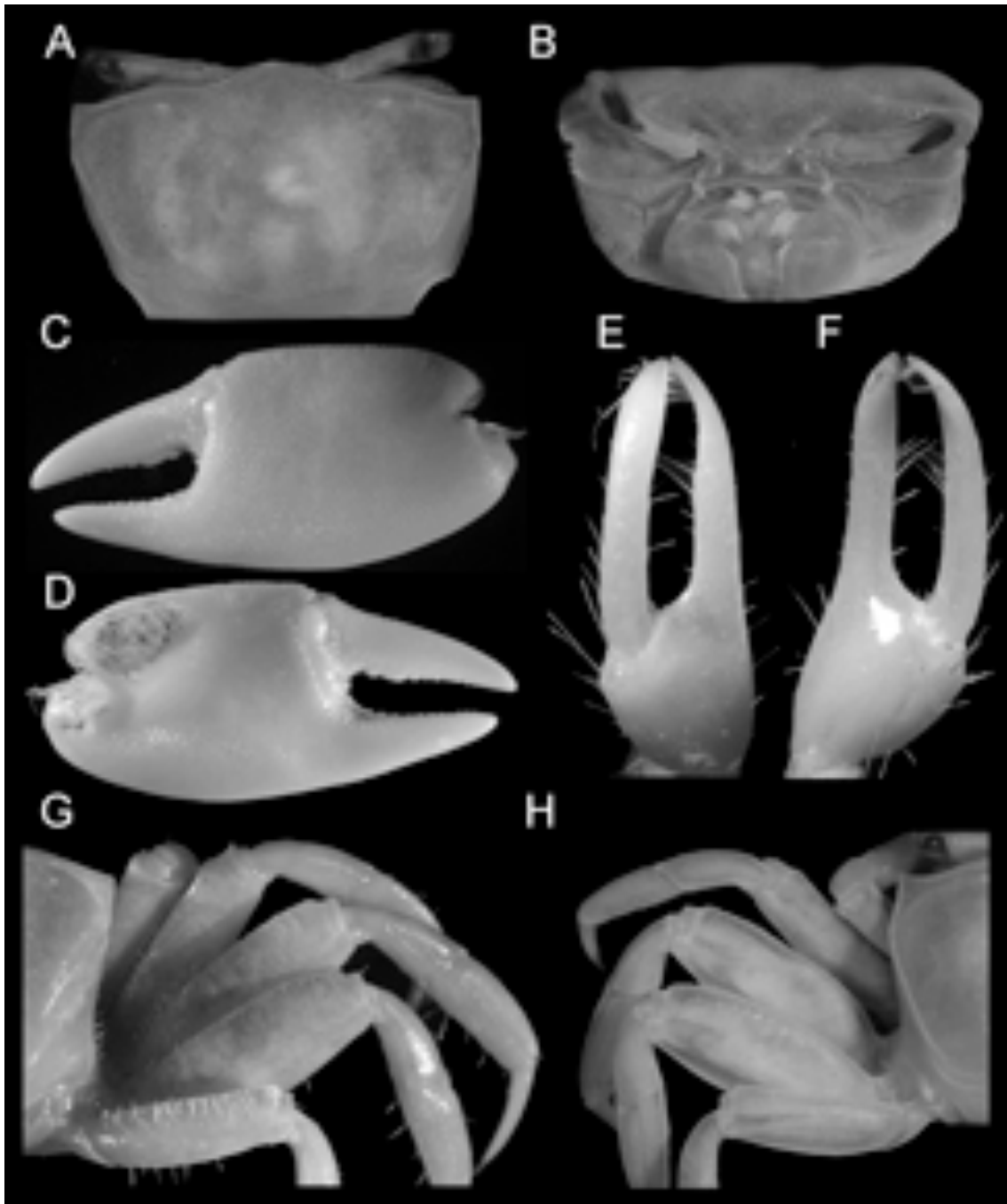


Estampa XLVII. *Uca (Leptuca) inaequalis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatoriais do macho; H. Patas ambulatoriais da fêmea.

A-D, G: USNM 70833; 11,06 mm de LC;

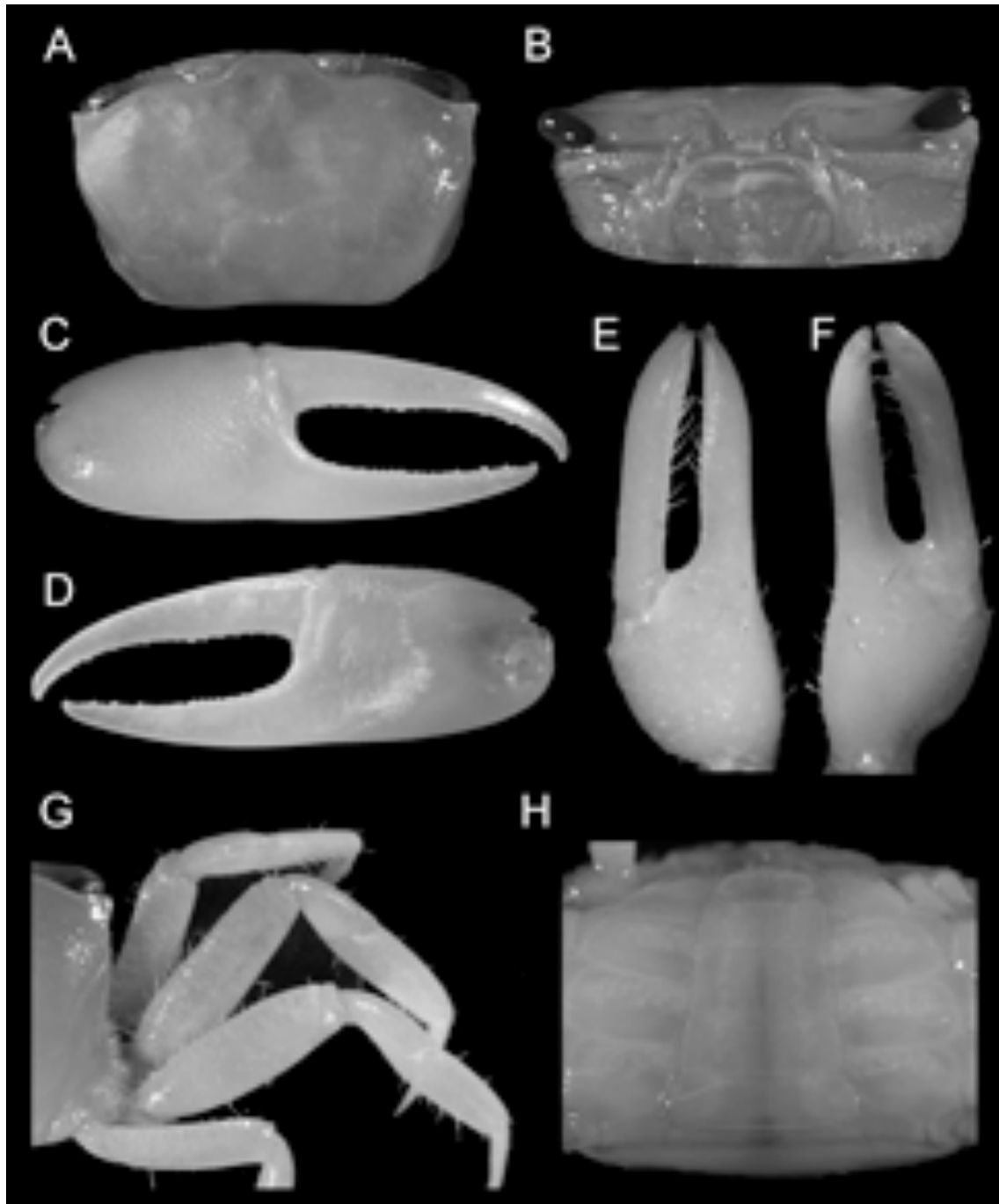
E-F: USNM 138522; 8 mm de LC;

H: USNM 70833; 9,88 mm de LC.



Estampa XLVIII. *Uca (Leptuca) latimanus*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

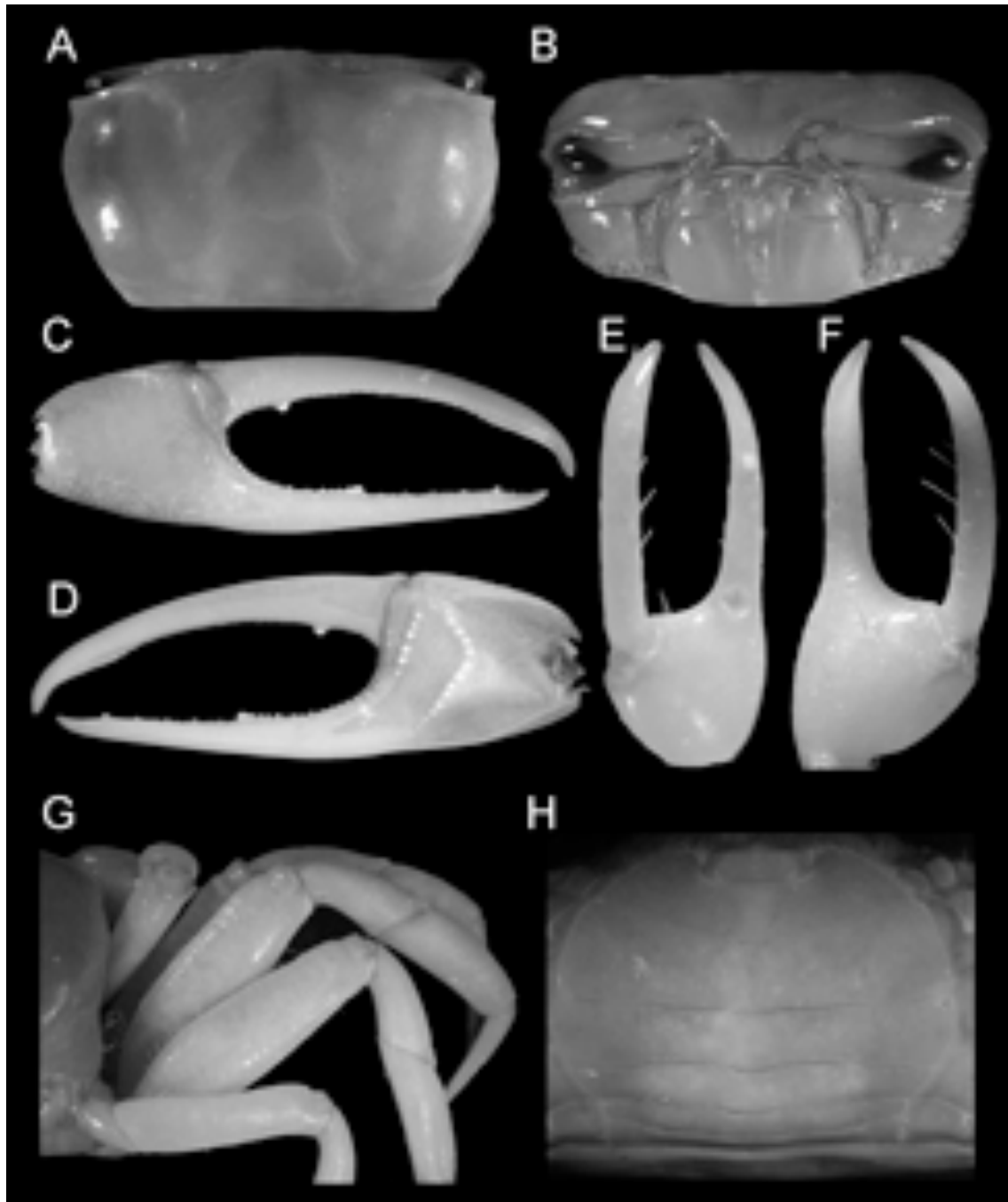
A-B, G: USNM 138565; 10,5 mm de LC;
 C-D: USNM 138565; palma + pólex = 15,5 mm;
 E-F: USNM 138565; 12,82 mm de LC;
 H: USNM 138565; 10 mm de LC.



Estampa XLIX. *Uca (Leptuca) limicola*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome do macho.

A-G: USNM 137416; 9,3 mm de LC;

H: USNM 137416; 9,45 mm de LC.

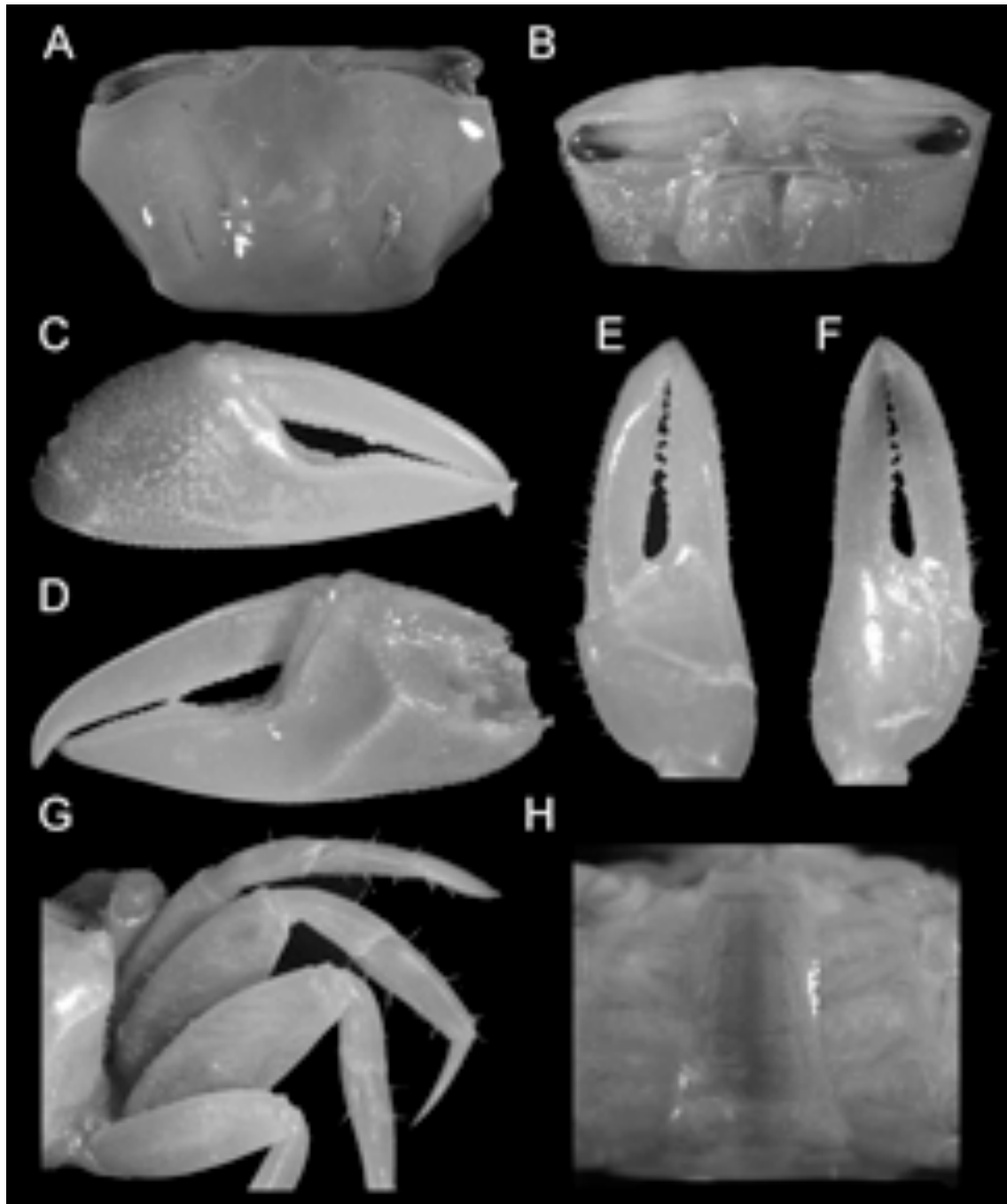


Estampa L. *Uca (Leptuca) musica*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome da fêmea.

A-B, E-G: USNM 22081; 12,8 mm de LC;

C-D: USNM 207834; palma + pólex = 23,6 mm;

H: USNM 207834; 14,7 mm de LC.

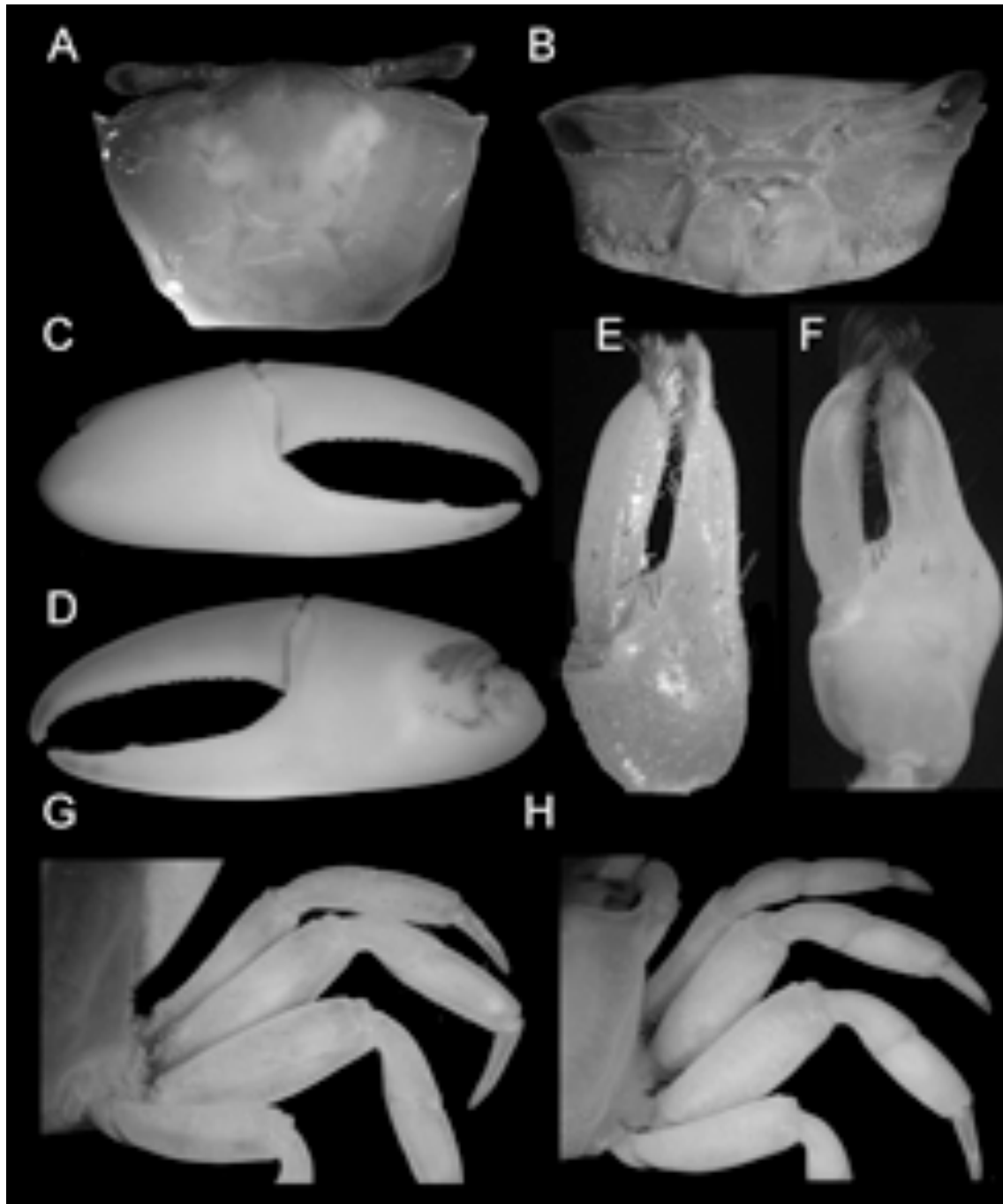


Estampa LI. *Uca (Leptuca) oerstedii*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome do macho.

A-B: USNM 31506; 15,57 mm de LC;

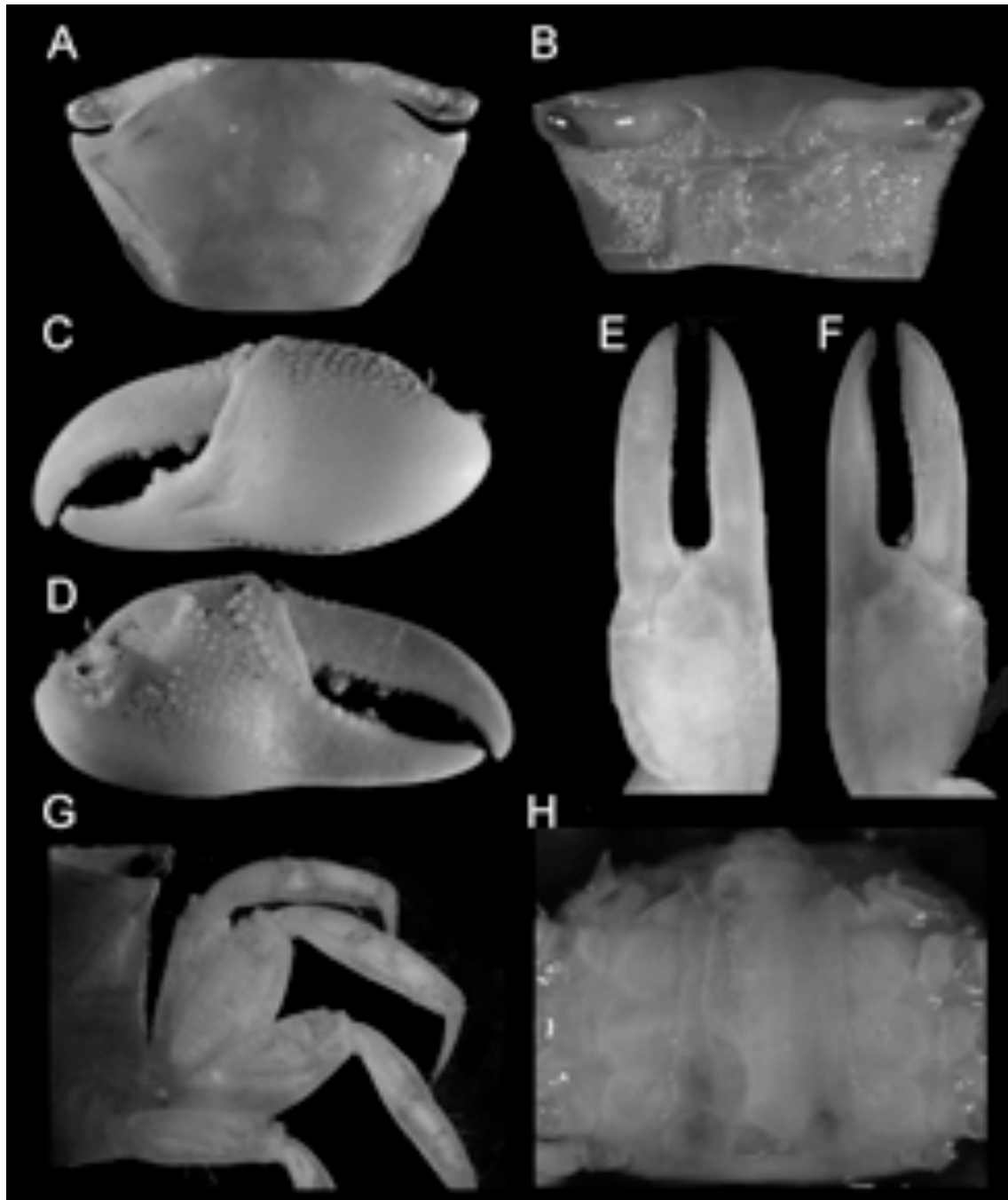
C-D: USNM 138611; palma + pólex = 13,4 mm;

E-H: USNM 138611; 8,3 mm de LC.



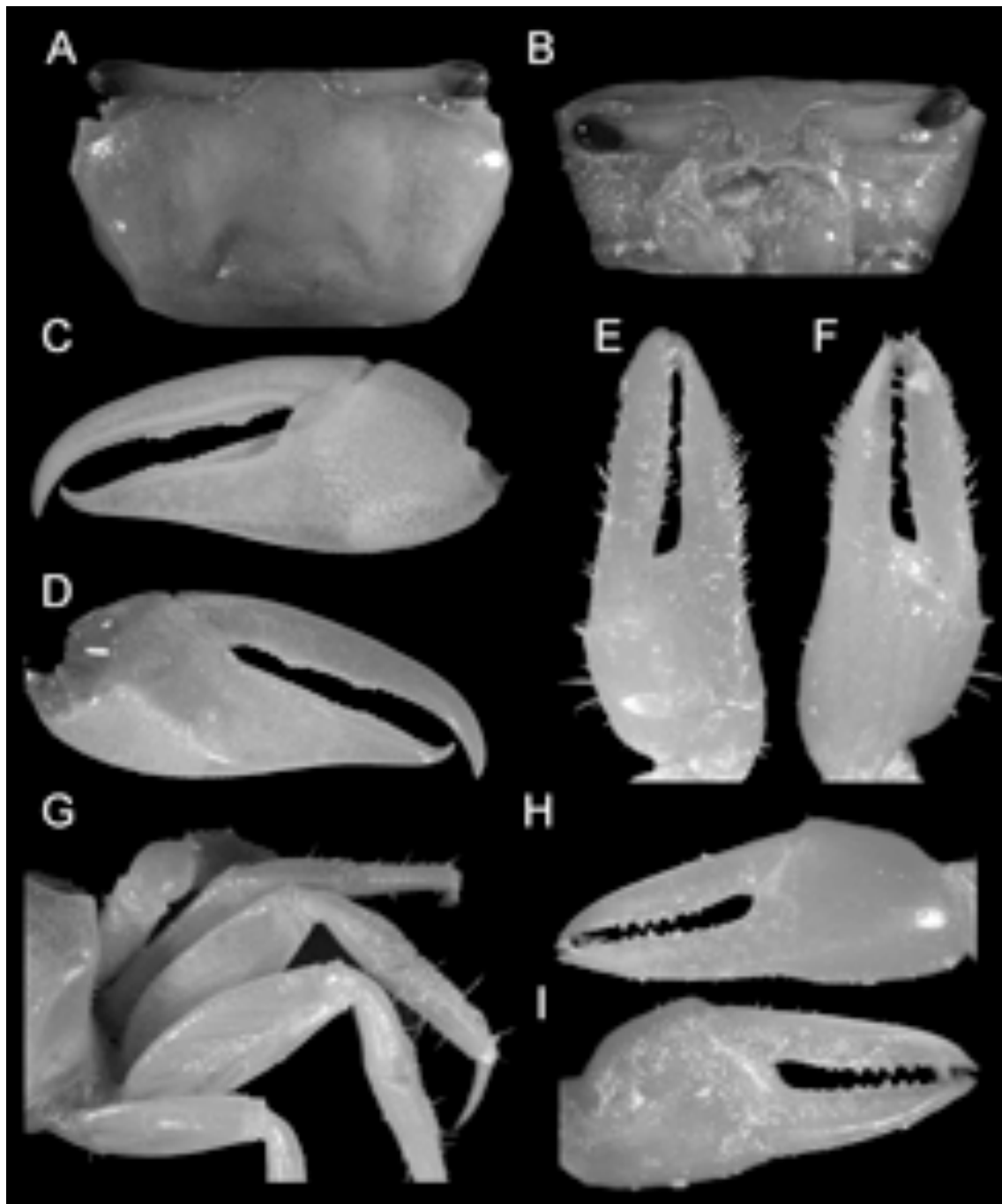
Estampa LII. *Uca (Leptuca) panamensis*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea.

A-B: E-F: USNM 138626; 16,52 mm de LC;
 C-D: USNM 138629; palma + pólex = 18,5 mm;
 G: USNM 138629; 13,06 mm de LC;
 H: USNM 138629; 13,4 mm de LC.



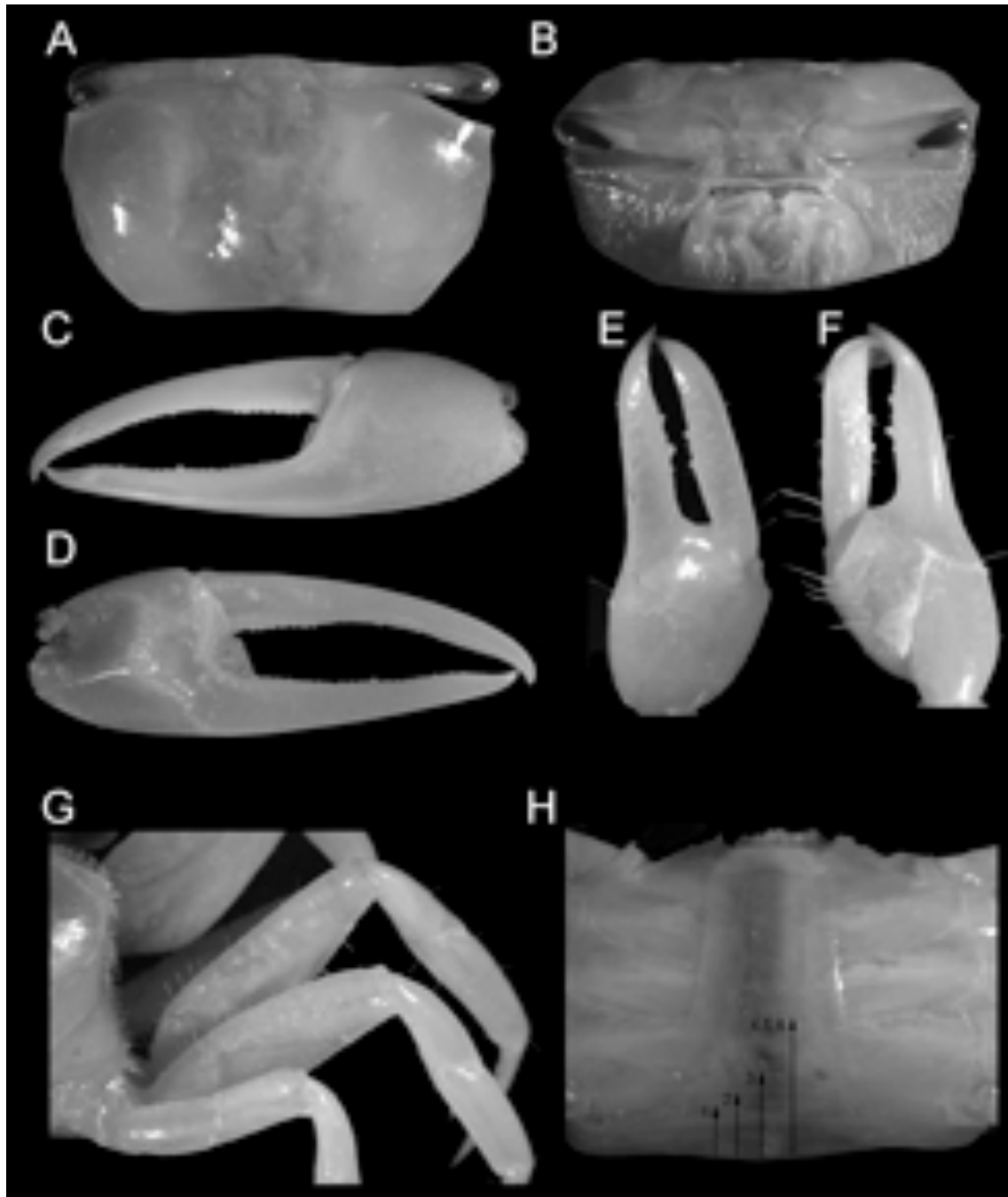
Estampa LIII. *Uca (Leptuca) pygmaea*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome do macho.

A-H: USNM 138646; 8,46 mm de LC.



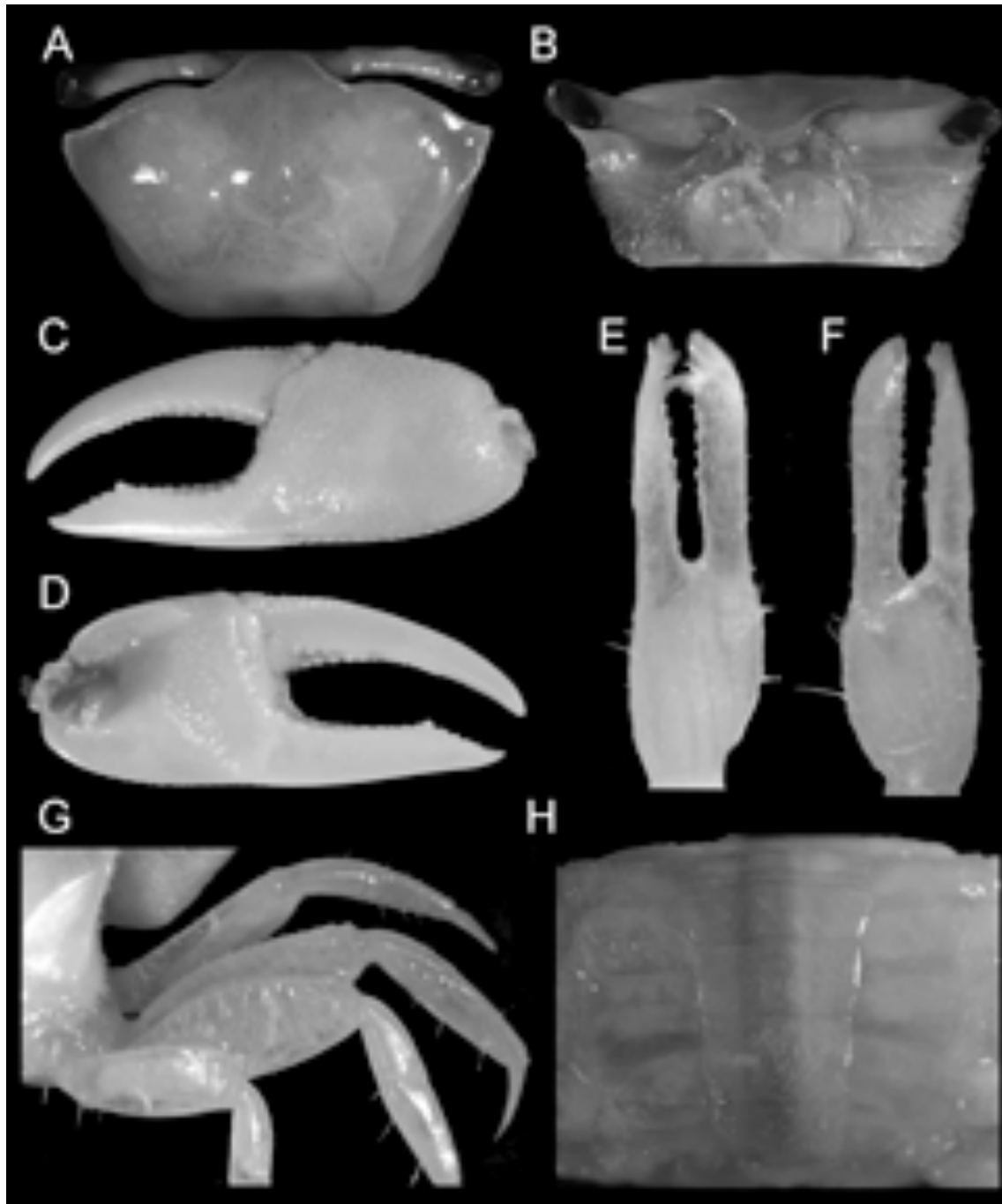
Estampa LIV. *Uca (Leptuca) saltitanta*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatoriais do macho; H. Face externa do quelípodo menor da fêmea; I. Face interna do quelípodo menor da fêmea

A-B: USNM 137408; 8,7 mm de LC;
 C-D: USNM 137408; palma + pólex = 13,5 mm;
 E-G: USNM 137408; 6,85 mm de LC;
 H-I: USNM 137408; 6,7 mm de LC.



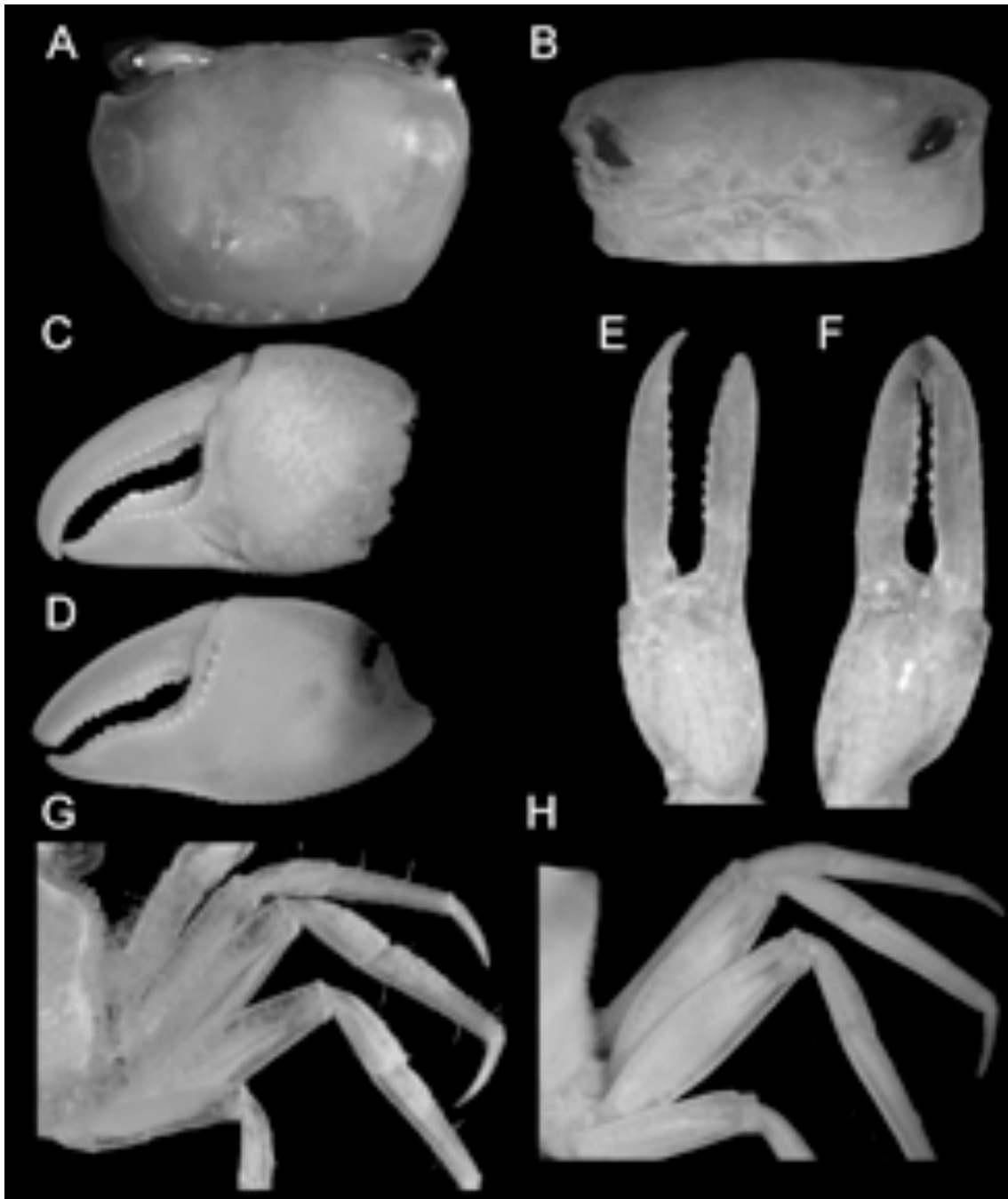
Estampa LV. *Uca (Leptuca) stenodactylus*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome do macho (as setas indicam os somitos abdominais).

A-B, E-H: USNM 138830; 10,08 mm de LC;
C-D: USNM 138830; palma + pólex = 17,52 mm.



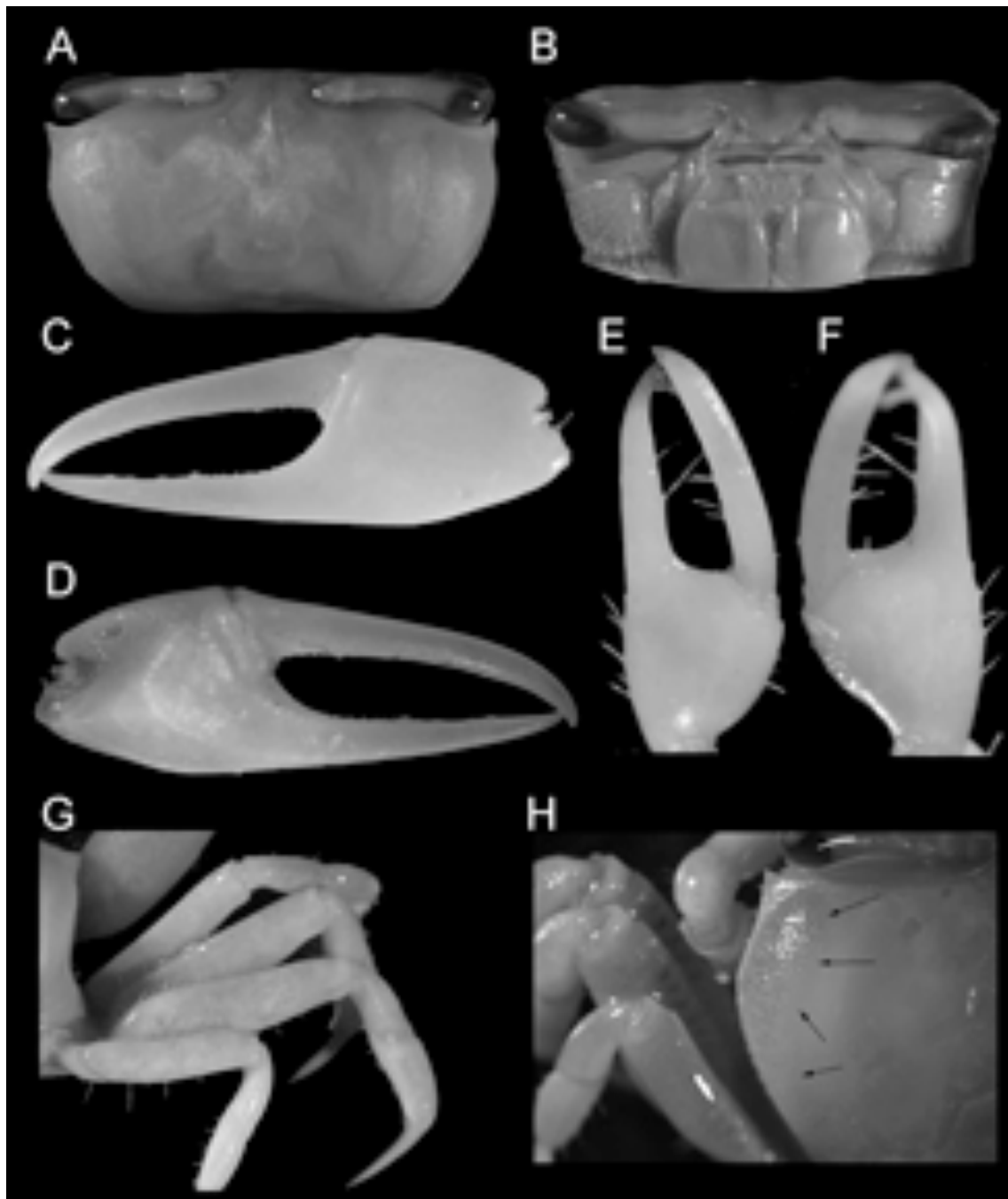
Estampa LVI. *Uca (Leptuca) tallanica*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Abdome do macho.

A-B, E-H: USNM 138838; 10,08 mm de LC;
C-D: USNM 138838; palma + pólex = 11 mm.



Estampa LVII. *Uca (Leptuca) tenuipedes*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. Patas ambulatórias da fêmea

A-B: USNM 137410; 5,46 mm de LC;
 C-D: USNM 137409; palma + pólex = 7 mm;
 E-G: USNM 79404; 5,84 mm de LC;
 H: USNM 79404; 6 mm de LC.

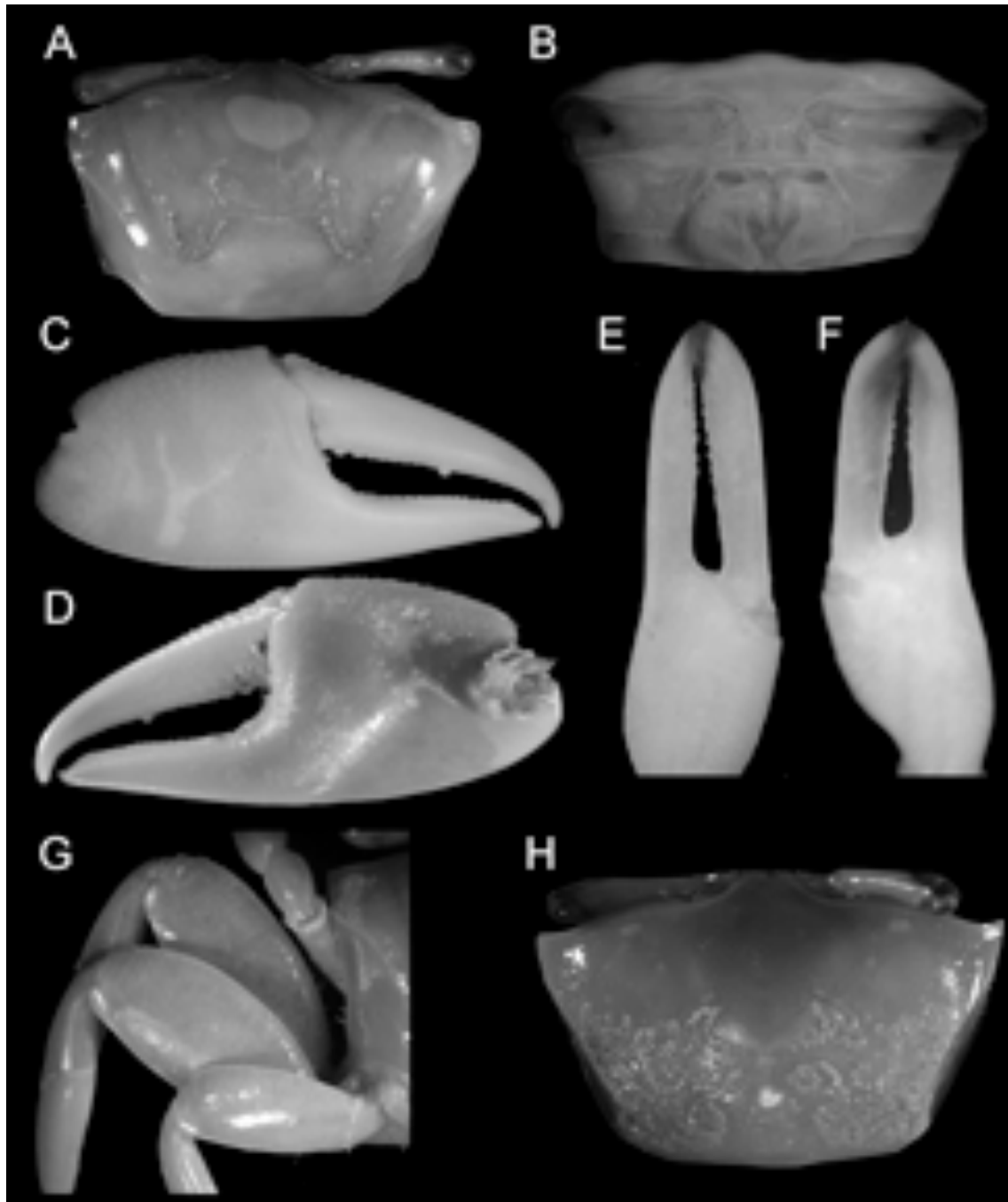


Estampa LVIII. *Uca (Leptuca) terpsichores*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. superfície dorsal da carapaça da fêmea evidenciando as granulações ao longo das margens ântero e póstero-lateral (setas).

A-B, E-G: USNM 137417; 10 mm de LC;

C-D: USNM 138607; palma + pólex = 6 mm;

H: USNM 137418; 9,75 mm de LC.



Estampa LIX. *Uca (Leptuca) tomentosa*. A. Superfície dorsal da carapaça; B. Região frontal; C. Face externa do quelípodo maior; D. Face interna do quelípodo maior; E. Face externa do quelípodo menor; F. Face interna do quelípodo menor; G. Patas ambulatórias do macho; H. superfície dorsal da carapaça da fêmea

A-B, E-G: USNM 137411; 10,83 mm de LC;
C-D: USNM 138839; palma + pólex = 10 mm;
H: USNM 79406; 12,23 mm de LC.

Apêndice II

**Intra-specific variations in preserved specimens
of the fiddler crabs *Uca panacea* and *Uca
pugilator* (Decapoda: Ocypodidae)**

Intraspecific variation in preserved specimens of the fiddler crabs *Uca panacea* and *Uca pugilator* (Decapoda: Ocypodidae)

Luis E. A. Bezerra ^{1, 2} & Petrônio A. Coelho ¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, Departamento de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco. Avenida da Arquitetura, 50740-550 Recife, Pernambuco, Brasil.

² Corresponding author. E-mail: luiseab@gmail.com

ABSTRACT. The fiddler crabs *Uca panacea* Novak & Salmon, 1974 and *Uca pugilator* (Bosc, 1802) are closely related North American species that are sympatric along the north coast of Gulf of Mexico. Since *U. panacea* was described, there has been confusion in the identification these two species. Morphological differences between these two fiddlers have been pointed out in recent years, mainly regarding the presence of a pigment spot and granulations on the dorsal margin of carapace in *U. pugilator*. We report herein some intraspecific differences between the two species that we believe to be useful in avoiding misidentification among preserved specimens of these two fiddler crabs, such as the absence of the pigment spot in *U. pugilator* and the presence of the pigment spot and granulations on dorsal margin of carapace in *U. panacea* as well. Our results have also revealed that 65% of the *U. pugilator* specimens examined possess a gape pile in the major chela, which is not a reliable diagnostic character, but could be useful when present. The gonopods of both species were analyzed using SEM, confirming the previous statement that the sub-terminal thumb is shorter in *U. panacea* than in *U. pugilator*. Finally, as important morphological characters are missing in the original description of *U. panacea*, a redescription of this species is also provided.

KEY WORD. Distinctness; Gulf of Mexico; morphological characteristics; SEM analysis.

The fiddler crabs *Uca panacea* Novak & Salmon, 1974 and *Uca pugilator* (Bosc, 1802) are closely related species with the former occurring along the Gulf of Mexico coast, from north of Tampa Bay, Florida to Veracruz, Mexico, whereas the latter occurs along the eastern coast of United States and Gulf of Mexico, from Massachusetts to Texas, Bahamas, and Santo Domingo (Dominican Republic) (CRANE 1975, BARNWELL & THURMAN 1984). A previous study by RAO & FINGERMAN (1968) described two variants of *U. pugilator* based on coloration pattern from the Panama area, Florida, United States. Later studies by FELDER *et al.* (1971) and SELANDER *et al.* (1971) revealed differences in electrophoretic properties that showed that Gulf coast specimens thought to be *U. pugilator* could be placed in two distinct groups. These results were the clues to NOVAK & SALMON (1974) that the southern population in the Gulf of Mexico, believed to be *U. pugilator*, represented a distinct species.

Following the description of *U. panacea*, studies by SALMON *et al.* (1978), SALMON & HYAT (1979), and PAWLIK *et al.* (1980) showed acoustic and waving display specificity between the two species, as well as reproductive isolation in their area of sympatry. Moreover, the distinct differences in the form of the spoon-tipped setae on the second maxilliped are an indication of niche specialization (NOVAK & SALMON 1974). Thus, distinction between these two species is apparently easy in the field, based on differences in waving display, color, and niche spe-

cialization. On the other hand, the two species are very similar in morphology and a confident distinction between preserved specimens of these two fiddlers is a challenge for carcinologists, especially in the case of females.

NOVAK & SALMON (1974) in describing *U. panacea* attempted to separate the species based on carapace size, length and size of major cheliped, gonopod morphology, and carapace pigmentation. However, characteristics such as size and carapace pigmentation are not consistent enough to make them reliable diagnostic characters and were judged to be so variable as to be inadequate for the establishment of new species (CRANE 1975, BARNWELL & THURMAN 1984). Regarding the gonopods, VON HAGEN (1980) pointed out that, in contrast to the drawings given by the species authorities, the gonopods of the holotype of *U. panacea* were found to be identical with those of *U. pugilator*, and there are no other morphological characters that could serve for clearly separating the holotype of *U. panacea* from *U. pugilator*.

BARNWELL & THURMAN (1984), while studying the taxonomy and biogeography of *Uca* Leach, 1814 species in the Gulf of Mexico, attempted to clarify some points regarding the *U. panacea* description and revealed some differences between the two species based on the examination of series of specimens. They noted the presence of small granulations and a purple pigmentation spot on dorsal margin of carapace in *U. pugilator*, a more arched branchial region in *U. panacea*, and the anterior surface

of the first ambulatory more numerous granulated in *U. panacea* than in *U. pugilator*. Moreover, the authors also noted a slight difference between the gonopods.

However, the analysis of preserved species has revealed some intraspecific differences regarding those characteristics. Due to the difficulties in the reliable identification of these two species, the aim of this study is to provide information about intraspecific variability that we believe to be useful in avoiding misidentification among preserved specimens of these two fiddler crabs. A scanning electron microscopy (SEM) analysis of gonopods is presented in order to try to clarify the differences in gonopod morphology. Moreover, as some morphological features, especially in females, are missing from the original description of *U. panacea*, and standard taxonomic rules were ignored, a redescription of this species is provided.

MATERIAL AND METHODS

The fiddler crabs examined in this study are deposited in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, USA (USNM) and in the American Museum of Natural History, New York City, USA (AMNH). Holotype and paratypes of *U. panacea* as well as additional material were examined and compared with *U. pugilator* specimens present in those collections. The gonopods of *U. pugilator* and *U. panacea* were examined using scanning electron microscopy. Gonopods used for SEM analysis were taken from a paratype of *U. panacea* (USNM 150089), and from specimens of both species collected inside and outside of the area of sympatry (*U. panacea*: USNM 171530; USNM 180188. *U. pugilator*: USNM 6440; USNM 55553; USNM 17186). The gonopods were prepared according to the methodology proposed by FELGENHAUER (1987).

Abbreviations used in this study: (SEM) Scanning Electron Microscopy; (Co.) County; (m) male; (f) female; (ovf) ovigerous females.

TAXONOMY

Uca panacea Novak & Salmon, 1974

Figs 1-4, 8, 11-13

Gelasimus pugilator Stimpson, 1859: 62 in part; Smith, 1870: 136 in part.

Uca pugilator Ortmann, 1897: 352 in part; Rathbun, 1900: 585 in part; 1918: 400 in part; Fingerman, 1956: 274, 1957: 7; Rao & Fingerman, 1968: 27; Crane, 1975: 223 in part).

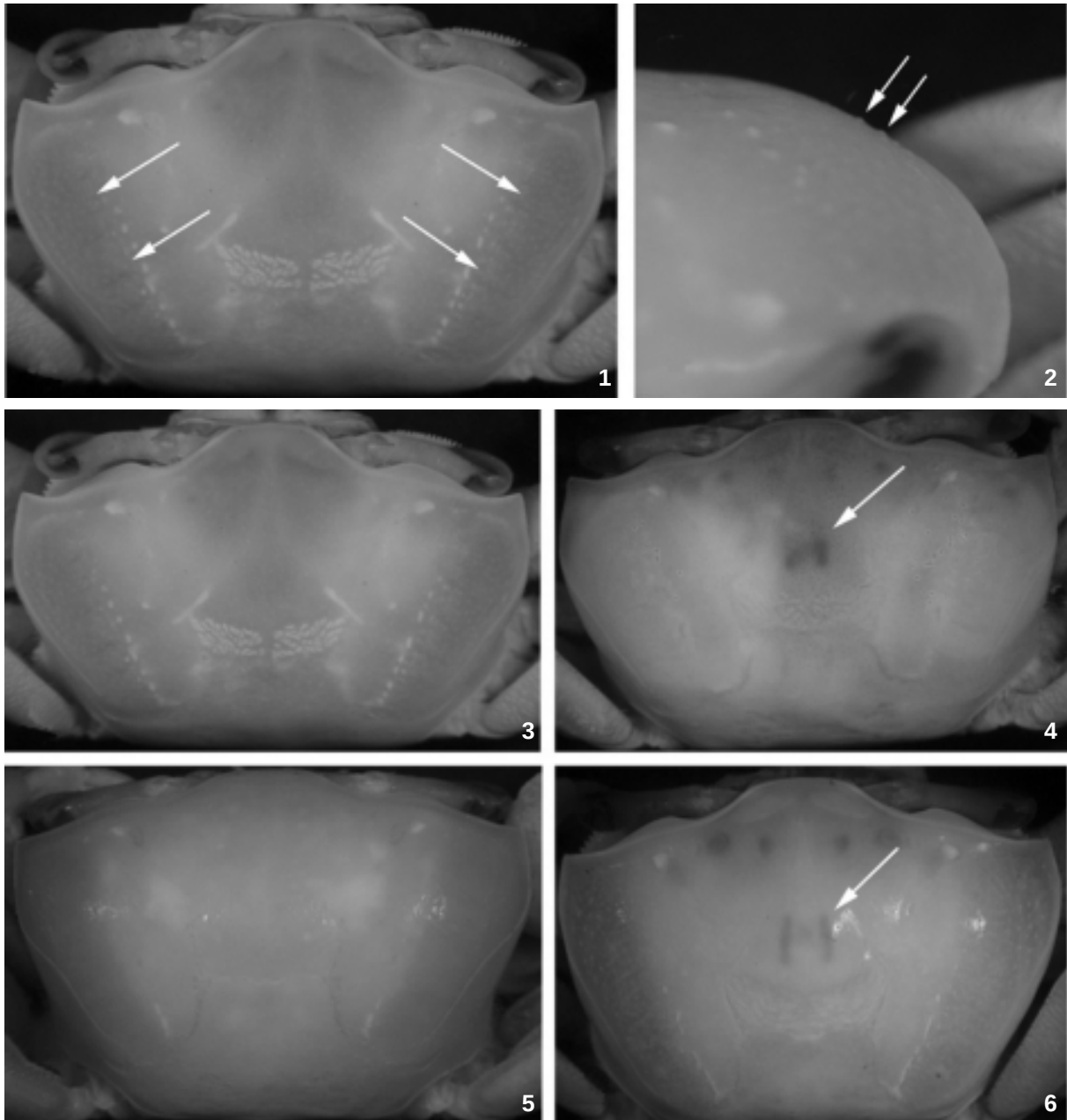
Uca panacea Novak & Salmon, 1974: 313, figs 1-7; Powers, 1977: 53; Salmon *et al.*, 1978: 252; Barnwell & Thurman, 1984: 41).

Type locality: Panacea, Florida, United States.

Material examined: 127 males; 73 females. Holotype (USNM 150096, 1m); allotype (USNM 150097, 1f); paratype (USNM 150098, 50m, 50f). United States, Florida: Alligator Harbor (USNM 90748, 4m, 1f); Alligator Harbor (USNM 90749, 1m); Panacea (USNM 125578 part, 3m); Carabelle (USNM 244066,

33m); Pensacola (USNM 244075, 3m); Alabama, Mobile County: Bayou la Batre, Point Aux Pins (AMNH 9030, 22m, 11f as *Uca* sp.); Dauphin Island (AMNH 9097, 3m, 3f as *Uca* sp.); Texas: Corpus Christi (USNM 138637, 1m, 1f); Ingleside (USNM 72189, 3m, 3f); Mexico: Tamaulipas, Laguna San Andres (USNM 171530, 1m, 1f); Campeche, Laguna de Terminos (USNM 180189, 1m, 1f); Veracruz, Laguna La Mancha (USNM 180188, 1m, 1f).

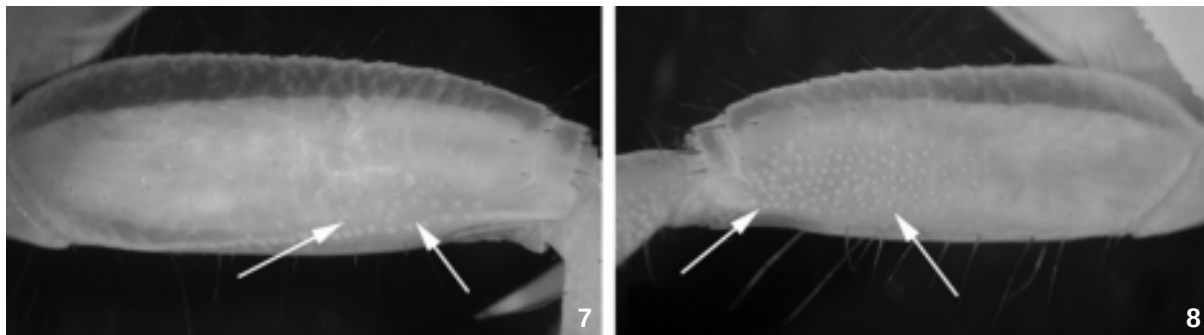
Male redescription. Carapace: carapace moderately arched; front wide, contained about three times in width of carapace between antero-lateral angles. Antero-lateral margins slightly divergent, angling bluntly into dorso-lateral margin, which is slightly beaded. Postero-lateral stria short, faint, located immediately above 4th ambulatories. H-form cardiac depression moderately outlined, colored rust-red. Dorsal margin of carapace without pile, but with fine granulations along antero- and dorso-lateral margins. Pair of small brown spots slightly anterior to H-form depression, two additional purple pigmentation spots near the base of front and two white spots externally to purple pigmentation, near upper margin of eyebrow. Orbits moderately oblique; eyebrow almost vertical, but well visible in dorsal view, breadth about half of diameter of adjacent part of depressed eyestalk, lower margin beaded. Sub-orbital margins with crenellations little developed internally, becoming more developed and separated along outer orbital margin, not obscured by setae or pile. Row of setae on floor of orbit, immediately above sub-orbital crenellations. All abdominal segments distinct, not fused. Pleonal clasping or lock apparatus present. Minor cheliped: merus slender, dorsal margin convex; antero- and postero-ventral margins straight. Carpus without tubercles or tuberculate ridge. Pollex and dactyl longer than palm; gap narrow, inner margins with few serration, long in proximal end, decreasing distally, not in contact; tip of dactyl and pollex with row of soft long hairs on ventral margins. Major cheliped: antero-dorsal margin of merus straight, arching near distal end; ventral margin straight, with blunt tubercles increasing in size distally. Antero-dorsal margin of carpus with row of tubercles, ending in strong, blunt proximal tubercle; inner margin with oblique tuberculate ridge formed by indistinct tubercles, almost absent near upper end. Outer manus covered by large tubercles, decreasing in size near ventral margin; longitudinal keel starting in distal third, at about middle manus, well above ventral margin, and extending along most of pollex on ventral half, poorly developed distally. Palm covered by larger tubercles, merging in small tubercles in lower region. Oblique tuberculate ridge absent, no tubercles along margin of carpal cavity. Upper margin of carpal cavity with pile in proximal end. Oblique pre-dactyl tuberculate ridge formed by larger tubercles, continuing downward along inner margin of pollex. Dactyl long and curved downward. Pollex straight, slightly turned upward, with serration along inner and outer margin. Row of tubercles in center of pollex, with enlarged teeth halfway to its tip, and other near the tip of pollex. Both pollex and dactyl slender and flattened. Gape pile absent.



Figures 1-6. (1-2) Small tubercles on dorsal margin of carapace in *Uca panacea* (arrows). (1) Dorsal view; (2) frontal view. (USNM 171530), left-handed male, carapace width 17 mm, Mexico, Tamaulipas; (3-6) Dorsal margin of carapace of *U. panacea* (3 and 4) and *U. pugilator* (5 and 6) showing the presence (arrows) and absence of the gnathobases attachments on both species. (3) *U. panacea* (USNM 171530), left-handed male, carapace width 17 mm, Mexico, Tamaulipas; (4) *U. panacea* (USNM 180188), right-handed male, carapace width 18 mm, Mexico, Laguna La Mancha; (5) *U. pugilator* (USNM 55553), right-handed male, carapace width 16 mm, United States, Virginia; (6) *U. pugilator* (USNM 6440), right-handed male, carapace width 23 mm, United States, Pine Key, Florida.

Ambulatories: merus slender, dorsal margin almost straight with row of setae on major side, and armed with short oblique rows of small tubercles on minor side; antero- and postero-ven-

tral margins slightly convex, and beaded on minor side. Carpus and manus without serrations or rugosities. First ambulatory on major side with merus, carpus and manus roughened anteriorly



Figures 7-8. Anterior surface of first ambulatory on major side of *U. pugilator* and *U. panacea*. (7) *U. pugilator* (USNM 125578 part), carapace width 16.7 mm, United States, Panacea, Florida. (8) *U. panacea* (USNM 125578 part) carapace width 15.7mm, United States, Panacea, Florida.

with tubercles on lower anterior surface. No pile on ambulatories.

Gonopod: sub-terminal thumb slender, short, about one third of distal length of gonopod from tip to base of sub-terminal thumb.

Female redescription. Carapace: dorsal surface finely granulated, mainly near antero- and postero-lateral margins, which are both beaded. Postero-lateral stria long, beaded, located immediately above 4th ambulatories. Suborbital crenellation stronger than in males, with two rows of setae on floor of orbit, immediately above sub-orbital crenellations. Abdominal segments not fused.

Minor cheliped: as in males.

Ambulatories: merus slender as in males, without row of setae on dorsal margin, which are numerous and long in ventral margins. Setae in dorsal margin are sparse and short. Short oblique rows of tubercles in dorsal margin of merus stronger than in males, in both sides, as well as the serrations in antero- and postero-ventral margins. Carpus and manus rugose throughout; antero-dorsal margins of 3rd and 4th legs armed with serrations.

Gonopore: roughly triangular, not tuberculate.

Remarks: this description was based on the holotype deposited at the USNM. The following remarks are based on the examination of paratypes and additional material. The color pattern in carapace of preserved specimens is very variable, being completely absent in some of them. The postero-lateral stria in some males is not as faint as in the holotype. One of the following characters can be absent in major cheliped in some specimens: the blunt tubercle in the antero-dorsal margin of carpus, the enlarged teeth in the inner margin of pollex, and the pile in the upper margin of carpal cavity.

Uca pugilator (Bosc, 1802)

Figs 5-7, 9, 10, 14-16

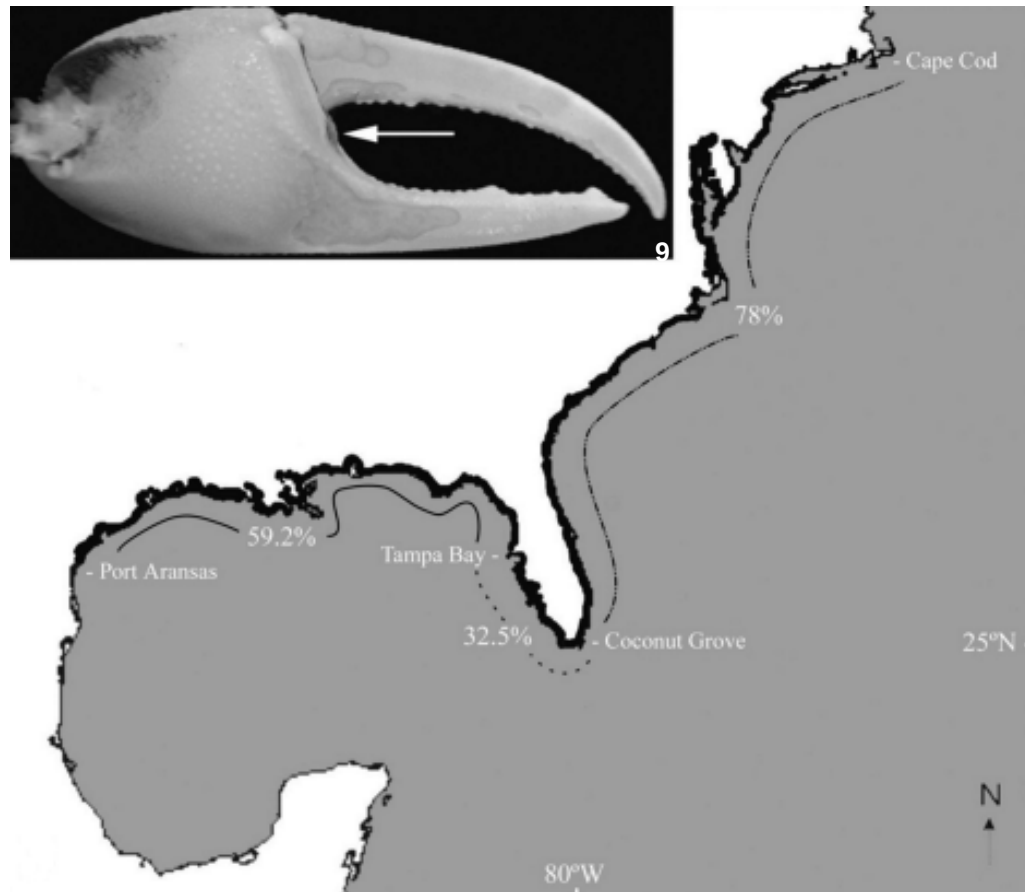
Ocypoda pugilator Bosc, 1802: 197.

Gelasimus pugilator Le Conte, 1855: 403; Stimpson, 1859: 62 in part; Smith, 1870: 137 in part; Kingsley, 1880: 150 in part; Ives, 1891: 192.

Uca pugilator Ortmann, 1897: 352 in part; Rathbun, 1900: 585; 1918: 400 in part; Salmon & Stout, 1962: 15; Crane, 1975: 223; Salmon *et al.*, 1978: 252; Barnwell & Thurman, 1984: 40. *Gelsimus pugilator*: Hyman, 1920: 485.

Type locality: "Caroline", United States. Type not extant.

Material examined: 734 males; 253 females; 14 ovigerous females. United States, Massachusetts: (USNM 32481, 2m, 1f); Cape Cod (USNM 143599, 1m); Barnstable Co., Cape Cod, First Encounter Beach (AMNH 14756, 31m, 2f); (AMNH 14737, 46m, 8ovf); Wellfleet, Light Island (AMNH 14701, 39m); New York: Long Island (USNM 43356, 1m); Easthampton, (AMNH 2405, 7m, 2f); Nassau Co., Oyster Bay (USNM 138635, 15m, 7f); Brooklin Kings Co., near Coney Island, Plum Beach (AMNH 14754, 3m, 5f); New York harbor (AMNH 55, 2m); Cartest Co., Beaufort, W of Davis Fish Co. (AMNH 14763, 3m, 33f); Virginia: Smith's Island (USNM 74453, 20m, 14f, 2ovf); Lynnhaven Bay (USNM 55553, 13m, 10f, 1ovf); North Carolina: Beaufort (USNM 71316, 2m, 1f); Morehead City (USNM 22184, 3m, 3f); Carteret Co. (AMNH 14734, 26m); (AMNH 14748, 44m); (AMNH 14772, 16m); South Carolina: (USNM 17186, 23m, 8f); (USNM 17187, 4m, 2f); (USNM 17188, 5m, 5f); Kendal (USNM 22280, 8m, 5f); Georgia: Liberty Co., St. Catherines Island (AMNH 17633, 9m, 1f); (AMNH 17745, 3m); (AMNH 17658, 5m, 2f); (AMNH 17744, 4m); (AMNH 17639, 3m); McQueen Inlet, N from South Beach (AMNH 17746, 3m); (AMNH 17747, 3m); Cracker Tom Hammock (AMNH 17748, 2m, 3f); Florida: Matanzas River, (USNM 99904, 9m, 6f); St Augustine, St Johns Co., Johnson's Fish Camp (AMNH 14784, 36m); Crescent beach (AMNH 14761, 47m, 5f); Flagler Co., Flagler Beach Bridge (AMNH 14751, 5m, 3f); (AMNH 14773, 4m, 8f); Volusia Co., New Smyrna Beach (AMNH 14764, 53m, 3f); Shilon and Cocoa (AMNH 8669 part, 4m, 2f); Ponce Park (USNM 39193, 1m); Indian River (USNM 170171, 5m, 1f, 3ovf); (USNM 170172, 7m, 3f); Boca Raton (AMNH 16210, 1m); Fort Lauderdale (USNM 138636, 2m, 2f); Miami (AMNH 3014, 5m, 2f); Coral Gables (USNM 76118, 1m); Coconut Grove (USNM 48924, 7m, 3f); Key West (USNM 18552, 2m); Cape Sable Creek, (USNM 15254, 13m, 18f); Marco (USNM 71254, 1m, 3f); (USNM



Figures 9-10. (9) Major chela of *U. pugilator* with gape pile (arrow). (10) Percentage of specimens of *U. pugilator* with gape pile along its area of occurrence.

6964, 21m, 8f); (USNM 15252, 2m, 1f); Punta Rasa (USNM 6435, 33m, 10f); Punta Gorda (AMNH 2600, 1m); (AMNH 2886, 2m, 2f); (AMNH 2631, 3m, 1f); Seven Oaks (AMNH 2389, 2m); Pine Key (USNM 6440, 40m, 7f); Tampa Bay, St. Petersburg (USNM 75579, 21m, 9f); Tampa Bay (USNM 55548, 1f); Clearwater (USNM 3276, 7m, 11f); Cedar Keys (USNM 6412, 25m, 25f); Spring Creek (USNM 65772, 2m, 2f); Franklin Co., St. Andrews Bay (AMNH 16331, 4m, 4f); Panacea (USNM 125578 part, 3m); Panama City, Bay Co. (AMNH 16374, 2m, 1f); (AMNH 16381, 1f); (AMNH 16336, 4m, 2f); Pensacola (USNM 180190, 1m, 1f); Alabama: Mobile Co., Bayou la Batre, Point Aux Pins (AMNH 9030 part, 1m); Louisiana: Breton Island (USNM 64084, 3m, 1f); Chandelleur (USNM 92430, 2m, 4f); Texas: Port Aransas (USNM 104738, 1m). Bahamas: Andros Island (AMNH 2406, 1m, 1f). West Indies, Dominican Republic: Santo Domingo (AMNH 2555, 4m, 1f).

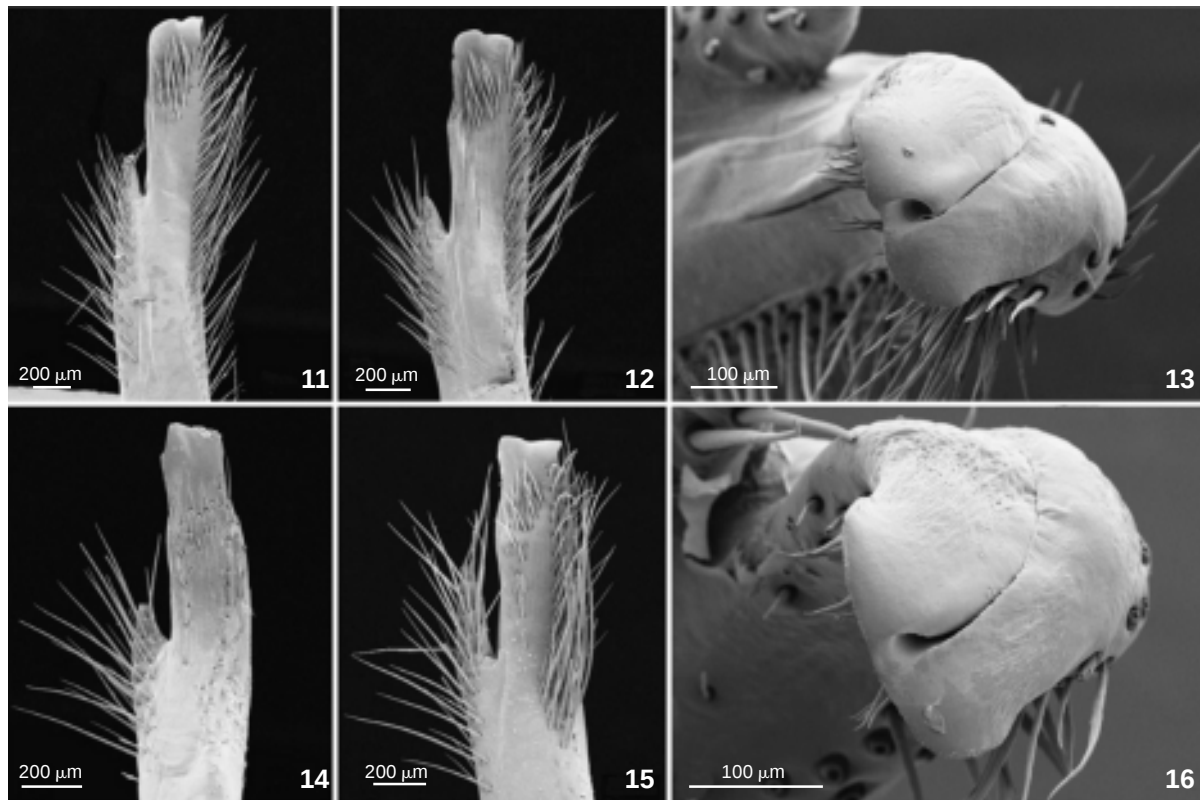
Morphological variations

Regarding the differences between *U. panacea* and *U. pugilator* pointed out by BARNWELL & THURMAN (1984), some examined specimens of *U. panacea* present small tubercles on dorsal margin of carapace as in *U. pugilator* (Figs 1 and 2), as well

as the branchial chamber, which is depressed relative to the central gastric region. Moreover, BARNWELL & THURMAN (1984) pointed out that a purple pigment spot may occur anterior to the H-form depression on the carapace of *U. pugilator* and not in *U. panacea*. However, this character is only good for live or recently preserved specimens, given that it does not persist in 70% ethanol. This pigment spot is easily confounded with another pigment present on the dorsal margin of carapace called gnathobases attachment, which may occur in both species. In 45% of the *U. pugilator* specimens examined, gnathobases attachment is absent (Figs 3-6).

The tubercles on the anterior surface of merus on the major side of first ambulatory in *U. pugilator* are less numerous compared to those in *U. panacea* (Figs 7 and 8). These tubercles are a diagnostic character between the species, confirming the previous statement by BARNWELL & THURMAN (1984).

Some *U. pugilator* specimens possess a gape pile in the major cheliped (Fig. 9). The major chela was absent in 53 of the 734 males examined; so, in 681 males with major chela examined, the pile was present in 442 specimens (65%), and in



Figures 11-16. Scanning electron micrographs of the right gonopods of *U. panacea* (11-13) and *U. pugilator* (14-16). (11) USNM 150098, paratype, Panacea, Florida, carapace width 16.5 mm; (12-13) USNM 180188, Mexico, Laguna La Mancha, carapace width 18 mm; (14) USNM 55553, United States, Virginia, carapace width 16 mm; (15) USNM 6440, United States, Pine Key, Florida, carapace width 23 mm; (16) USNM 17186, United States, South Carolina, carapace width 15.5 mm.

239 (35%) the pile was absent. Considering the areas of occurrence of both species (Fig. 10), along the US Atlantic coast, where *U. panacea* is absent, 358 out of 485 specimens examined had the pile (78%). Of the *U. pugilator* examined from south of Tampa Bay, 39 out of 120 (32.5%) had pile present. In the sympatric area (north of Tampa Bay) the pile was present in 45 out of 76 specimens examined (59.2%).

The females of both species have the dorsal region of carapace granulated. Females of *U. pugilator* bear large tubercles on the antero-lateral region, as previously observed by BARNWELL & THURMAN (1984). However, some of *U. panacea* females have tubercles on the dorsal region of carapace very similar to those of *U. pugilator*. Reliable distinction between single preserved females of these two species remains a difficult task.

SEM analysis of the gonopod

The SEM analysis has revealed that the distance from the base of the sub-terminal thumb to the tip of the gonopod in *U. panacea* is shorter than *U. pugilator*, as well as the thumb itself as observed by BARNWELL & THURMAN (1984). The length of the sub-terminal thumb in *U. panacea* is approximately one third

of the length from the tip of the gonopod to the sub-terminal thumb base, whereas in *U. pugilator* the length is about half. However, when small specimens are analyzed, this difference is negligible (Figs 11 and 14). Thus, this is a very slight difference, being most conspicuous in large specimens (Figs 12 and 15), as also observed by BARNWELL & THURMAN (1984). We examined in detail the tip of the gonopod of both species and found no apparent differences (Figs 13 and 16). In contrast to the drawings provided by NOVAK & SALMON (1974), our analysis has revealed no differences on the curvature of the appendage.

DISCUSSION

Among the Gulf of Mexico fiddler crab species, *U. pugilator* and *U. panacea* are a typical case of cryptic species; although live specimens are clearly distinguishable by differences in color and behavior, only slight morphological differences separate these two species (MAYR 1963, Dr M. SALMON 2007, pers. comm.). According to M. SALMON (pers. comm.) the species occupy different niches and are sufficiently different in their courtship behavior to avoid any interbreeding. Hybrids of the species are

not known. When the two species were forced to interbreed in laboratory by isolating males of one species with females of the other, most of the larvae died and those that survived were apparently infertile (SALMON *et al.* 1978).

However, according to VON HAGEN (1980), “nobody can fully estimate the degree of intra-specific variation of e.g. sound production in *Uca*, it is necessary to centre on morphological characters, the variations of which are far better known in many cases.” The failure to account for intraspecific variation, allied to the inability of taxonomists to reach agreement about the status of some forms and the limitations of working with small number of specimens, sometimes poorly preserved (BARNWELL & THURMAN 1984), has been responsible for the description of non-valid species in recent years (e.g. *U. virens* Salmon & Atsades, 1968, *U. pavo* George & Jones, 1982).

The discovery of new reliable diagnostic morphological characters in *Uca* species has helped to solve previously contested taxonomic status among some species, such as between *Uca pugnax* (Smith, 1870) and *U. rapax* (Smith, 1870) (TASHIAN & VERNBERG 1958); *U. minax* (LeConte, 1855) and *U. longisignalis* Salmon & Atsades, 1968 (THURMAN 1982); *U. virens* and *U. rapax* (VON HAGEN 1976, 1980). Some species have been restored to specific rank, such as *U. speciosa* (Ives, 1891) and *U. spinicarpa* Rathbun, 1900 originally assigned by RATHBUN (1918).

In addition to the morphological differences pointed out by BARNWELL & THURMAN (1984) between *U. panacea* and *U. pugilator*, the presence of gape pile was found in some *U. pugilator* specimens. However, it is important to keep in mind that presence/absence of gape pile is a variable character, and was only present in 65% of *U. pugilator* examined. CRANE (1975) speculated that the gape pile serves as a kind of buffer during the combat, masking noise or tactile sensations that might interfere with stimuli resulting from the rubbing of the gape tubercles along the predactyl ridges of the opponent. This kind of combat, named pregape-rub, was clearly observed three times, only in *U. pugilator* (CRANE 1975). The absence of gape pile in some specimens may be because the pile is fragile and easily dislodged, thus its occurrence is not specially mentioned in the systematic descriptions (CRANE 1975). Therefore, the pile could not be considered a reliable diagnostic character. On the other hand, this variable character may be useful in species identification.

The increase in the use of new morphological characters has been important to taxonomists in distinguishing very similar species, mainly regarding the *Uca* species from Gulf of Mexico, where many closely related species are found (BARNWELL & THURMAN 1984, ROSENBERG 2001, BEILINCH & VON HAGEN 2006).

The differences in gonopod morphology are useful only when large specimens are compared. Moreover, it is necessary to examine large series of specimens of several sizes to proceed to a confident distinction between these fiddlers based on gonopod morphology. VON HAGEN (1980) was unable to distinguish between the gonopods of the holotype of *U. panacea* and

U. pugilator, probably because he examined specimens of *U. pugilator* of similar size of the holotype of *U. panacea* (approximately 16 mm of carapace width). At this size the differences in gonopod morphology are negligible.

In conclusion, the intraspecific variations found by us in preserved specimens of *U. pugilator* and *U. panacea*, as well as the additional morphological character in *U. pugilator*, allied to the SEM images of gonopods of both species, could help in identification of preserved specimens and avoidance of confusion between these two species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We especially thank Rafael Lemaitre and Mark Siddall for the facilities given to the first author for the revision of *Uca* species deposited in the collection at the Smithsonian Institution, Washington DC and American Museum of Natural History, New York, respectively; Scott Whittaker (USNM Image Laboratory) for the invaluable help with the SEM analysis at the NMN History's SEM laboratory and Alexandre Almeida (DCB/UESC), for his usual support. L.E.A. Bezerra thanks PROPESQ/UFPE for the provision of a PhD scholarship and CAPES for the provision of a travel grant to visit collections abroad. P.A. Coelho thanks CNPQ for a provision of research productivity scholarship. Special thanks to T. Chad Walter, USNM, for the suggestions, criticisms and revision of written English language and C. Thurman (University of Northern Iowa), for criticisms and suggestions.

LITERATURE CITED

- BARNWELL, F.H. & C.L. THURMAN. 1984. Taxonomy and biogeography of the fiddler crabs (Ocypodidae: Genus *Uca*) of the Atlantic and Gulf coasts of eastern North America. *Zoological Journal of the Linnean Society* 81: 23-87.
- BEILINCH, B. & H.O. VON HAGEN. 2006. Material for a more stable subdivision of the genus *Uca* Leach. *Zoologische Mededelingen* 80: 9-32.
- BOSC, L.A.G. 1802. *Histoire naturelle des crustacés, contenant leur description et leur moeurs; avec figures dessinées d'après nature*. Paris, Deterville, vol. 1.
- CRANE, J. 1975. *Fiddler crabs of the world (Ocypodidae, Genus Uca)*. Princeton University Press, XXIII+736p.
- FELDER, D.L.; K.R. RAO & M. FINGERMAN. 1971. A female-limited lipoprotein and diversity of hemocyanin components in the dimorphic variants of the fiddler crabs, *Uca pugilator*, as revealed by disc electrophoresis. *Comparative Biochemistry Physiology* B 39: 291-297.
- FELGENHAUER, B.E. 1987. Techniques for preparing crustaceans for scanning electron microscopy. *Journal of Crustacean Biology* 7 (1): 71-76.
- FINGERMAN, M. 1956. Phase difference in the tidal rhythms of color change of two fiddler crabs. *Biological Bulletin* 110: 274-290.

- FINGERMAN, M. 1957. Relation between position of burrows and tidal rhythm of *Uca*. **Biological Bulletin** 112: 7-20.
- GEORGE, R.W. & D.S. JONES. 1982. A revision of the fiddler crabs of Australia (Ocypodinae: *Uca*). **Record of the Western Australian Museum** 14 (Suppl.): 1-99.
- HYMAN, O.W. 1920. The development of *Gelasimus* after hatching. **Journal of Morphology** 33: 485-501.
- IVES, J.E. 1891. Crustacea from the northern coast of Yucatan, the harbor of Vera Cruz, the west coast of Florida and the Bermuda Islands. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 43: 176-207.
- KINGSLEY, J.S. 1880. Carcinological notes, No. II. – Revision of the Gelasimi. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 20: 135-155.
- LECONTE, J. 1855. On a new species of *Gelasimus*. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 7: 402-403.
- MAYR, E. 1963. **Animal species and evolution**. Cambridge, Harvard University Press, 797p.
- NOVAK, A. & M. SALMON. 1974. *Uca panacea*, a new species of fiddler crabs from the Gulf coast of the United States. **Proceeding of the Biological Society of Washington** 87 (28): 313-326.
- ORTMANN, A. 1897. Carcinologische Studien. **Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere** 7: 683-772.
- PAWLIK, J.; R. LEWIS & F.H. BARNWELL. 1980. Different mechanism of sound production in two closely related species of fiddler crabs. **American Zoologist** 20: 957.
- POWERS, L.W. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. **Contributions in Marine Science** 20 (Suppl.): 1-190.
- RAO, K.R. & M. FINGERMAN. 1968. Dimorphic variants of the fiddler crab *Uca pugilator* and their chromatophore responses. **Proceeding of the Louisiana Academy of Sciences** 31: 27-39.
- RATHBUN, M.J. 1900. Synopses of North-American invertebrates, XI. The catometopus or grapsoid crabs of North America. **American Naturalist** 34: 583-592.
- RATHBUN, M.J. 1918. The grapsoid crabs of America. **Bulletin of the United States National Museum** 97: 1-461.
- ROSENBERG, M.S. 2001. The systematic and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the Genus *Uca*. **Journal of Crustacean Biology** 21 (3): 839-869.
- SALMON, M. & J.F. STOUT. 1962. Sexual discrimination and sound production in *Uca pugilator* Bosc. **Zoologica** 47 (3): 15-20.
- SALMON, M. & S.P. ATSAIDES. 1968. Behavioral, morphological and ecological evidence for two new species of fiddler crabs (Genus *Uca*) from the Gulf coast of the United States. **Proceedings of the Biological Society of Washington** 81: 275-289.
- SALMON, M. & G.W. HYAT. 1979. The development of acoustic display in fiddler crab *Uca pugilator*, and its hybrids with *Uca panacea*. **Marine Behaviour and Physiology** 6: 197-209.
- SALMON, M.; G. HYATT; K. MCCARTHY & J.D. COSTLOW JR. 1978. Display specificity and reproductive isolation in the fiddler crabs, *Uca panacea* and *U. pugilator*. **Zeitschrift für Tierpsychologie** 48: 251-276.
- SELANDER, R.K.; W.E. JOHNSON & J.C. AVISE. 1971. Biochemical population genetics of fiddler crabs (*Uca*). **Biological Bulletin** 141: 402.
- SMITH, S.I. 1870. Ocypodoidea. Notes on American Crustacea. No. I. **Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Science** 2: 113-176.
- STIMPSON, W. 1859. Notes on North American Crustacea. No. I. **Annals of the Lyceum of Natural History of New York** 7: 49-93.
- TASHIAN, R.E. & F.J. VERNBERG. 1958. The specific distinctness of the fiddler crabs *Uca pugnax* (Smith) and *Uca rapax* (Smith) at their zone of overlap in northeastern Florida. **Zoologica** 43: 89-92.
- THURMAN, C.L. 1982. On the distinctness of the fiddler crabs *Uca minax* (LeConte) and *Uca longisignalis* Salmon and Atsides in their region of sympatry. **Crustaceana** 43: 37-50.
- VON HAGEN, H.O. 1976. Review: Jocelyn Crane, Fiddler Crabs of the World. **Crustaceana** 31: 221-224.
- VON HAGEN, H.O. 1980. A key to "x-species" of North American fiddler crabs (Genus *Uca*). **Zoologische Mededelingen** 55: 87-96.

Submitted: 11.VIII.2008; Accepted: ???.2009.

Editorial responsibility: Marcos Tavares

Apêndice III

Redescription of the fiddler crab *Uca (Leptuca) spinicarpa* (Decapoda: Ocypodidae)

Redescription of the fiddler crab *Uca (Leptuca) spinicarpa* (Decapoda: Ocypodidae)

Luis Ernesto Arruda Bezerra* & Petrônio Alves Coelho

*Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, Departamento de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco (Avenida da Arquitetura, S/N, 50740-550, Recife, Pernambuco, Brazil). *Corresponding author: e-mail: luiseab@gmail.com*

Abstract - The fiddler crab *Uca spinicarpa* was presented by M. J. Rathbun; however, no original description or figures were provided. The species was presented in a key and the registration number of the type material mentioned. Thus, a redescription and figures of this species based on a specimen from the type locality are provided herein. Additional morphological characters based on specimens deposited in the National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), Washington, DC and in the American Museum of Natural History, New York City, as well as remarks regarding its geographic distribution are also provided.

Key-words: Genus *Uca*, taxonomy, description, morphological characters, geographic distribution.

Resumo – REDESCRIÇÃO DO CARANGUEJO *UCA SPINICARPA* (DECAPODA: OCYPODIDAE). O caranguejo *Uca spinicarpa* foi apresentado por M.J. Rathbun em uma chave de identificação, juntamente com o número de tombo do tipo, mas sem nenhuma descrição ou figuras. O exemplar tipo encontra-se muito estragado, com apenas um grande quelípodo em boas condições. Com isso, a redescritção dessa espécie é apresentada, assim como figuras, baseadas em um espécime coletado na localidade tipo. Caracteres morfológicos adicionais baseados em exemplares depositados no National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), Washington, DC e no American Museum of Natural History, New York City, assim como comentários com respeito a distribuição geográfica dessa espécie também são apresentados.

Palavras Chave: Gênero *Uca*, taxonomia, descrição, caracteres morfológicos, distribuição geográfica.

The fiddler crab *Uca spinicarpa* was described by Rathbun (1900) in her Synopsis of North American invertebrates; however, she did not provide the description or figures of this species. The species was presented in a key and the registration number of the type material is provided. Later, RATHBUN (1918) in her monograph on “Grapsoid” crabs of America, presented a diagnosis of this species. CRANE (1975) considered *U. spinicarpa* a subspecies of *U. speciosa* therefore, no description of *U. spinicarpa* was provided. BARNWELL & THURMAN (1984), studying the systematic and biogeography of fiddler crab from Gulf of Mexico, provided only supplementary characters from those of RATHBUN (1918) and FELDER (1973); however, the later author mentioned *U. spinicarpa* only in a key of identification. The type series of *U. spinicarpa*, which is deposited in the National Museum of Natural History (USNM), was found to be completely decomposed. Only one major chela remains in good conditions with the original 2 males and 1 female syntypes. Additional material deposited in the USNM consists of 14 lots, one of these from the type-locality, Galveston, Texas. As this additional material is in good condition and since an original description was not provided, a redescription is herein provided based on a male specimen, as well as comments based on additional material deposited in the National Museum of Natural History (USNM) and in the American Museum of Natural History (AMNH).

Uca spinicarpa RATHBUN, 1900

(Fig 1a, b; Plate 1)

Uca spinicarpa Rathbun, 1900: 586.

Uca spinicarpa Rathbun, 1918: 411 in part; Felder, 1973: 83; Salmon *et al.*, 1979; Barnwell & Thurman, 1984: 48; Abele & Kim, 1986: 708; Thurman, 1987; Raz-Guzman & Sánchez, 1992: 36; Rosenberg, 2001.

Uca speciosa Buitendijk, 1950: 279; Fingerman, 1956.

Uca speciosa spinicarpa Crane, 1975: 238.

Type-locality: United States, Texas, Galveston

Redescription based on 1 male USNM 82110, United States, Texas, Galveston.

Measurements: Carapace width: 16.5 mm; Carapace length: 11.2 mm; Propodus: 25.2 mm; Pollex: 14.9 mm; Dactyl: 18.1 mm

Material examined: 21 males (m) and 8 females (f). United States: Florida, Escambia County (USNM 180203, 1m); Alabama, Mobile County, Mobile Bay (USNM 180204, 1m, 1f); Dauphin Island (AMNH 14265, 2m 2f); Mississippi, Biloxy (USNM 73419, 3m) (USNM 101103, 3m, 1f) (USNM 90305, 1m, 1f); Mississippi, Ocean Springs (180205, 1m, 1f); Texas, Matagorda Peninsula, Colorado River (USNM 180206, 1m); Cameron County, Boca Chica, Rio Grande (USNM 180208, 1m, 1f); Nueces County, Corpus Christi Bay (USNM 180207, 1m, 1f); Mexico: Tabasco, Puerto Ceiba, Mouth of Rio Seco (USNM 180209, 1m, 1f); Rio Grijalva (USNM 180210, 1m); Tampico (USNM 139174, 2m); Veracruz, Mouth of Rio Atoyac (USNM 171534, 1m, 1f).

Male redescription. *Carapace*: Front wide, contained about 3 to 3.5 times in carapace breadth. Orbits straight; dorsal margin of carapace finely granulate, with sparse pile on H-form depression. Antero-lateral angles acute, antero-lateral margins long, straight, slightly convergent, angling sharp into dorso-lateral margins which are moderately short and convergent. Eyebrow moderately broad, breadth about the half of diameter of adjacent part of depressed eyestalk, lower margin beaded. Suborbital crenellations well developed throughout, formed by small, close-set tubercles on inner margin, increasing

in size and becoming more separated near outer orbital margin. Row of setae running immediately above and below suborbital crenellations. Upper pair of postero-lateral stria long. All abdominal segments distinct, not fused. Pleonal clasping or lock apparatus present.

Major cheliped: Antero-dorsal margin of carpus straight, arched near distal end, with small serrations, with pile distally, near the point of articulation with carpus. Upper margin of carpus covered by pile, antero-dorsal margin with blunt tubercles; inner margin with well developed tubercle near distal end. Upper margin of outer manus moderately flattened, with pile; entire surface smooth, except by small tubercles on upper margin and finely granulations proximally, near articulation with carpus. Oblique tuberculate ridge on palm higher at apex, continuing upward along carpal cavity, distal end formed by very small tubercles. Carpal cavity deeply, with pile covering the upper carina. Oblique pre-dactyl tuberculate ridge formed by moderately, well separated tubercles, continuing downward along outer margin of pollex. Pollex and dactyl longer than manus, the former straight, with one tooth in halfway to its tip, the last oblique, strongly curved down on tip. Gape pile absent.

Minor cheliped: Merus slender, dorsal margin convex, with a tuft of 3-4 long setae on antero-lateral margin distally. No tubercles on carpus. Gape narrow than pollex; fingers with small serrations on two distal third, not in contact; tip of pollex and dactyl with very few hairs.

Ambulatories: Merus moderately slender, both dorsal and ventral margins almost straight. First two ambulatories with pile distally on dorsal margin of carpus and proximally on dorsal margin of manus on major side (the third leg is absent in this specimen); only traces of pile distally on dorsal margin of carpus of second ambulatory on minor side. No modification on anterior surface of first ambulatory.

Gonopod: Inner process with base relatively narrow, its tip not nearly reaching pore; thumb moderately short, arising closer to base of flange, with its tip almost reaching flange.

Remarks: *Uca spinicarpa* is unique among the American species of the genus that the pile is present on ambulatories on the major side, as well as in the major cheliped, being almost absent to absent on minor side. The analysis of additional material deposited in the USNM and in the AMNH has been revealed that pile is present on the first three ambulatories on major side, being completely absent on fourth and on all legs of minor side. In three males examined (USNM 73419, 139174, and 180205) traces of pile on ambulatories on minor side were found. In females, pile on dorsal margin of carapace as well as on ambulatories is completely absent; the suborbital crenellations on the inner margin is more separated than in males and merus of ambulatories are broader than in males, with dorsal and ventral margins with small serrations; tubercle on gonopore is absent. *Uca spinicarpa* can be easily distinguished from *U. speciosa* in that the latter has plentiful pile on ambulatories and on dorsal margin of carapace in both sexes and in females the presence of a small tubercle on the gonopore (CRANE 1975: 238).

The decision of CRANE (1975) to reduce *U. spinicarpa* and *U. speciosa* to subspecies is unwarranted for the several morphological differences by which the two forms could be distinguished (CRANE 1975: 238, 239), by the high values for genetic distance between the two species found by SALMON *et al.* (1979) and also by morphological and ecological characteristics that separated these two well-diverged species (HEARD 1977; BARNWELL & THURMAN, 1984; FELDER & STATON, 1994). Moreover, according to VON HAGEN (1976; 1980) there are reasons to doubt the Crane's subspecies concept in general, and most of her subspecies were treated as species by subsequent authors.

Uca spinicarpa ranges from western coast of Florida, United States to Laguna de Términos, Campeche, Mexico (BARNWELL & THURMAN 1984; RAZ-GUZMAN & SÁNCHEZ 1992). RATHBUN (1918) reported *U. spinicarpa* from Kingston Harbor, Jamaica (USNM 22313, 1m) and to Mamanguape, Paraíba, Brazil (USNM 25700, 1m) but CRANE (1975) examined the material and concluded to be the allopatric species *U. cumulanta*. Two males and 1 female deposited in USNM identified by M.J. Rathbun as *U. spinicarpa* from Paquetá, Rio de Janeiro, Brazil (USNM 71171, 2m, 1f) were found by us and are, also, *U. cumulanta*. Thus, the range of *U. spinicarpa* in Western Atlantic is apparently confined to the Gulf of Mexico coast.

Acknowledgements

We especially thank Dr. Rafael Lemaitre and Dr. Mark Siddall for the facilities provided to the first author for the revision of *Uca* species deposited in the collection at the Smithsonian Institution, Washington DC and American Museum of Natural History, New York City, respectively; and Prof. Alexandre Almeida (DCB/UESC), for his usual support. L.E.A. Bezerra thanks PROPESQ/UFPE for the provision of a PhD scholarship and CAPES for the provision of a travel grant to visit collections abroad. P.A. Coelho thanks CNPQ for a provision of research productivity scholarship. Special thanks to T. Chad Walter, USNM, for the suggestions, criticisms and revision of written English language.

Literature Cited

- BARNWELL, F.H. & C.L. THURMAN. 1984. Taxonomy and biogeography of the fiddler crabs (Ocypodidae: Genus *Uca*) of the Atlantic and Gulf coasts of eastern North America. **Zoological Journal of the Linnean Society** 81: 23– 87.
- CRANE, J. 1975. **Fiddler crabs of the world (Ocypodidae, Genus Uca)**. Princeton University Press, XXIII+736p.
- FELDER, D.L. 1973. An annotated key to crabs and lobsters (Decapoda, Reptantia) from coastal waters of the northwestern Gulf of Mexico. Publication number LSU-SG-73-02 of the Center for wetlands Resources, Louisiana State University, Baton Rouge, 103p.
- FELDER, D.L. & J.L. STATON. 1994. Genetic differentiation in trans-floridian species complexes of *Sesarma* and *Uca* (Decapoda: Brachyura). **Journal of Crustacean Biology** 14(2): 191-209.
- FINGERMAN, M. 1956. Phase difference in the tidal rhythms of color change of two fiddler crabs. **Biological Bulletin** 110: 274– 290.
- HEARD, R. 1977. Review: Jocelyn Crane, fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus *Uca*. **Northeast Gulf Science** 1: 52-53.
- RATHBUN, M.J. 1900. Synopses of North-American invertebrates, XI. The catometopus or grapsoid crabs of North America. **American Naturalist** 34: 583– 592.
- RATHBUN, M.J. 1918. The grapsoid crabs of America. **Bulletin of the United States National Museum** 97: 1– 461.
- ROSENBERG, M.S. 2001. The systematic and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the Genus *Uca*. **Journal of Crustacean Biology** 21(3): 839– 869.

- RAZ-GUZMAN, A. & A.J. SÁNCHEZ. 1992. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Braquiura) de Laguna de Términos, Campeche. **Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Serie Zoología** 63(1): 29-45.
- SALMON, M.; S.D. FERRIS; D. JOHNSTON; G. HYATT & G.S. WHITT. 1979. Behavioral and biochemical evidence for species distinctiveness in the fiddler crabs, *Uca speciosa* and *Uca spinicarpa*. **Evolution** 33: 182– 191.
- THURMAN, C.L. 1987. Fiddler crabs (Genus *Uca*) of eastern Mexico (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). **Crustaceana** 53(1): 94-105.
- VON HAGEN, H.O. 1976. Review: Jocelyn Crane, Fiddler Crabs of the World. **Crustaceana** 31: 221– 224.
- VON HAGEN, H.O. (1980) A key to “x-species” of North American fiddler crabs (Genus *Uca*). **Zoologische Mededelingen** 55: 87– 96.

Figure captions

Figure 1. *Uca spinicarpa* Rathbun, 1900, male (USNM 82110). A. Dorsal view of carapace; B. Major cheliped.

Plate 1. *Uca spinicarpa* Rathbun, 1900. A, dorsal view of carapace; B, frontal view of carapace; C, D, Major cheliped; E, F, Minor cheliped. Male (USNM 82110), Galveston, Texas, Carapace Width 16.5 mm.

Figure 1

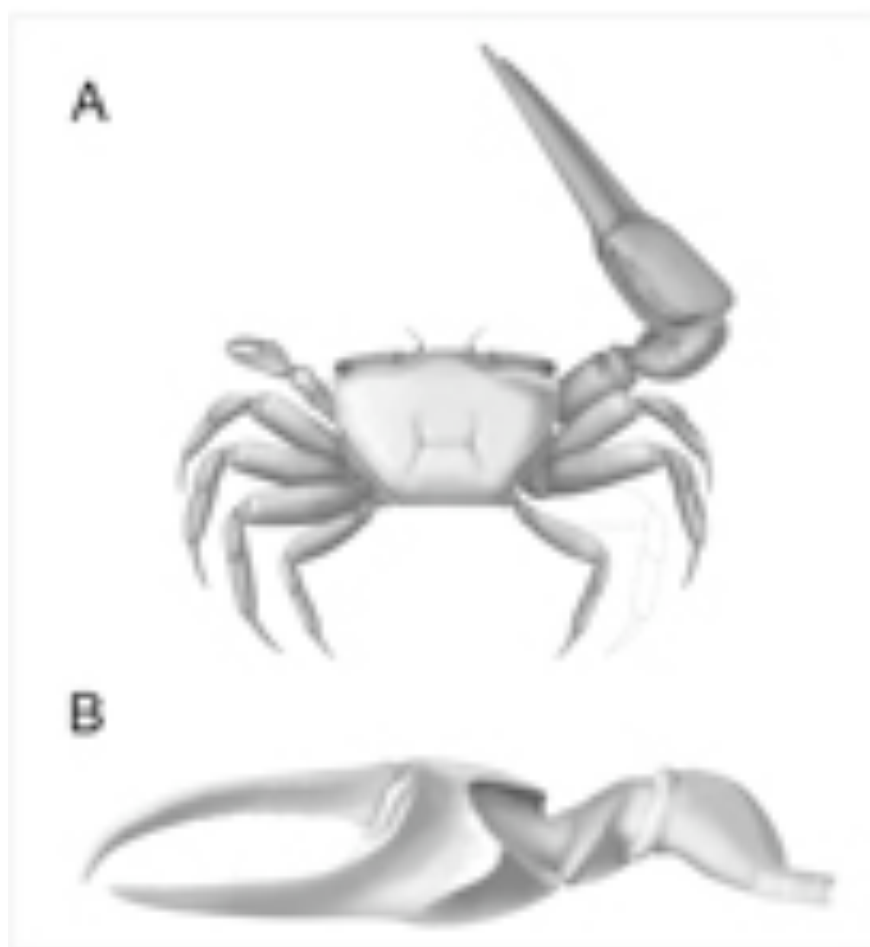
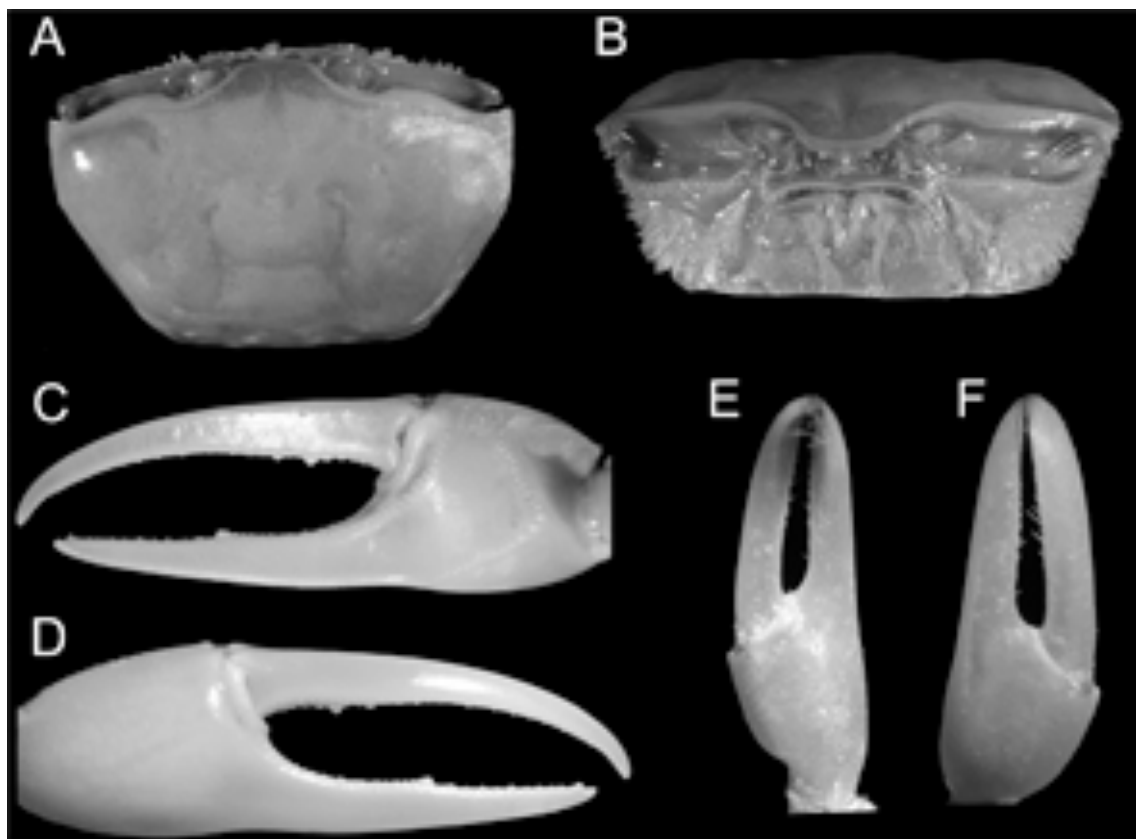


Plate 1



Apêndice IV

Lista de caracteres utilizados na análise filogenética

-
1. Região epibrânquial sem (0) ou com (1) pubescência aveludada.
 2. Região epibrânquial sem (0) ou com (1) cerdas.
 3. Cerdas da região epibrânquial são esparsas (0) ou numerosas (1).
 4. Região epibrânquial sem (0) ou com (1) tubérculos.
 5. Carena da região epibrânquial abaixo da órbita sem (0) ou com (1) tubérculos.
 6. Antenas longas (0) ou curtas (1).
 7. Flagelos antenulares escondidos abaixo da fronte (0) ou não escondidos (1).
 8. Brânquia do 3º maxilípodo larga, com muitos estratos (0) ou pequenas e não estratificadas (1) (Crane, 1975).
 9. Cerdas em forma de colher do 2º maxilípodo sem (0) ou com (1) um processo basal (Crane, 1975).
 10. Quelípodos altamente dimórficos encontrados apenas nos machos (0) ou em ambos os sexos (1).
 11. Isquio do quelípodo menor sem (0) ou com (1) um tubérculo grande na porção distal da superfície anterior.
 12. Tubérculo grande ausente (0) ou presente (1) na margem póstero-ventral do ísquio do quelípodo menor.
 13. Superfície posterior do mero do quelípodo menor sem (0) ou com (1) uma linha longitudinal de tubérculos acima da margem póstero-ventral (Crane, 1975; George & Jones, 1982).
 14. Superfície posterior do mero do quelípodo menor arredondada (0) ou achatada (1) (Crane, 1975).
 15. Dátilo do quelípodo menor mais curto/igual (0) ou mais longo (1) que a palma (Crane, 1975).
 16. Hiato do quelípodo menor mais curto que a metade do comprimento do dátilo (0), entre a metade e o exato comprimento do dátilo (1) ou mais longo que o comprimento do dátilo (2).
 17. Pólex do quelípodo menor sem (0) ou com (1) um dente.
 18. Dátilo do quelípodo menor sem (0) ou com (1) um dente.
 19. Pólex do quelípodo menor sem (0) ou com (1) uma carena ao longo da margem ventral.
 20. Dátilo do quelípodo menor sem (0) ou com (1) uma carena ao longo da margem dorsal.
 21. Hiato do quelípodo menor sem (0) ou com (1) serrilhações (George & Jones, 1982; von Hagen & Jones, 1989).
 22. Serrilhações do quelípodo menor pequenas e similares em tamanho (0) ou grandes e desiguais (1) (Crane, 1975).
 23. Região distal do quelípodo menor em forma de pinça (0) ou em forma de colher (1) (Collins *et al.*, 1984).
 24. Quelípodo maior presente nos dois lados em aproximadamente 50% da população (0) ou predominantemente (mais de 80%) no lado direito (1).
 25. Isquio do quelípodo maior sem (0) ou com (1) linha estridulatória.
-

-
26. Isquio do quelípodo maior sem (0) ou com (1) um grande tubérculo na porção distal da margem ventral anterior.
 27. Margem ântero-ventral do mero do quelípodo maior sem (0) ou com (1) tubérculos.
 28. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior sem (0) ou com (1) tubérculos (Crane, 1975).
 29. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior sem (0) ou com (1) um dente distal (Jones & Morton, 1994).
 30. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior sem (0) ou com (1) uma margem convexa (Crane, 1975).
 31. Margem ântero-dorsal do mero do quelípodo maior sem (0) ou com (1) uma longa crista (Crane, 1975).
 32. Margem dorsal do mero do quelípodo maior sem (0) ou com (1) pubescência.
 33. Margem ventral do mero do quelípodo maior sem (0) ou com (1) pubescência.
 34. Tubérculo grande ausente (0) ou presente (1) na superfície interna do carpo do quelípodo maior.
 35. Tubérculo grande ausente (0) ou presente (1) na região proximal da margem ântero-dorsal do carpo do quelípodo maior.
 36. Linha vertical de tubérculos ausente (0) ou presente (1) na superfície anterior do carpo do quelípodo maior.
 37. Margem ântero-ventral do carpo do quelípodo maior sem (0) ou com (1) tubérculos.
 38. Carpo do quelípodo maior sem (0) ou com (1) pubescência na margem ventral.
 39. Parte dorsal da cavidade carpal sem (0) ou com (1) pubescência.
 40. Pubescência ausente (0) ou presente (1) no hiato do quelípodo maior.
 41. Face externa da palma sem (0) ou com (1) depressão na base do pólex (George & Jones, 1982).
 42. Face externa da palma lisa (0) ou rugosa (1) (Collins *et al.*, 1984).
 43. Face externa da palma sem (0) ou com (1) carena tuberculada na margem ventral.
 44. Face externa da palma sem (0) ou com (1) carena na porção final externa do dátilo.
 45. Face externa da palma sem (0) ou com (1) carena ventral supramarginal.
 46. Carena ventral supramarginal da face externa da palma se estende até a base do pólex (0) ou bem depois do pólex (1).
 47. Carena ventral supramarginal da face externa da palma sem (0) ou com (1) pubescência.
 48. Armadura da margem ventral da face externa da palma é fraca (0) ou forte (1).
 49. Face externa da palma sem (0) ou com (1) tubérculos.
 50. Face externa da palma com pequeno (0) ou grande (1) tubérculo na superfície superior.
 51. Face externa da palma com pequenos (0) ou grandes (1) tubérculos na porção superior.
 52. Base da palma do quelípodo maior sem (0) ou com (1) carena estridulatória.
 53. Face interna da palma do quelípodo maior sem (0) ou com (1) carena oblíqua.
-

-
54. Carena oblíqua formada por tubérculos pequenos (0) ou grandes (1).
 55. Carena oblíqua termina sem (0) ou com (1) um tubérculo grande.
 56. Tubérculos da carena oblíqua estão dispostos em um única linha (0) ou e várias linhas (1).
 57. Carena oblíqua termina na cavidade carpal (0) ou na margem ventral (1).
 58. Margem dorsal da palma do quelípedo maior sem (0) ou com (1) carena perlada ao longo da cavidade carpal
 59. Carena(s) pré-dactilar paralela (0) ou arqueada (1) (Crane, 1975; Thurman, 1979; von Hagen, 1980).
 60. Palma do quelípedo maior com uma (0) ou duas (1) linhas pré-dactilares.
 61. Palma do quelípedo maior sem (0) ou com (1) depressão na base do pólex.
 62. Depressão da base do pólex linear (0) ou trifida (1).
 63. Palma do quelípedo maior sem (0) ou com (1) carena tuberculada entre a carena oblíqua e o dátilo.
 64. Palma do quelípedo maior sem (0) ou com (1) granulações.
 65. Linha tubercular mediana do pólex do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um grande dente mediano.
 66. Linha tubercular externa do pólex do quelípedo maior sem (0) ou com (1) dente mediano
 67. Linha tubercular mediana do pólex do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um grande dente subdistal.
 68. Linha tubercular externa do pólex do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um grande dente subdistal.
 69. Linha tubercular mediana do pólex do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um dente proximal.
 70. Linha tubercular externa do pólex do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um dente proximal.
 71. Linha tubercular mediana do dátilo do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um dente mediano.
 72. Linha tubercular externa do dátilo do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um dente mediano.
 73. Linha tubercular mediana do dátilo do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um dente subdistal.
 74. Linha tubercular mediana do dátilo do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um grande dente proximal.
 75. Linha de interna de tubérculos do dátilo do quelípedo maior sem (0) ou com (1) um grande tubérculo extra na margem interna do dátilo.
 76. Linha interna de tubérculos do dátilo do quelípedo maior ausente (0) ou presente (1) distalmente.
 77. Linha interna de tubérculos do dátilo do quelípedo maior ausente (0) ou presente (1) proximalmente.
 78. Linha externa de tubérculos do dátilo do quelípedo maior ausente (0) ou presente (1) distalmente.
-

-
79. Linha externa de tubérculos do dátilo do quelípodo maior ausente (0) ou presente (1) proximalmente.
 80. Pólex do quelípodo maior sem (0) ou com (1) um pequeno dente na margem cortante distal (George & Jones, 1982).
 81. Dátilo do quelípodo maior sem (0) ou com (1) um pequeno dente na margem cortante distal (George & Jones, 1982).
 82. Linha interna de tubérculos do pólex do quelípodo maior se estende até a base do dátilo (0) ou além (1).
 83. Linha externa de tubérculos do pólex do quelípodo maior não se inicia (0) ou se inicia (1) na base do dátilo.
 84. Comprimento do dátilo do quelípodo maior é menor ou igual ao comprimento da palma (0), é entre uma ou duas vezes mais longo (1) ou duas vezes ou mais, mais longo que o comprimento da palma (2).
 85. Pólex do quelípodo maior sem (0) ou com (1) uma depressão mediana externa.
 86. Sulco da face externa do pólex do quelípodo maior sem (0) ou com (1) pubescência aveludada.
 87. Sulco da face externa do pólex do quelípodo maior se volta para o centro da base do pólex (0) ou permanece próximo à margem ventral (1).
 88. Dátilo do quelípodo maior sem (0) ou com (1) um sulco externo mediano (George & Jones, 1982).
 89. Dátilo do quelípodo maior sem (0) ou com (1) um sulco externo subdorsal (George & Jones, 1982).
 90. Sulco subdorsal da face externa do dátilo do quelípodo maior curto (1) ou longo(0) (Bairagi & Misra, 1988).
 91. Pólex do quelípodo maior não triangular (0) ou fortemente triangular (1).
 92. Largura do pólex do quelípodo maior igual ou mais largo que o dátilo (0) ou mais estreito que o dátilo (1).
 93. Porção distal do pólex do quelípodo maior é simples (0) ou bifido/trífido (1).
 94. Porção distal do dátilo do quelípodo maior é simples (0) ou bifurcado (1).
 95. Porção distal do quelípodo maior não é (0) ou é (1) em forma de pinça.
 96. Pólex e dátilo do quelípodo maior sem (0) ou com (1) tubérculos fino e agudos.
 97. Pólex do quelípodo maior sem (0) ou com (1) carena marginal ventral.
 98. Pólex do quelípodo maior sem (0) ou com (1) tubérculos na face externa.
 99. Dátilo do quelípodo maior sem (0) ou com (1) tubérculos na face externa.
 100. Face externa do pólex do quelípodo maior sem (0) ou com (1) pequenas depressões (Crane, 1975).
 101. Pits da face externa do pólex do quelípodo maior sem (0) ou com (1) pubescência aveludada.
 102. Patas ambulatórias curtas (0) ou longas (1) (Crane, 1975).
 103. Mero do primeiro par de patas ambulatórias delgado (0) ou largo (1).
 104. Mero do segundo par de patas ambulatórias delgado (0) ou largo (1).
 105. Mero do terceiro par de patas ambulatórias delgado (0) ou largo (1).
-

-
106. Mero do quarto par de patas ambulatórias delgado (0) ou largo (1).
 107. Margem dorsal do mero do segundo par de patas ambulatórias reto (0) ou convexo (1).
 108. Margem dorsal do mero do terceiro par de patas ambulatórias reto (0) ou convexo (1).
 109. Margem dorsal do mero do quarto par de patas ambulatórias reto (0) ou convexo (1).
 110. Superfície anterior da primeira pata ambulatória sem (0) ou com (1) tubérculos (Collins *et al.* 1984).
 111. Linha longitudinal de cerdas ausente (0) ou presentes (1) na superfície anterior do mero da primeira pata ambulatória.
 112. Mero das patas ambulatórias sem (0) ou com (1) tubérculos ou estrias.
 113. Tubérculos da face anterior do própodo do 1º par de patas ambulatórias ausente (0) ou presente (1).
 114. Tubérculos da face anterior do mero do 1º par de patas ambulatórias ausente (0) ou presente (1).
 115. Tubérculos da face anterior do carpo do 1º par de patas ambulatórias ausente (0) ou presente (1).
 116. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no própodo do 1º par de patas ambulatórias.
 117. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no carpo do 1º par de patas ambulatórias.
 118. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no mero do 1º par de patas ambulatórias.
 119. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no carpo do 2º par de patas ambulatórias.
 120. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no própodo do 2º par de patas ambulatórias.
 121. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no mero do 2º par de patas ambulatórias.
 122. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no carpo do 3º par de patas ambulatórias.
 123. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no própodo do 3º par de patas ambulatórias.
 124. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no mero do 3º par de patas ambulatórias.
 125. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no carpo do 4º par de patas ambulatórias.
 126. Pubescência aveludada ausente (0) ou presente (1) no mero do 4º par de patas ambulatórias.
 127. Grande dente ausente (0) ou presente (1) na margem póstero-lateral do mero do 1º par de patas ambulatórias.
 128. Grande dente ausente (0) ou presente (1) na margem póstero-lateral do mero do 2º par de patas ambulatórias.
-

-
129. Grande dente ausente (0) ou presente (1) na margem póstero-lateral do mero do 3º par de patas ambulatórias.
 130. Grande dente ausente (0) ou presente (1) na margem póstero-lateral do mero do 4º par de patas ambulatórias.
 131. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) distalmente no mero do 1º par de patas ambulatórias.
 132. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) proximalmente no mero do 1º par de patas ambulatórias.
 133. Serrilhações da margem póstero-ventral ausente (0) ou presente (1) no mero do 1º par de patas ambulatórias.
 134. Serrilhações da margem dorsal ausente (0) ou presente (1) no mero do 1º par de patas ambulatórias.
 135. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) distalmente no mero do 2º par de patas ambulatórias.
 136. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) proximalmente no mero do 2º par de patas ambulatórias.
 137. Serrilhações da margem póstero-ventral ausente (0) ou presente (1) no mero do 2º par de patas ambulatórias.
 138. Serrilhações da margem dorsal ausente (0) ou presente (1) no mero do 2º par de patas ambulatórias.
 139. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) distalmente no mero do 3º par de patas ambulatórias.
 140. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) proximalmente no mero do 3º par de patas ambulatórias.
 141. Serrilhações da margem póstero-ventral ausente (0) ou presente (1) no mero do 3º par de patas ambulatórias.
 142. Serrilhações da margem dorsal ausente (0) ou presente (1) no mero do 3º par de patas ambulatórias.
 143. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) distalmente no mero do quarto par de patas ambulatórias.
 144. Serrilhações da margem ântero-ventral ausente (0) ou presente (1) proximalmente no mero do 4º par de patas ambulatórias.
 145. Serrilhações da margem póstero-ventral do mero da 4ª pata ambulatória ausente (0) ou presente (1).
 146. Serrilhações da margem dorsal do mero da 4ª pata ambulatória ausente (0) ou presente (1).
 147. Cerdas da margem ventral do mero das patas ambulatórias ausente (0) ou presente (1).
 148. Cerdas da margem dorsal do mero das patas ambulatórias ausente (0) ou presente (1).
 149. Cerdas da margem ventral do mero da 1ª pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 150. Cerdas da margem ventral do mero da 1ª pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
-

-
151. Cerdas da margem dorsal do mero da 1º pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 152. Cerdas da margem dorsal do mero da 1º pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
 153. Cerdas da margem ventral do mero da 2º pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 154. Cerdas da margem ventral do mero da 2º pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
 155. Cerdas da margem dorsal do mero da 2º pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 156. Cerdas da margem dorsal do mero da 2º pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
 157. Cerdas da margem ventral do mero da 3º pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 158. Cerdas da margem ventral do mero da 3º pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
 159. Cerdas da margem dorsal do mero da 3º pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 160. Cerdas da margem dorsal do mero da 3º pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
 161. Cerdas da margem ventral do mero da 4º pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 162. Cerdas da margem ventral do mero da 4º pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
 163. Cerdas da margem dorsal do mero da 4º pata ambulatória são esparças (0) ou numerosas (1).
 164. Cerdas da margem dorsal do mero da 4º pata ambulatória são curtas (0) ou longas (1).
 165. patas ambulatórias sem (0) ou com (1) cerdas longas no carpo e mero.
 166. Região orbital com um tubérculo grande ausente (0) ou presente (1) na base do pedúnculo ocular.
 167. Cerda ocular ausente (0) ou presente (1) no pedúnculo ocular do lado do quelípodo maior dos adultos.
 168. Cerda ocular ausente (0) ou presente (1) no pedúnculo ocular do lado do quelípodo maior dos juvenis.
 169. Sobrancelha vertical (0) ou inclinada (1) (Rathbun, 1900a; von Hagen, 1980).
 170. Margem inferior da sobrancelha ausente (0) ou presente (1).
 171. Sobrancelha estreita em largura (0) ou igual/mais larga (1) que o pedúnculo ocular (Crane, 1975).
 172. Córnea igual (0) ou maior (1) que a largura do pedúnculo ocular (Crane, 1975).
 173. Pedúnculo ocular é estreito (0) ou largo (1) (Rathbun, 1900a; Dai & Yang, 1991).
 174. Largura da base da frente é menor (0) ou mais larga (1) que o diâmetro do pedúnculo ocular (Crane, 1975).
-

-
175. Forma do olho é chata (0) ou alongada (1).
 176. Comprimento do olho é mais longo que a metade do pedúnculo ocular (0) ou mais curto que o pedúnculo ocular (1).
 177. Crenulações sub-orbitais são similares em tamanho (0) ou maiores na margem orbital externa (1).
 178. Crenulações sub-orbitais são pequenas (0) ou grande (1) (Crane, 1975).
 179. Crenulações sub-orbitais são fusionadas/ausentes em toda a margem sub-orbital (0) ou se estende por toda a margem sub-orbital (1) (Collins *et al.*, 1984).
 180. Assoalho da órbita sem (0) ou com (1) uma linha de cerdas dispostas acima das crenulações sub-orbitais.
 181. Assoalho da órbita sem (0) ou com (1) uma linha de grânulos acessórios acima das crenulações sub-orbitais (George & Jones, 1982; von Hagen & Jones, 1989).
 182. Assoalho da órbita sem (0) ou com (1) carena.
 183. Assoalho da órbita sem (0) ou com (1) tubérculos.
 184. Assoalho da órbita sem (0) ou com (1) numerosas cerdas.
 185. Margem frontal fina (0) ou grossa (1).
 186. Sulco frontal não se estende (0) ou se estende (1) sobre o V frontal (George & Jones, 1982).
 187. V frontal é estreito e profundo (0) ou largo e raso (1) (George & Jones, 1982).
 188. Margem sub-orbital é arredondada (0) ou ereta (1) (Crane, 1975).
 189. Região orbital sem (0) ou com (1) um tufo de cerdas abaixo do ângulo ântero-lateral.
 190. Região externa da margem sub-orbital sem (0) ou com (1) uma crista dirigida para cima
 191. Região externa da margem sub-orbital sem (0) ou com (1) um sulco quadrado.
 192. Forma geral da carapaça é quadrada (0) ou trapezoidal (1).
 193. Carapaça sem (0) ou com (1) pubescência aveludada.
 194. Margem lateral vertical da carapaça se estende sub-dorsalmente (0) ou dorsalmente (1).
 195. Largura da frente estreita (0) ou larga (1).
 196. Carapaça levemente convexa (0), chata (1) ou fortemente convexa (2).
 197. Inclinação da órbita é reta/levemente oblíqua (0) ou fortemente oblíqua (1).
 198. Margem ântero-lateral da carapaça ausente (0) ou presente (1).
 199. Margem ântero-lateral da carapaça convergente (0), paralela (1) ou divergente (2).
 200. Margem ântero-lateral da carapaça curtas (0) ou longas (1).
 201. Ângulos ântero-laterais da carapaça agudos (0) ou arredondados (1) (Bairagi & Misra, 1988)
 202. Ângulos ântero-laterais da carapaça se estendem além da frente (0), têm o mesmo tamanho (1) ou são mais curtas (2).
 203. Junção ântero-lateral/ dorso-lateral da carapaça curvada (0) ou fortemente angulada (1).
-

-
204. Margem dorso-lateral da carapaça ausente (0) ou presente (1) (George & Jones, 1982).
 205. Margem dorso-lateral da carapaça curta (0) ou longa (1).
 206. Margem dorso-lateral da carapaça curvada (0) ou reta (1) (Thurman, 1979).
 207. Margem dorso-lateral da carapaça levemente (0) ou fortemente (1) convergente (Thurman, 1979).
 208. Espinhos da margem dorso-lateral ausente (0) ou presentes (1) (Crane, 1975).
 209. Margem dorso-lateral da carapaça com pequenas tubérculações (0) ou com tubérculos grandes e largamente espaçados (1) (von Hagen & Jones, 1989).
 210. Estria pósterio-lateral ausente (0), 1 par (1) ou 2 pares (2) (George & Jones, 1982; von Hagen, 1984).
 211. Estria pósterio-lateral sem (0) ou com (1) cerdas (von Hagen, 1980).
 212. Estria pósterio-lateral sem (0) ou com (1) tubérculos (George & Jones, 1982).
 213. Margem anterior da fronte é mal definida (0) ou distinta (1) (Crane, 1975).
 214. Carapaça lisa (0) ou rugosa (1) (Thurman, 1979).
 215. Carapaça sem (0) ou com (1) uma linha de cerdas se estendendo imediatamente por trás das margens ântero-lateral e lateral-vertical.
 216. Grandes tubérculos ausentes (0) ou presentes (1) na junção ântero-lateral e dorsal.
 217. Grandes tubérculos ausentes (0) ou presentes (1) no fim da margem dorso-lateral.
 218. 3º e 4º segmentos do abdome livres (0) ou fusionados (1).
 219. 4º e 5º segmentos do abdome livres (0) ou fusionados (1).
 220. 5º e 6º segmentos do abdome livres (0) ou fusionados (1).
 221. "Pleonal clasping" ausente (0) ou presente (1).
 222. Gonópodo sem (0) ou com (1) forte torção.
 223. Ramo lateral do gonópodo ausente (0) ou presente (1).
 224. "Flange" do gonópodo ausente (0) ou presente (1).
 225. "Flange" anterior do gonópodo pequena (1) ou grande (1).
 226. "Flange" posterior do gonópodo pequena (1) ou grande (1).
 227. "Flange" anterior do gonópodo termina no poro (0) ou acima do poro (1).
 228. "Flange" posterior do gonópodo termina no poro (0) ou acima do poro (1).
 229. "Flange" do gonópodo sem (0) ou com (1) espinho de quitina.
 230. Ponta do gonópodo calcificada (0) ou não calcificada (1).
 231. Ponta do gonópodo é "cega" (0) ou um tubo projetado (1).
 232. Processo interno do gonópodo é um espinho agudo (0), "fleshy" e protuberante (1) ou reta e triangular (2).
 233. Gonópodo sem (0) ou com (1) uma larga projeção reta abaixo da base do tubo.
 234. Gonópodo sem (0) ou com (1) um tubérculo na base do "flange" anterior.
 235. Gonópodo sem (0) ou com (1) tubérculo na borda interna do poro.
 - 236.
-

Apêndice V

**Matriz de dados utilizada
na análise filogenética**

Matriz de dados utilizada na análise filogenética (Modificada de Rosenberg, 2001). Os caracteres corrigidos da matriz original estão sublinhados.

? = dado ausente; n = não aplicável; p = polimorfismos.

	0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 1111111111 1111111111
	0000000001 1111111112 2222222223 3333333334 4444444445 5555555556 6666666667 7777777778 8888888889 9999999990 0000000001 1111111112
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890
<i>Uca annulipes</i>	0100011100 0000120010 0n10001100 0000001110 0001100010 0011100001 0n00101000 1000011111 11110nn00n 0000000000 n00101100 0100000000
<i>Uca arcuata</i>	0110011100 0000100000 1110011100 0000001110 0111101111 1011000000 1100101000 1011001011 1101101110 0000100000 n011111110 0000000000
<i>Uca argilicola</i>	1110011100 0000110010 1010001100 0000001110 0111101011 000nnnn001 0n00001000 0001001111 1100nn110 010001010n 0111111110 0100100000
<i>Uca batuenta</i>	0100011100 0000110011 1110001000 0000010110 00110nn010 0011101000 0n01100000 1001000011 01110nn00n 0000000000 n011101100 0100011011
<i>Uca beebei</i>	0110011100 0000111111 1110001100 0000001111 00010nn010 0011001000 0n01100000 0000001011 01110nn00n 0000001000 n00101100 0111100000
<i>Uca bellator</i>	1100011100 0000111110 1110011100 1010001111 0001101011 1011000001 0n01100000 1001001011 111111001n 0000101100 n011101100 0000000100
<i>Uca bengali</i>	0110011100 0011110011 1010001100 0010001111 0111100010 0011000000 0n01001010 0011011111 10010nn00n 0000001000 n001111111 0100000000
<i>Uca borealis</i>	00n0011000 0000110011 0n11011110 0000101110 11110nn111 1011100001 0n01101001 1000011011 110111100n 0100000100 n00101000 1000000000
<i>Uca brevifrons</i>	1110011100 0000100011 1110000100 0000001110 01110nn011 0011000011 0n01101000 0001011111 11110nn00n 0010000000 n000000001 0100000100
<i>Uca burgersi</i>	0110011100 0000100011 1010001100 0100010111 0111100011 0011011111 0n01101000 0000011111 11110nn010 0010000000 n000000001 0100011111
<i>Uca capricornis</i>	1110011100 0000100010 1110011100 0000001110 0111101111 1011000000 1100100000 1000001011 1101110111 0000000100 n011111110 0000000000
<i>Uca chlorophthalmus</i>	0110011000 0000110010 1010001010 0000001110 1011101010 0010000011 1000010110 0111011111 11010nn010 0000000000 n011101111 0100000000
<i>Uca coarctata</i>	0110011100 0000100010 1010011110 0010001001 0111101111 1011000000 1100100000 1011000011 110110110n 0000000000 n011111110 0000000000
<i>Uca coloradensis</i>	0110011100 0000110011 1010001100 0000001110 00110nn010 0011001001 0n00100000 0001011111 1n110nn00n 0010000110 n000000001 0100000000
<i>Uca crassipes</i>	0110011000 0000110010 1010001010 0000001110 1011101010 0010000011 1000101010 0001011111 11010nn010 0000000000 n011111111 0100000000
<i>Uca crenulata</i>	0100011100 0000110011 1010001100 0000001110 00110nn010 0011001001 0n00100000 0001011111 11110nn00n 0010000110 n00101101 0100000000
<i>Uca cumulanta</i>	1110011100 0000110010 1010001100 0000000110 00110nn010 0011001001 0n01101000 0000010111 10110nn00n 0000000000 n011101101 0100000000
<i>Uca dampieri</i>	0100011000 0000120011 0n11011010 0000101110 11110nn111 1011000001 0n01000000 1000011011 1101110010 0100000110 n000001100 0000000000
<i>Uca deichmani</i>	0100011100 0000120011 0n10001100 0000000110 00010nn011 1011001001 0n00000000 1000011111 01110nn00n 0000000110 n000000001 0100000000
<i>Uca demani</i>	0110011100 0000120010 1110011100 0000001111 0111101111 1010000001 1100000000 1010001011 1100101111 0000100110 n011111110 0000000000
<i>Uca dorothea</i>	0100011100 0000120011 1010001100 0000001111 00010nn010 0011001001 0n01100000 1000001011 11110nn00n 0000000000 n000000000 0111100000
<i>Uca dussumieri</i>	1110011100 0000110011 1010011100 0000001111 0111110111 1011000001 1101100000 1000001111 1101111111 0000000100 n011101100 0000000000
<i>Uca ecuadoriensis</i>	1110011100 0000100011 1010001100 0100001110 0011100010 0010100111 0n01101000 0000011110 01010nn010 0010000000 n011101101 0100011111
<i>Uca elegans</i>	1100011100 0000120010 1010011100 1000001011 0111110011 1011000001 0n00100000 0000001011 1112101111 0000100100 n000001100 0000000000
<i>Uca festae</i>	0110011100 0000110011 1010001100 0100001111 00010nn010 0011001001 0n00000000 1001001010 00120nn00n 0010000100 n00101100 0100000000
<i>Uca flammula</i>	0110011100 0000110010 1010011110 0000001110 0111101111 1011000001 1100100000 1001000011 110210110n 0000000000 n011111110 0000000000
<i>Uca forcipata</i>	1110011100 0000110011 1110011100 0000001111 0111101111 1011000001 1101001000 0010001011 110110110n 0000100000 n011111110 0000000100
<i>Uca formosensis</i>	0101011000 0000110011 1010011100 0000001110 1111100111 1010000001 0n00100000 1001011011 111110000n 0000000110 n011111110 0000000000
<i>Uca galapagensis</i>	1110011100 0000100011 1010001100 0100011110 0111100011 0011001101 0n01101000 0000011111 11110nn010 0010000000 n011111111 0100001111
<i>Uca herradurensis</i>	1110011100 0000110011 1010001100 0100011110 0111100011 0011001101 0n01101000 0000011111 111111100n 0100000000 n001101100 1000000000
<i>Uca hesperiae</i>	0100011000 0000120011 0n11001110 0000101110 11110nn111 1011100001 0n01101001 1001011011 111111100n 0100000000 n001101100 1000000000
<i>Uca heteropleura</i>	0100011010 0000110011 1010011101 0100001111 01010nn111 1011100000 0n00001000 0010110111 111110100n 0000001010 n011101100 0000000000
<i>Uca hirsutimanus</i>	1110011100 0000101110 1110011100 1110001111 0111110111 0011000001 0n00100000 1000001011 111111110n 0000100000 n011111100 0000000000
<i>Uca inaequalis</i>	1110111100 0000110011 1010001100 0000001111 00010nn111 0011000000 0n00100000 1000001011 1010nn00n 1000000000 n001101110 0100100011
<i>Uca insignis</i>	00n0011010 1000100011 0n10011110 0000100110 01010nn111 1011100000 0n10000000 1000011111 101211100n 0100011001 1011101100 0000011111
<i>Uca intermedia</i>	0100011010 0000110011 1110011101 0100001111 0100nn111 1011000000 0n10001000 0010101010 111011100n 0000001010 n011101100 0000000000
<i>Uca inversa</i>	0110011000 0000120010 0n10001100 1000001110 10110nn010 000nnnn011 1000100000 1010011111 01110nn010 0000000100 n000000001 0100000000
<i>Uca lactea</i>	0100011100 0000120010 1010001100 0000001110 0001100010 0011000001 0n00100000 1000001111 11110nn00n 0000000010 n000001100 0100000000
<i>Uca latimanus</i>	0100011100 0000120000 0n10001100 0000001111 0111100111 100nnnn000 0n00000000 0000011111 1110nn00n 0000001110 n000000001 0100000000
<i>Uca leptodactyla</i>	0100011100 0000120010 0n10001100 0010000111 00010nn010 0011001000 0n00000000 1001010111 10120nn00n 0000000000 n000000001 0100000000
<i>Uca limicola</i>	1100011100 0000110010 1010001100 0110000111 00010nn010 0011001001 0n00100000 1000011111 10110nn00n 0000000000 n000000001 0100000000
<i>Uca longidigitum</i>	1100011100 0000110010 1010011100 1010001011 0000nn010 0010010001 0n01100000 1000001011 11120nn10n 0000100000 n011101100 0000000000
<i>Uca major</i>	0100011010 0000100011 0n10011101 0000001110 01010nn111 1011101001 0n01100000 1000110111 111111100n 0000001110 n001101100 0000000000
<i>Uca maracoani</i>	00n0011010 1000100011 0n1001111n 0000101110 01010nn111 1011100000 0n10000000 1000011111 101211100n 0100011001 1011101100 0000011111
<i>Uca margarita</i>	0110111100 0000110011 1010001100 0110011111 0111100011 0011011101 0n01101000 0000011111 11010nn010 0010000000 n011111111 0100011111
<i>Uca minax</i>	0110011100 0000110011 1010001100 0000011010 01110nn011 0011010100 0n01101000 0000011111 11110nn00n 0010000000 n000000001 0000001010
<i>Uca mjoebergi</i>	0100011100 0000120010 1010001100 0000001110 0001100010 0011100001 0n00100000 1000001111 11110nn00n 0000000010 n001101100 0100000000
<i>Uca mordax</i>	1110011100 0000110011 1010001100 0100011110 0111100011 0011010111 0n01101000 0000011111 11010nn010 0010000000 n000000001 0100011111
<i>Uca neocultrimana</i>	0100011000 0000110011 0n11011110 0000101110 11110nn111 1011100001 0n01101001 0001010011 110111100n 0100000110 n000000000 1000000000
<i>Uca oerstedii</i>	0100011100 0010110011 1110001100 0010001111 01110nn111 1011101001 0n00100000 1000001011 11110nn00n 0000000000 n001101110 0100000100
<i>Uca ornata</i>	0100011010 1100100011 0n10011110 0000101111 00010nn111 0011100000 0n00000000 0000011111 101211100n 0100011001 1011101100 0000001110
<i>Uca panacea</i>	0110011100 0000110010 1010001100 0000001110 0011100011 100nnnn001 0n01101000 0000011111 1111100010 0010000100 n000000001 0101100000
<i>Uca panamensis</i>	1100011100 0000000011 0n10001100 0000000010 0000nn00n n0nnnn100 0n00100000 0000000000 00010nn00n 0000000000 n000000000 0100000000
<i>Uca paradussumieri</i>	1010011100 0000100011 1010011100 0010101111 0111111111 1011100001 1101100000 1001001110 0102111111 0000000000 n001101100 0000000100
<i>Uca perplexa</i>	0100011100 0000110010 1010001100 0000001110 0001100010 0011100001 0n00101010 1001011111 11010nn00n 0100000000 n001101100 0100000000
<i>Uca polita</i>	1110011100 0000101110 1010011100 1010001111 00010nn010 0010010001 0n00100000 1000001011 11110nn10n 0000000000 n011101100 0000000000
<i>Uca princeps</i>	0100011010 0000110011 1010011100 1000001111 0100nn111 1011100000 0n10100000 1000101111 111110100n 0000001010 n001101100 0000000000
<i>Uca pugilator</i>	0110011100 0000110010 1010001100 0000001110 0011100011 100nnnn001 0n01101000 0000011111 1111100010 0010000100 n000000000 0111100000

Matriz de dados (Continuação).

```
1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111112 2222222222 2222222222 2222222222 222222
2222222223 3333333334 4444444445 5555555556 6666666667 7777777778 8888888889 9999999990 0000000001 1111111112 2222222223 333333
1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 123456

0000000000 001011101 110101101 0001000100 0000000011 011011110 000010110 0101120100 0001110001 0010000000 1011111110 002000
0000000000 101111101 110101100 0001100110 0000000001 1100010000 0000110011 0100020100 0101101000 nn10000000 0011010000 000000
0000000000 111011101 110101101 0001000100 0100000011 001011011 000011010 0101101100 010111002 0010000000 1011111110 112000
0110000000 0000000000 010001101 0001000100 0000000011 001011000 000011100 0100100111 1101101001 0010000000 1010100110 112000
0000000000 1111111111 110011101 0001100110 0100000011 101101111 000011010 0100100120 1211100001 0010000111 10100nnnn0 112000
1001010000 111011101 11011101nn 00nn00nn00 nn00000000 0101010000 1100111010 0100000101 0101101001 0110000000 00120nnn0 110000
0000000000 1111111111 110011101 0001100110 0100000011 101101111 000011010 0100100120 1211100001 0010000111 10100nnnn0 112000
0000000000 0010011001 10011001nn 00nn00nn00 nn00000000 0101010110 0000110110 0100000100 0001010000 0010000000 0012111000 001000
1001000000 0001000100 010001101 0001000100 0000100011 101101101 000111010 0101100121 1011100002 0010000000 1012110000 001000
1111100000 0001000100 010001101 0001000100 0100100011 101101111 000111010 0101100121 1001111002 0010000000 1011111100 001000
0000000000 0010011001 10011001nn 11nn11nn11 nn00000000 0101010110 0000110110 0100000100 0001010000 nn10000000 0012111000 001000
0000000000 011011101 110111100 0000000000 0000000011 0101010010 0000111110 0101100100 000101001 0110000000 10110nnnn0 112000
0000000000 101101110 110001101 1001100110 0000000001 0100010000 1000110011 0100000100 0101101000 nn10000000 00120nnnn0 110000
0000000000 111111101 110111101 0001000100 0000000011 101101111 0000111110 0101100121 0011111001 0010100000 1011111110 112000
0000000000 011011101 110111101 0001000100 0000000011 0101010010 0000111110 0101100100 000101001 0110000000 10110nnnn0 112000
0000000000 111111110 110111101 0001000100 0000000011 101101111 0000111110 0101100121 0011111001 0010100000 1011111110 112000
0000000000 011011101 110111101 0001000100 0000000011 0101010010 0000111110 0101100100 000101001 0110000000 10110nnnn0 112000
0000000000 111111110 110111101 0001000100 0000000011 101101111 0000111110 0101100111 0011101001 0010100000 1012111110 112000
0000000000 0001000100 010001101 0001000100 0100000011 0011011110 0000111110 0101100100 1011111001 001010011 10110nnnn0 112001
0000000000 0010011001 10011001nn 11nn11nn11 nn00000000 0101010110 0000110110 0101000100 0001010000 nn10000000 0111100000 001000
0000000000 0000000000 000000101 0101110111 0110000011 0111011110 0000111100 0101100100 1201111002 0010000000 0111111110 002000
0000000000 1111111101 110111101 0001100110 0000000001 0100010001 1010110011 0100000100 0101101000 nn10000000 0011111100 001000
0000000000 0111111111 110111101 0001000100 0000000011 1011011110 0000111100 0101100110 1211010002 0010000000 10100nnnn0 112000
0000000000 0011111111 110111101 0001000100 0000000001 1100010000 0000100011 0100000100 0101101000 nn10000000 0012110000 001000
1111110000 0011001111 11111101nn 00nn00nn00 nn00100011 0011010011 0000101110 0111100121 1001111001 0010000000 1012111000 001010
0000000000 001101101 110111101 1001100100 0000000000 0101010000 000011010 0100000101 0101101000 nn10000000 0011?????0 110000
0000000000 1111111111 110111100 0001100110 0000000011 1011011110 0000101110 0101100121 1111101001 0110100000 10110nnnn0 112000
1001010000 1011111111 1101101101 0001000100 0000000001 0100010011 0000110011 0100001100 0101101000 nn10000000 0012100000 010000
0000000000 1011111111 11011101nn 00nn00nn00 nn00000000 0101010100 0000110110 0101000111 0001101000 nn10100000 0011101000 001000
1111110000 0001000100 010101101 0001000100 0100100011 101101011 000011010 0101100121 1001111002 0010000000 1012111010 001000
1111110000 0001000100 010101101 0001000100 0100100011 101101011 0000101000 0101100121 1001111002 1010000000 1012111100 001000
0000000000 0011111111 11111101nn 00nn00nn00 nn0001pp00 0100010110 0000110110 0100000100 1101100000 nn10000000 000n100000 01n100
0000000000 011011101 110111101 0001000100 0000000001 0101010000 110011010 0100000100 0101101001 0010000000 10100nnnn0 110000
0110000000 1011111111 110011101 0001000100 0000000011 0011010000 0000111000 0111101101 1111111001 0110000000 10100nnnn0 112001
1111110000 0000000000 11111111nn 00nn00nn00 nn00010000 1100010110 0000110110 0101010110 0101100000 nn11011000 000n11n1n0 001000
0000000000 0011001100 11001001nn 00nn00nn00 nn00000p00 0100010110 0000110110 0101000110 1111100000 nn10000000 010n100000 01n000
0000000000 011011101 110111101 0001000100 0000000011 0101010000 0000111110 1100100100 0001001000 nn10000000 000n111000 112000
0000000000 0011001100 110111101 0001000100 0000000011 0111011110 0000101110 0101120100 0101110001 0010100000 1012111110 002000
0000000000 011011101 110111101 0001000100 0100000011 101101111 000011010 0101100120 1001110001 0010000111 0011111000 002000
0000000000 0001000100 010111101 0101010101 0101000011 001101111 0000111100 0101120120 1101100001 0010000111 1011111110 002000
0000000000 0001000100 0101101101 1101110111 0101000011 001101111 0000111110 0101100111 1211110001 0010100111 10110nnnn0 112000
0000000000 0011001100 110011101 0001000100 0000000000 0101010000 010011010 0100000101 0101001000 nn10000000 00100nnnn0 110000
0000000000 011011101 11011101nn 00nn00nn00 nn00000000 0100010110 0000110110 0101000100 0101100000 nn1010000 010n1000010 01n000
1111110000 0000000000 00000001nn 10nn10nn10 nn1000p00 1100010110 0000110110 0101010110 0101100010 nn11001000 000n11n1n0 001000
1111110000 0011001100 110001101 0001000100 0100100011 101101111 000111010 0101100121 1001111002 0010000000 1011111000 001000
0101000000 0000000000 0000001111 1111111111 1111100011 101101011 0000101010 0101100121 1001111002 1010000000 1011111010 002000
0000000000 0011001101 110101101 0001000100 0000000011 0111011110 0000101110 0101120100 0101110001 0010000000 1010111110 002000
1111100000 0001001100 110011101 0001000100 0000100011 101101111 000111010 0111100121 1001101002 0010000000 1011111000 002000
0000000000 0011001101 11011101nn 11nn11nn11 nn00000000 0101010010 0000110110 0100000100 0001010000 nn10000000 0012111000 001000
1000010000 1111111111 110111101 0001000100 0000100011 0011011110 000011010 0111100121 1011101001 0110100000 10100nnnn0 112000
1101111110 0000000000 00000001nn 00nn00nn00 nn00000000 1100010100 0000110110 0100010100 0101100010 nn11001000 000n100000 010000
0000000000 0001111111 110111101 1101110111 0111100011 101101011 000011010 0101100121 1001111001 0110100000 1011??????0 01?000
0000000000 1111111111 1111111100 0000000000 0000000011 1011011111 0000101100 0101110111 0001101001 001010000 1011111000 001000
1001010000 111111101 1101011100 1000100010 0000000001 0100011000 0000110010 0100000100 0101101000 nn10000000 0012110001 001000
0000000000 0011001100 110111101 0001000100 0000000011 0111011110 0000101110 0101120100 0101110001 0010000000 1112111110 002000
0000000000 0011001100 1101111100 1000100010 0000000000 0101010000 0100111010 0100000101 0011101001 0010000000 00100nnnn0 110000
0000000000 0011111111 11111101nn 00nn00nn00 nn00000p00 1100010110 0000110110 0101000100 0001010000 nn10000000 0011110000 000100
0000000000 1111111111 110111101 1101110111 0111100011 101101011 000011010 0101100121 1001111001 0110100000 1011111110 012000
```

Matriz de dados (Continuação).

	0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 1111111111 1111111111
	0000000001 1111111112 2222222223 3333333334 4444444445 5555555556 6666666667 7777777778 8888888889 9999999990 0000000001 1111111112
	1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890
<i>Uca pugnax</i>	1110111100 0000110011 1010001100 0100011110 0111100011 0010010101 0n01100000 0000011111 11110nn00n 0010000000 n000000001 0100011111
<i>Uca rapax</i>	1110011100 0000100011 1010001100 0110001110 0111100011 0011011101 0n01101000 0000011111 11110nn010 0010000000 n011111111 0100011111
<i>Uca rhizophorae</i>	1110011100 0000100010 1010011100 0010001111 0111101111 1011000001 1001101000 1000000011 100111110n 0000100000 n011111110 0000000000
<i>Uca rosea</i>	0110011100 0000100011 1010011100 0000001111 0111101111 1011000000 1000101000 0011001011 1101111111 0000100010 n011111110 0000000000
<i>Uca saltitanta</i>	0100011100 0000010011 1110001100 0000001110 0111101111 1011000000 1000101000 0011001011 1101111111 0000100010 n011111110 0000000000
<i>Uca seismella</i>	0100011100 0000101110 1110011100 1010001111 0101101011 0011100001 0n01100000 1001001011 11110nn10n 0000001000 n011101100 0000000000
<i>Uca signata</i>	0100011100 0000110010 1010011100 1000001111 0101100011 1011010001 0n01100000 1001001011 111110010n 0000101100 n011111110 0000000000
<i>Uca sindensis</i>	0110011000 0000110010 1010001000 1000001110 10010nn010 000nnnn011 1000100000 0000011111 11110nn010 0000000000 n011111110 0100000000
<i>Uca speciosa</i>	1110011100 0000110011 1010001100 0110001110 00110nn010 0011101001 0n00100000 0001011111 11110nn00n 0000000000 n000001101 0100011111
<i>Uca spinicarpa</i>	1110011100 0000110011 1010001100 0101001110 00110nn010 0011101001 0n00100000 0001011111 11110nn00n 0000000000 n000001101 0100011111
<i>Uca stenodactylus</i>	0110011100 0000111111 1110001100 0000001111 0001100010 0011001000 0n01100000 0000001111 11120nn00n 0000000000 n000000000 0100000000
<i>Uca stylifera</i>	00n0011010 0000100011 0n10011001 0000101010 01010nn111 1011101000 0n01100000 1000110011 111210100n 0000001001 0011101100 0000000000
<i>Uca subcylindrica</i>	0110011100 0000100011 1110001100 0000101111 1111100111 100nnnn001 0n01101000 0001011111 1101101010 0010000000 n000000000 0000000000
<i>Uca tallanica</i>	0100111100 0000110011 1110001100 0110001111 0111101110 0010000001 0n01100000 1000000011 1111111010 0000001000 n011111101 0100100100
<i>Uca tangeri</i>	00n1001110 1000100011 1010011101 0000001010 00000nn011 1011100000 0n00000000 0000011111 11110nn00n 0000000100 n000000001 0100000000
<i>Uca tenuipedis</i>	0100011100 0000110011 1110000000 0000001010 00010nn10n n0nnnnn000 0n01100000 0n01100000 0000000011 11100nn00n 1000000000 0100011011
<i>Uca terpsichores</i>	0110011100 0000120000 0n10000100 0000001110 00010nn010 0111001000 0n00100000 0001010110 10120nn00n 0000000000 n000000000 0101100000
<i>Uca tetragonon</i>	0100011000 0000110011 1011001110 0000001110 11010nn011 1010000011 0n01101000 0000011011 111110100n 0000000110 n000000000 0100000000
<i>Uca thayeri</i>	1110111100 0000110011 1010001100 0111100111 0111100110 0011000001 0n00101000 1001011111 11120nn010 0010000000 n011111110 0100011111
<i>Uca tomentosa</i>	1100011100 0000110010 1010001100 0110011111 0111100111 0010001001 0n00100000 1000001011 11000nn010 1000001010 n01111111? 0100000000
<i>Uca triangularis</i>	0110111100 0011110011 1010001100 0010001111 0111100010 0011000000 0n01001010 0011011111 10010nn010 0000001000 n000111111 0100000000
<i>Uca typhoni</i>	0110011100 ?0001???? 11?0011100 0000001110 0111101111 1010000001 1101100000 100000?011 1100101111 0000100110 n011111110 0000000000
<i>Uca umbratila</i>	1110111100 0000100011 1010001100 0111001111 0111100110 0010000001 0n00101000 1001001011 11110nn010 0010000000 n011111110 0100011111
<i>Uca uruguayensis</i>	0110011100 0000110011 1010001100 0110001111 00110nn010 0010000001 0n01000000 0001011111 11000nn00n 0011001000 n001101101 0100000000
<i>Uca urvillei</i>	0110011100 0000100010 1110011110 0000001110 01110nn111 1011000001 1100100000 1001000110 1002100110 0000000000 n011111110 0000000000
<i>Uca virens</i>	0100011000 0000110011 0n11011010 0000101110 11110nn111 1011000001 0n01101001 1001011011 111111100n 0100000110 n000001000 1000000000
<i>Uca vocans</i>	0100011000 0000110011 0n11011010 0000101110 11110nn111 1011000001 0n01101001 1001011011 111111100n 0100000110 n000001000 1000000000
<i>Uca vocator</i>	1110011100 0000100011 1010001100 0100001110 0011100010 0010100111 0n01101000 0000011110 01010nn010 0010000000 n011101101 0100011111
<i>Uca vomeris</i>	0100011000 0000120011 0n11001010 0000101110 11110nn111 1011000001 0n01100000 1001011011 111111100n 0100000110 n000001100 1000000000
<i>Uca zacaе</i>	0110011100 0010110011 1010001100 0110001111 1111101011 000nnnn101 0n01000000 0000000011 11100nn010 0010000000 n000000001 0100001010

Matriz de dados (Continuação).

```
1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111112 2222222222 2222222222 2222222222 222222
2222222223 3333333334 4444444445 5555555556 6666666667 7777777778 8888888889 9999999990 0000000001 1111111112 2222222223 333333
1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 1234567890 123456

1111000000 0011001100 1101011101 1001100110 0100100011 0011011111 0000111010 0101100121 1001111002 0010000000 1011111110 002000
1111110000 0001000100 0100011101 1001100110 0100100011 1011010111 0000111010 0101100121 1001111002 0010000000 1011111110 001000
0000000000 0011001101 1101111101 1001100110 0000000001 0100011000 0000100011 0100000100 0111101000 nn10000000 0012110000 001000
0000000000 1011111111 1101011100 0000000000 0000000001 0100011000 0000110011 01000010nn 02n1111000 nn10000000 0012111000 001000
1111010000 0001000100 0100011101 0001000100 0100000011 0011011000 0000111000 0101100121 1011100001 0110000ppp 1010111110 112000
0000010000 0111011101 1101111100 0000000000 0000000000 0101010000 0100111010 0100000101 1001001011 0010000000 00100nnnn0 110000
0000000000 0011001100 1101011101 0001000100 0000000001 0101010000 1100111010 0100000101 0101101001 0010000000 00100nnnn0 110000
0000000000 0111011101 1101111101 0001000100 0000000011 0101010010 0000111110 0100100100 0001101000 nn10000000 1011111000 112000
1111110000 0001000100 0101011101 1001100110 0000100011 0011011111 0000111110 0111100111 0011111001 0111100000 1011111110 112000
1111000000 0001000100 0101011101 1001100110 0000100011 0011011111 0000111110 0111100111 0011111001 0111100000 1011111110 112000
0000000000 1111111111 1111111101 0001000100 0100000011 1011011110 0000101010 0101100111 0111100001 0010000111 10100nnnn0 112000
0000000000 0010001000 10001001nn 00nn00nn00 nn00001100 0100010110 0000110110 0100000100 1101100000 nn10000000 010n100000 10n000
0000000000 0001000100 0101111101 0101111101 0100100011 0011010111 0000111010 0101120121 1001100000? 0010000000 1010101010 001000
1001010000 1111111111 1111111101 0001000100 0000100011 0011011110 0000111100 0111100100 1101111001 0110000000 10100nnnn0 112000
0000000000 1011101110 11101101nn 00nn00nn00 nn00010000 1101010110 0010111100 0101100120 1001100000 nn11000000 0011111110 001000
0110000000 0001000100 0100011101 0001000100 0000000011 0011011100 0000111000 0101100111 1101111001 0110000000 1010111110 002000
0000000000 1111111111 1111111101 0001000100 0100000011 1011011111 0000111000 0101100100 0101101000? 0100000111 10111n1n0 102000
0000000000 0011001101 1101111101 1101110000 0000000001 0101010110 0000110110 0101000100 0001101000 nn10000000 0011111000 001000
1111110000 1011111111 1101111100 1100110011 0011000011 1111011111 0000111110 0111100111 1101101002 0110100000 1011111000 012000
0000000000 ??11111111 11011111?? ??01000100 0000000011 0011011110 0000111000 0111100111 1111101001 0110000000 10110nnnn0 112000
0000000000 1011111101 1101111101 0001000100 010000011 0011011110 1110101110 0100101100 0101101000 nn10000000 1012100110 112000
0000000000 1111111111 1101111101 1101110111 0100000001 0100010001 1010110011 0100000100 0101101000 nn10000000 0011110100 001000
1111110000 1011111111 1101111101 1001100110 0110000011 1111011111 0000111110 0111100111 1101101002 0010100000 1011111000 012000
0000000000 0001000100 0100011110 0110011001 0001100011 0011011111 0000111000 0101100110 1011111001 0010000011 1011111000 002000
0000000000 1111111101 1101011101 1101110010 0000000001 0100010000 1010110011 0101000101 0101101000 nn10000000 00120nnnn0 110000
1111110000 0001000100 0100011111 1011101110 0110100011 1011011111 0000111010 0101100121 1001111002 0010100000 1011111110 002000
0000000000 0011001101 1101111100 1100110011 0000000001 0101010110 0000110110 0100000100 0001010000 nn10000000 0112111000 001000
1111110000 0011001100 11001101nn 10nn10nn10 nn10100011 0011010011 0000101110 0111100121 1001111000? 1010100000 1012111000 001010
0000000000 0011001101 1101111101 1101110011 0010000001 0101010110 0000110110 0101000100 0001010000 nn10000000 0112111000 001000
0100100000 0001000100 0100011101 0001000100 0000100011 1011011111 0000101010 0111101100 1001111002 0010000000 1011111110 002000
```

Apêndice VI

Matriz de dados utilizada na análise de PAE

Matriz de dados das espécies atlânticas para a Análise de Parcimônia de Endemismo. Q = Quadrado. Q1 = 50°- 40°N; Q2 = 40°-30°N; Q3 = 30°-20°N; Q4 = 30°-20°N (Golfo do México); Q5 = 20°-10°N (Golfo do México); Q6 = 20°-10°N; Q7 = 10°-0°N; Q8 = 20°-10°N; Q9 = 10°-0°N; Q10 = 0°-10°S; Q11 = 10°-20°S; Q12 = 20°-30°S; Q13 = 30°-40°S; Q14 = 40°-30°N; Q15 = 30°-20°N; Q16 = 20°-10°N; Q17 = 10°-0°N; Q18 = 10°-0°N; Q19 = 10°-0°N; Q20 = 0°-10°S.

	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8	Q9	Q10	Q11	Q12	Q13	Q14	Q15	Q16	Q17	Q18	Q19
<i>Uca pugnax</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca pugilator</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca minax</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca subcylindrica</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca longisignalis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca spinicarpa</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca speciosa</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca panacea</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca marguerita</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca major</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca thayeri</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca rapax</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca burgersi</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca vocator</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca leptodactyla</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca cumulanta</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca mordax</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Uca maracoani</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca victoriana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uca uruguayensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Uca tangeri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1

Matriz de dados das espécies do Pacífico Oriental para a Análise de Parcimônia de Endemismo. Q = Quadrado. Q1 = 40°-30°N; Q3 = 40°-30°N (Golfo da Califórnia); Q2 = 30°-20°N; Q4 = 30°-20°N (Golfo da Califórnia); Q5 = 20°-10°N; Q6 = 10°-0°N; Q7 = 0°-10°S; Q8 = 0°-10°S (Ilhas Galápagos).

	Q1	Q3	Q2	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8
<i>Uca crenulata</i>	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Uca monilifera</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Uca coloradensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Uca musica</i>	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Uca princeps</i>	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Uca latimanus</i>	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Uca ecuadoriensis</i>	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Uca argilicola</i>	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Uca brevifrons</i>	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Uca oerstedii</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Uca umbratila</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Uca zaca</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Uca herradurensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Uca panamensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Uca tomentosa</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Uca festae</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Uca beebei</i>	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Uca stenodactylus</i>	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Uca stylifera</i>	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Uca inaequalis</i>	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Uca terpsichores</i>	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Uca ornata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Uca tenuipedes</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Uca limicola</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Uca intermedia</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Uca deichmanni</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Uca dorothea</i>	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Uca saltitanta</i>	0	0	0	0	0	1	1	0

Matriz de dados das espécies do Pacífico Oriental (Cont.).

	Q1	Q3	Q2	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8
<i>Uca batuenta</i>	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Uca heteropleura</i>	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Uca pygmaea</i>	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Uca insignis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Uca tallanica</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Uca galapagensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Uca helleri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1