

MARCOS DOMINGOS SIQUEIRA TAVARES

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA
DOS GECARCINIDAE H. MILNE
EDWARDS
(GECARCINIDAE BRACHYURA)

Dissertação de Mestrado
apresentada à Coordenação
do Curso de Pós-Graduação
em Zoologia
da Universidade Federal
do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro 1989

Marcos Domingos Siqueira Tavares

**SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA
DOS EECARCINIDAE H. MILNE EDWARDS
(CRUSTACEA. BRACHYURA)**

Dissertação de Mestrado
apresentado à Coordenação
do Curso de Pós-Graduação
em Zoologia
da Universidade Federal
do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro - 1989

Trabalho realizado no Laboratório
de Carcinologia do Departamento de
Biologia Animal da Universidade Santa
Orsula

Orientador

Dr. Alceu Lemos de Castro

À memória dos eminentes carcinologistas
Carlos Moreira (1869-1946) e Alceu Lemos de
Castro (1920-1988). Àquele pela iniciativa
pioneira, a este pelos serviços inestimáveis.

Acontece muitas vezes ter um pai um filho feio e extremamente desengraçado, mas o amor paternal lhe põe uma peneira nos olhos para que não veja essas enormidades, antes as julga como descrições e lindezas, e está sempre a contá-las aos seus amigos, como agudezas e donaires

Cervantes

INDICE

	pág.
1. Agradecimentos	i
2. Introdução	1
2.1. Objetivos	1
2.2. História Taxonômica da família	2
2.3. Dados biológicos	7
3. Material e Métodos	9
4. Resultados	12
4.1. Morfologia externa dos Gecarcinidae	12
4.2. Taxonomia	21
Família Gecarcinidae	21
Chave para os gêneros de Gecarcinidae	23
Gênero <i>Cardisoma</i> Latreille, 1828	24
<i>Cardisoma guanhumi</i> Latreille, 1828	25
<i>Cardisoma crassum</i> Smith, 1870	28
<i>Cardisoma armatum</i> Herklots, 1851	29
<i>Cardisoma carnifex</i> (Herbst, 1796)	30
<i>Cardisoma rotundum</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	32
<i>Cardisoma hirtipes</i> Dana, 1851	33
<i>Cardisoma longipes</i> (A. Milne Edwards, 1867)	35
Gênero <i>Epigrapsus</i> Heller, 1862	35
<i>Epigrapsus politus</i> Heller, 1862	36
<i>Epigrapsus notatus</i> (Heller, 1865)	36
Gênero <i>Gecarcoidea</i> H. Milne Edwards, 1837	37
<i>Gecarcoidea lalandii</i> H. Milne Edwards, 1837	38
<i>Gecarcoidea natalis</i> (Pocock, 1888)	40
Gênero <i>Gecarcinus</i> Leach, 1814	40
Chave para as espécies de <i>Gecarcinus</i>	42
<i>Gecarcinus malpilensis</i> Faxon, 1893	44
<i>Gecarcinus planatus</i> Stimpson, 1862	46
<i>Gecarcinus weileri</i> (Sandler, 1912)	48

	Dãg.
<i>Gecarcinus lagostoma</i> H. Milne Edwards, 1837	51
<i>Gecarcinus lateralis</i> (Fremenville, 1835)	54
<i>Gecarcinus quadratus</i> Saussure, 1853	58
<i>Gecarcinus ruricola</i> (Linnaeus, 1758)	61
4.3. Adẽndice	63
Gẽnero <i>Ucides</i> Rathbun, 1897	63
4.4. Anãlise cladĩstica	68
Anãlise cladĩstica dos gẽneros de Gecarcinidae	68
Anãlise cladĩstica das espẽcies de <i>Gecarcinus</i>	78
5. Discussãõ	85
5.1. As relações de Gecarcinidae com outros Brachyura ...	85
5.2. A filogenia dos Gecarcinidae	87
5.3. Extinçãõ	88
6. Conclusões	91
7. Resumo	95
8. Abstract	97
9. Resumẽ	98
10. Referẽncias bibliogrãficas	100
11. Tabelas e Figuras	121

1. Agradecimentos

Durante a preparação deste trabalho eu fui assistido por diversas pessoas e instituições as quais torno a agradecer.

Ao saudoso Dr. Alceu Lemos de Castro, do Museu Nacional do Rio de Janeiro, que, na qualidade de orientador, prestou-me valiosa colaboração, notadamente em relação aos estudos morfológicos.

À Dra. Jeanete Maron Ramos, Diretora de Pesquisa da Universidade Santa Úrsula, que me deu grande incentivo, apoio e condições para a realização deste trabalho.

Ao Dr. Nelson Papavero, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, que me iniciou no campo da sistemática filogenética e que com seu habitual interesse esteve sempre pronto a me atender.

À Dra. Anna Timótheo da Costa, Coordenadora do Curso de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, e ao corpo docente agradeço vivamente a atenção e as condições oferecidas.

À Profa. Elaine Figueiredo Albuquerque, do Departamento de Biologia Animal da Universidade Santa Úrsula, que me prestou constante e valiosa colaboração em todos os momentos.

Ao Dr. Gustavo Augusto S. de Melo, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, que com sua experiência

no campo da carcinologia e costumeira atenção aos detalhes contribuiu com sugestões valiosas.

Ao Dr. Hugo de Souza Lopes e ao Dr. Herman Lent, ambos do Departamento de Biologia Animal da Universidade Santa Úrsula, e ao Dr. José Cândido de Melo Carvalho; Dr. Johann Becker; Dr. Miguel A. Monné; Dr. Arnaldo Campos S. Coelho; Dr. Ulisses Caramaschi; Dra. Maria Margarida Gomes Correa; Dra. Idalina M. Brasil Lima; Dra. Iva Nilce da Silva Brum, todos do Museu Nacional, Prof. Célio Magalhães, do Instituto de Pesquisas da Amazônia; Prof. Carlos Diniz Freitas; Profa. Cláudia F. Pereira Mendes; Prof. Frederico W. Kurtz e Profa. Ilana R. Zalmon, pela amizade e colaboração.

Aos professores do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Santa Úrsula e aos colegas do Curso de Pós-Graduação em Zoologia agradeço o estímulo e interesse constantes.

As instituições nacionais e estrangeiras e respectivos curadores que me enviaram material para estudo, e cujos nomes estão listados na seção de material e métodos.

À Dra. Janet Haig, Allan Hancock Foundation, Califórnia, que fez a gentileza de examinar parte do material de *Gecarcinus quadratus* da coleção da AHF.

Ao Dr. Lipke B. Holthuis, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, que me facilitou o acesso à coleção do Museu de Leiden.

Ao Dr. G. Pretzmann, Naturhistorisches Museum Wien , que tornou possível o exame de parte da coleção do Museu de Viena.

Ao Dr. Herbert Levi e Dra. Ardis A. Johnston, Museum of Comparative Zoology, Massachusetts, pelas informações referentes a *Cardisoma rotundum* e *C. histipes* da coleção do MCZ.

Ao Dr. Koen Martens, RijksUniversiteit-Gent, por me colocar em contato com o Dr. R. Jocqué, Musée Royal de L'Afrique Centrale.

Ao Dr. R. G. Wear, Victoria University of Wellington, pelas informações sobre o New Zealand Oceanographic Institute e o National Museum of New Zealand .

À Dra. Beatrice Burch, Bishop Museum, Honolulu, pelas informações sobre os Gecarcinidae da coleção do Bishop Museum.

Ao Dr. Michael Türkay, Senckenberg Museum, Frankfurt, Dr. Henry von Prah, Universidade del Valle, Cali , Dr. Nilton J. Hebling, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Rio Claro, Dr. Luís A. Soto, Instituto de Ciências del Mar y Limnología, México, D.F ., e Prof. Leandro O. Salles, American Museum of Natural History, pelo envio da bibliografia que fui incapaz de obter.

À Profa. Edith Berchtold, Departamento de Biologia Geral da Universidade Santa Úrsula, pelo auxílio nas traduções do alemão.

Ao Prof. Andr es S. Cohen Sebil ia pelo aux lio inestim vel na organiza o dos mapas de distribui o geogr fica.

Aos bibliotec rios Marcos Ant nio de Lemos, do Museu Nacional, e T nia Nasser, da Universidade Santa  rsula, pelos incans veis esfor os para conseguir bibliografia.

A Maria Helena da Silva Bento e a Paulino Moreira Onofre, ambos da Universidade Santa  rsula, pelo precioso trabalho iconogr fico.

A Claudionor Oliveira da Silva pelo trabalho datilogr fico.

  Coordena o de Aperfei amento de Pessoal de N vel Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) o aux lio financeiro sem o qual seria imposs vel a realiza o desse trabalho.

Finalmente, quero registrar os melhores agradecimentos ao Museu Nacional e particularmente   Universidade Santa  rsula que me assistiram.

2. Introdução

2.1. Objetivos

Os caranguejos terrestres têm motivado um número crescente de estudiosos interessados principalmente em aspectos ecológicos e fisiológicos. Burggren & McMahon (1988) mencionaram que de aproximadamente 1000 referências bibliográficas consultadas, 40% foram publicadas apenas na última década.

Entretanto, o interesse pela taxonomia do grupo é em geral bastante reduzido, o que resultou na confusão atualmente observada em certos grupos (*e.g.* Coenobitidae, Ocypodidae, Grapsidae). Gecarcinidae é uma das famílias de caranguejos terrestres mais bem estudadas. Contudo, a taxonomia do grupo tornou-se mais clara só recentemente. Tendo apresentado diagnoses curtas e precisas para a definição dos gêneros, sinonimizado algumas espécies e elucidado o "status" taxonômico de outras, Türkay (1970, 1973a, 1973b, 1973c, 1974, 1977) foi o autor que mais contribuiu nos últimos tempos para o conhecimento dos Gecarcinidae.

Porém a carcinologia ressenete-se da falta de informações sobre as relações filogenéticas entre os Gecarcinidae, tema que até o presente momento esteve ausente da literatura carcinológica. Assim sendo, este trabalho tem por objetivos primordiais: (1) montar uma hipótese filogenética para os gêneros de Gecarcinidae, assim como para as espécies de *Gecarcinus*; (2) com base nas informações de parentesco, cor-

rigir incongruências na classificação atualmente aceita para o grupo e esclarecer as relações entre o gênero *Ucides* e os Gecarcinidae.

2.2. História taxonômica da família Gecarcinidae

As primeiras notícias sobre os caranguejos da família Gecarcinidae surgiram com as narrativas dos naturalistas que viajaram pelas regiões tropicais. Já em 1587, G. Soares de Souza descreveu sucintamente a morfologia e os hábitos do "guoanhamu" *Cardisoma guanhumi*, Souza, (1987). Esta mesma espécie apareceu mais tarde na famosa obra de MarcGrave (1648) sob "Guanhumi Brasiliensibus".

De acordo com Türkay (1987) *Gecarcinus ruricola* foi objeto da atenção dos naturalistas do início do século XVIII. Esta espécie apareceu nos trabalhos de Sloane (1725) e Catesby (1734) como "Cancer terrestris, cuniculos sub terra agens", e também no terceiro volume da obra de Seba, publicado somente em 1759, após a morte do autor (Holthuis, 1969), sob a designação "Cancer sulcatus, terrestris, sive montanus Americanus". Contudo Türkay (*op. cit.*) advertiu que a ilustração do trabalho de Catesby (*op. cit.*) poderia referir-se ainda a *G. lateralis*.

Após a décima edição do "Systema Naturae" (Linnaeus, 1758), ponto de partida para a taxonomia zoológica, a história taxonômica da família Gecarcinidae tornou-se mais complexa em função do aumento do número de espécies, descritas bem como

das descrições pouco precisas e, em muitos casos, da ausência de trabalhos gerais sobre a taxonomia do grupo.

Gecarcinus Leach, 1814, foi o primeiro táxon supraespecífico reconhecido. Por ocasião de sua criação continha apenas a espécie *pubescens*, descrita inicialmente no gênero *Cancer* Linnaeus, 1758. Até meados do século XIX, quatro das sete espécies conhecidas hoje já estavam descritas (*rusticola*, *lagostoma*, *lateralis* e *quadratus*). Duas outras foram descritas a seguir (*planatus* e *malpilensis*), e uma terceira espécie foi descrita no início deste século (*weileri*). A primeira síntese sobre o grupo veio a público através de H. Milne Edwards (1853), cujo trabalho incluía uma lista das espécies conhecidas à época, além de diagnoses e ilustrações.

Rathbun (1918) publicou uma das mais importantes contribuições ao conhecimento do gênero *Gecarcinus*. Entretanto a autora considerou *malpilensis* e *quadratus* como sinônimos e, por causa da limitação geográfica de seu trabalho, deixou de incluir a única espécie não americana (*weileri*).

Bott (1955) iniciou uma controvérsia ao considerar que *G. quadratus* é idêntico a *G. lateralis*. Türkay (1970) estabeleceu os subgêneros *Gecarcinus* e *Johngarthia*, retirou *malpilensis* da sinonímia de *planatus* e considerou *quadratus* uma subespécie de *lateralis*. Posteriormente, Türkay (1973c) tornou a considerar *quadratus* e *lateralis* como sinônimos, a exemplo do que já fizera Bott (*op. cit.*). Auto

res como Powers (1977) e Hendrickx (1984) preferiram tratar *quadratus* e *lateralis* como espécies distintas.

Recentemente Türkay (1987) elevou o subgênero *Johnqarthia* à categoria de gênero, nele incluindo as espécies *lapostora*, *planatus*, *malpilensis* e *weileri*, procedimento que não tem sido acolhido nos tempos que correm.

À parte as discordâncias sobre o "status" de *lateralis* e *quadratus*, a taxonomia do gênero *Gecarcinus* tem se mantido estável.

A primeira espécie de *Cardisoma* Latreille, 1828 (*carnifex*) foi descrita no gênero *Cancer* por Herbst (1796) e posteriormente transferida para *Cardisoma* por Latreille (1828).

Cardisoma rotundum foi colocada inicialmente no gênero *Thelpusa* onde permaneceu esquecido até recentemente, quando Türkay (1974) caracterizou a espécie e organizou uma sinonímia bastante completa.

Já *Cardisoma guanhumi*, conhecido desde o século XVI, só foi descrito formalmente em 1828 quando da criação de *Cardisoma*.

Na segunda metade do século XIX todas as espécies de *Cardisoma* já estavam descritas. *C. armatum* e *C. hirtipes* foram descritas no próprio gênero *Cardisoma* enquanto que *C. longipes* foi descrita em *Discoplax* A. Milne Edwards, 1867, gênero que Tesch (1918) já considerava sinônimo de *Cardisoma*. A última espécie descrita foi *C. crassum*.

Türkay (1977), com base nos exemplares tipo de *Perigrapsus excelsus* Heller, 1862 demonstrou que *P. excelsus* e *C. carnifex* são sinônimos, bem como os gêneros *Perigrapsus* e *Cardisoma*.

Surpreendentemente Türkay (1987) mencionou o gênero *Dicopelma* como válido e nele incluiu as espécies *rotundum*, *hirtipes* e *longipes*.

A semelhança entre as espécies e a ausência de trabalhos gerais sobre a taxonomia do grupo motivou algumas confusões. Somente a partir dos trabalhos de Türkay (1970, 1973a e 1974) a situação taxonômica do gênero *Cardisoma* tornou-se mais sólida.

Em 1837 H. Milne Edwards erigiu "Gécarciniens", mais tarde latinizado para Gecarcinidae por MacLeay (1838). Nessa ocasião a família Gecarcinidae compreendia os gêneros *Uca* Latreille (atualmente *Ucides* Rathbun), *Cardisoma* Latreille, *Gecarcinus* Leach e *Gecarcoidea* H. Milne Edwards (descrito para acomodar *G. lalandii*). Posteriormente, alegando que o nome *Gecarcoidea* contrariava as normas vigentes à época para a formação de nomes genéricos, H. Milne Edwards (183) substituiu *Gecarcoidea* por *Pelocarcinus*, procedimento inválido segundo as normas de nomenclatura zoológica em uso atualmente. Além de *Pelocarcinus*, dois outros gêneros, *Hylaeocarcinus* Wood-Mason, 1873 e *Limnocarcinus* de Mann, 1879, entraram para a sinonímia de *Gecarcoidea*. Entretanto, a identidade entre *Hylaeocarcinus* e *Gecarcoidea* não

foi considerada de imediato, como prova a descrição de *Hysteroecarcinus natalis* formalizada mais de cinquenta anos após a criação de *Gecarcoidea*.

Türkay (1974) escreveu o primeiro trabalho de revisão sobre *Gecarcoidea*. São então a taxonomia do gênero tornou-se mais estável.

Dentre os gêneros aceitos atualmente, *Epigrapsus* Heller, 1862 foi o último a ser descrito. Continha por ocasião de sua criação apenas a espécie *politus*. Em seguida Heller (1865) descreveu *Nectograpsus*, que caiu na sinonímia de *Epigrapsus* por ter sido baseado na mesma espécie. No mesmo trabalho, Heller descreveu *Grapsodes*, para alorjar *G. natatus*, gênero no qual a espécie permaneceu até 1918 quando Tesch considerou *Grapsodes* sinônimo de *Epigrapsus*.

Hilgendorf (1888) descreveu *Mystacocarcinus crenidens*, nome que permaneceu esquecido até que Türkay (1977) demonstrou a identidade entre *M. crenidens* e *E. notatus*, bem como entre os gêneros *Mystacocarcinus* e *Epigrapsus*.

Sendler (1923) iniciou uma confusão ao mencionar *Epigrapsus (Grapsodes) natatus* e descrever *Epigrapsus (Grapsodes) notatus punctatus* e *Epigrapsus (Grapsodes) wolfi*. São a partir da revisão de Türkay (1974) ficou esclarecido que os táxons mencionados por Sendler (*op. cit.*) correspondem a *Epigrapsus notatus* (Heller).

1

A família Gecarcinidae chegou ao presente século com cinco gêneros aceitos (*Gecarcinus*, *Cardisoma*, *Gecarcoidea*, *Epigrapsus* e *Ucides*) até que Chace & Hobbs (1969) propuseram a transferência de *Ucides* para os Ocypodidae.

2.3. Dados biológicos

Os caranguejos da família Gecarcinidae têm distribuição circuntropical e são encontrados preferencialmente em ilhas, onde geralmente vivem em galerias escavadas acima da linha da maré. A família compreende os gêneros *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*.

Gecarcoidea e *Gecarcinus* habitam regiões secas e montanhosas, enquanto que *Cardisoma* vive em regiões mais baixas, próximas a manguezais (Wolcott, 1988). Há poucas informações sobre *Epigrapsus*; *E. politus* parece freqüentar áreas rochosas próximas do litoral (Holthuis, 1953).

A grande maioria das espécies alimenta-se tanto de vegetais quanto de carniça (Gilchrist, 1988), embora sejam capazes de atuar ativamente como predadores. *Gecarcinus lagostoma* preda filhotes recém-nascidos da tartaruga verde *Chelonia mydas*; *G. malpilensis* captura lagartos do gênero *Anolis* e filhotes de aves do gênero *Sula* (Prahl & Manjarrés, 1984a); *G. lateralis* inclui tanto os filhotes quanto os ovos dos alcatrazes em seu repertório alimentar (Bliss et al., 1978). Ao que parece, os ninhos das aves marinhas que nidificam no chão são vulneráveis aos caranguejos. Drew (1876) já comenta

va a predação de ovos por parte de *G. lagostoma*.

Diversos artrópodes encontram condições favoráveis nas galerias dos Gecarcinidae, entre os quais copépodes, ácaros, coleópteros e dípteros (Bright & Hogue, 1972), alguns de importância médica (Lutz, 1912).

A cópula ocorre no período da intermuda (Salmon, 1983) e a incubação dos ovos dura cerca de duas semanas. Por época da desova as fêmeas ovíparas migram em massa para o mar, por vezes percorrendo grandes distâncias (Wolcott, 1988), como é o caso de *C. guanhumi*, que cobre às vezes trechos de oito quilômetros (Gifford, 1962). Grandes mortandades são registradas nessa ocasião. Hicks (1985) menciona que 700.000 a 1.000.000 de indivíduos de *Gecarcinoides natalis* foram mortos por automóveis nas estradas de Christmas Island no período de 1981 a 1982. Durante a postura, uns poucos tornam-se presas de moréias, polvos, do ermitão *Birgus latro* (Linnaeus) e de *Cardisoma hirtipes*.

A postura ocorre em geral durante a maré cheia; sendo que após a chegada da megalopa à costa ocorre a ecdise e os juvenis são vistos apenas raramente, conhecendo-se assim muito pouco de seus hábitos e ecologia (Wolcott, 1988). Jovens de *Gecarcinus lateralis* e *G. ruricola* podem ser encontrados sob pedras no supralitoral (Bliss et al., 1978). Fimpel (1975) menciona jovens de *G. lagostoma* vivendo em fendas ou sob rochas. O primeiro estágio juvenil de *Gecarcinoides natalis* chega à praia em aproximadamente vinte e sete

dias e nove a dez dias a \bar{a} ns j \bar{a} habita o interior da ilha (Hicks, 1985).

Cardisoma e *Gecarcinus* s \bar{a} o explorados economicamente. *C. guanhumi* foi o respons \bar{a} vel durante o ano de 1950 por 7% de todo o pescado de Porto Rico (Wolcott, 1988). Segundo Hicks (1985), *Gecarcoidea natalis* alcan \bar{c} a a impressionante densidade de 11.900 adultos por hectare e, embora seja comest \bar{i} vel, n \bar{a} o \bar{e} utilizado como alimento pela popula \bar{c} o de Christmas Island (Oceano Indico). *Gecarcinus ruricola* e *G. lateralis* s \bar{a} o comercializados na regi \bar{a} o do Caribe (Wolcott, 1988).

3. Material e M \bar{e} todos

O material estudado neste trabalho foi tomado por empr \bar{e} stimo ou obtido atrav \bar{e} s de permuta(*) \bar{a} s seguintes institui \bar{c} oes e respectivos curadores:

AHF	Allan Hancock Foundation, Los Angeles J. Haig
AMS	Australian Museum, Sydney South, R. Springthorpe
BM	British Museum (Natural History), London; R. Ingle
GCRLM	Gulf Coast Research Laboratory Museum, Mississippi ; S.G. Poss
IVIC	Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas, Caracas; G. Rodriguez
NHMW	Naturhistorisches Museum Wien, Wien; V. Stagl
MHa	Universitat Hamburg Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Hamburg; G. Hartmann
MNHN	Mus \bar{e} um National d'Histoire Naturelle, Paris; D. Guinot

MNRJ	Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; A.L. de Castro e M.M.G. Correa
MRAC	Musée Royal de L'Afrique Centrale, Tervuren; R. Jocque
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; G.A.S. de Melo
NMB	Naturhistorisches Museum Basel, Basel; E. Sutter
NMNZ	National Museum of New Zealand, Wellington; R. Webber
NRS*	Naturhistoriska Riksmuseet, Stokholm; R. Oleröd
QM	Queensland Museum, South Brisbane; P. Davie
RMNH	RijksMuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; C.H.J.M. Franssen
SAM	South African Museum, Cape Town; M.G. van der Merwe
SMF*	Senckenberg Museum Frankfurt; M. Türkay
USNM*	United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington D.C.; R.B. Manning
USU	Coleção Carcinológica da Universidade Santa Ursula, Rio de Janeiro; E.F. Albuquerque
WAM	Western Australian Museum, Perth; G. Morgan
ZMK	Zoologisk Museum, Kobenhavn; T. Wolff
ZSM	Zoologische Staatssammlung München, München; L. Tiefenbacher

As observações morfológicas e os desenhos foram efetuados com auxílio de estereomicroscópios Wild M3 e Leitz Wetzlar acoplado com câmara clara. Todas as escalas que acompanham os desenhos estão expressas em milímetros (mm).

Os caracteres selecionados da morfologia externa foram analisados de acordo com a metodologia da sistemática filogenética (Hennig 1968, Eldredge & Cracraft, 1980, Nel

son & Platnick, 1981, Wiley, 1981, Broks *et al.*, 1984). A polarização dos caracteres foi resolvida com base na análise do grupo-externo (Watrous & Wheeler, 1981).

Para determinar os estados apomórficos presentes nos gêneros de Gecarcinidae foram escolhidas inicialmente três espécies (*Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851, *Sesarma* (*Sesarma*) *rectum* Randall, 1840, *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) de Grapsidae como grupo-externo. Toda vez que um caráter aparecia em mais de um estado no grupo-externo, a análise era ampliada a outros Grapsidae, e.g. *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850), *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803), *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758), até que pudéssemos definir qual dos estados em questão era o mais difundido. Para polarizar os caracteres em *Gecarcinus* utilizamos o seu grupo-irmão *Gecarcoidea*.

As decisões entre hipóteses concorrentes foram tomadas com base no princípio da parcimônia (Wiley, 1981, Farris, 1983, Sober, 1983, Brady, 1983).

As contradições relativas a datas de publicação de alguns nomes, assim como a incerteza sobre dados de distribuição geográfica e sobre o "status" taxonômico de certas categorias, motivaram a inclusão de uma parte descritiva. A sinonímia que elaborei tem apoio na de Türkay (1970, 1973a, 1973b, 1974 e 1977) e tenciona corrigi-la e ampliá-la tanto quanto possível. Como a grande maioria das espécies foi bem caracterizada por Türkay (*op. cit.*), evitei sempre que

possível as descrições morfológicas e inclui observações no menclaturais e taxonômicas quando necessãrias.

As localidades mencionadas nos mapas de distribuição geográfica foram identificadas com base no "Gran Atlas Aguilar" (1970) e em Motteler (1986). As informações contidas nas etiquetas recebidas junto com os espécimes tomados emprestados às instituições, foram transcritas sem modificações.

4. Resultados

4.1. Morfologia externa dos Gecarcinidae

Não é nossa intenção apresentar aqui um estudo comparativo exaustivo da morfologia externa dos Gecarcinidae, senão comentar os caracteres úteis à análise filogenética.

Carapaça

A carapaça dos Gecarcinidae é acentuadamente ovalada no sentido transversal. Esta condição está presente em todos os gêneros que compõem a família. Entretanto, é menos marcada em *Epigrapsus*.

A largura do bordo frontorbital, tomada de um ângulo orbital externo a outro, mede muito mais da metade da largura máxima da carapaça (*Cardisoma* e *Epigrapsus*), ou mede bem menos da metade da largura máxima da carapaça (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (figs. 3, 4, 5, 6), a fron-

te apresenta um entalhe para receber o septo interantenuar; em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 7, 8, 9, 10), entretanto, ao invés de um entalhe, há um septo que toca o septo interantenuar.

As regiões hepática e branquial são marcadamente entumescidas em todos os Gecarcinidae.

Órbita

A região orbital dos Gecarcinidae apresenta as seguintes variações: o dente orbital interno da margem inferior da órbita, quando de tamanho moderado, não alcança a frente, mantendo assim a órbita aberta (*Cardisoma*, *Epigrapsus* e *Gecarcoidea*, (figs. 4, 6, 8). Quando saliente, o dente orbital interno toca a frente, fechando a órbita ocular (*Gecarcinus*, fig. 10).

O dente orbital interno pode estar posicionado dentro da cavidade orbital (*Cardisoma* e *Epigrapsus*, figs. 3, 4, 5, 6), ou pode, ainda, estar situado na margem inferior da órbita (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, figs. 7, 8, 9, 10).

Em *Cardisoma* e *Epigrapsus* existe um dente no ângulo externo da margem superior da órbita, enquanto que em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* o ângulo externo da margem superior da órbita é livre de dentes.

A margem inferior da órbita ocular possui uma profunda emarginação em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 7, 8, 9, 10), enquanto que em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (figs. 3, 4, 5, 6),

a margem inferior da órbita ocular não é interrompida; em *Epigrapsus* (figs. 5, 6) a margem inferior da órbita é fortemente rebaixada em direção à região pterigostomial, o que não acontece em *Cardisoma*, em *Gecarcoidea* e em *Gecarcinus* (figs. 3, 5, 7, 8, 9, 10).

A margem inferior da órbita pode ainda apresentar duas outras condições: em *Cardisoma*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 3, 5, 7, 8, 9, 10), as margens inferior e superior da órbita são subiguais em tamanho. Já em *Epigrapsus* (figs. 5, 6), o comprimento da margem inferior sobrepassa em muito o comprimento da margem superior da órbita.

Em *Cardisoma* (fig. 3), o sulco que se inicia no ângulo externo da órbita e que se dirige para a região pterigostomial é inconspicuo, enquanto que *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 5, 7, 9) apresentam ausência desse sulco.

O pedúnculo ocular é aproximadamente reto em *Cardisoma* (fig. 3) e recurvado para cima em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 5, 7, 9).

Antena e antênula

Em *Cardisoma*, *Epigrapsus* e *Gecarcoidea* (figs. 4, 6, 8), a antena está incluída na cavidade orbital, uma vez que o dente orbital interno da margem inferior da órbita é de tamanho moderado e não chega a obstruir a órbita. Em *Gecarcinus* (fig. 10), a antena está excluída da cavidade orbital, já que o dente orbital interno da margem inferior da

órbita toca a fronte, fechando a cavidade orbital. Alguns exemplares de *Gecarcoidea* apresentam o dente orbital interno da margem inferior da órbita bem desenvolvido, mas este não chega a obstruir a cavidade orbital.

Em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (figs. 4, 6) a antena é nitidamente maior que o dente orbital interno da margem inferior da órbita; *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* têm a antena bem menor que o dente orbital interno.

O septo interantenuelar é largo e proeminente em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (figs. 3, 4, 5, 6), o que resulta num grande afastamento entre as antênulas. Em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 7, 8, 9, 10), o septo interantenuelar é estreito e pouco proeminente, de modo que as antênulas são próximas uma da outra.

Regiões suborbital e pterigostomial

A carena transversal que se inicia na região suborbital e que se dirige para a região sub-hepática está ausente em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (figs. 3, 5) e presente em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 7, 9).

Em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (figs. 3, 5) a região pterigostomial é densamente pilosa e a distribuição dos pelos é regular; em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 7, 9) os pelos são escassos e de distribuição irregular.

Linha epimeral

A linha epimeral, que se inicia próximo ao opérculo da glândula excretora, termina entre o quarto e o quinto par de pereópodes em *Cardisoma*; já em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, a linha epimeral termina entre o terceiro e o quarto par de pereópodes.

Terceiro maxilípode

O terceiro maxilípode está bastante desenvolvido em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (figs. 7, 9), recobrando totalmente o quadro bucal; em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (figs. 3, 5) recobre apenas parcialmente o quadro bucal.

Cardisoma, *Epigrapsus* e *Gecarcinus* (fig. 11 a,b,d) , têm o mero e o isquiopodito do terceiro maxilípode subiguais em tamanho; *Gecarcoidea* (fig. 11c) tem o mero reduzido em relação ao isquiopodito.

A margem externa do meropodito tem uma chanfradura para receber o exopodito em *Cardisoma* e *Epigrapsus*, ou não é chanfrada, em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*.

O palpo está articulado no ângulo antero-externo do meropodito (*Cardisoma* e *Epigrapsus*, fig. 12 a, b), ou está articulado na face interna do meropodito (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus* fig. 12 c,d).

Em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (fig. 12 a,b) o palpo é desenvolvido e apresenta apenas cerdas longas e flexíveis, em

Gecarcoidea e *Gecarcinus* (fig. 12 c,d) o palpo é reduzido, com cerdas curtas e espinhosas além das longas e flexíveis.

Cardisoma, *Epigrapsus* e *Gecarcoidea* (fig. 11 a,b,c) têm o palpo exposto; em *Gecarcinus* (fig. 11d) o palpo encontra-se oculto pelo meropodito.

O exopodito do terceiro maxilípode é bem desenvolvido e visível em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (fig. 11 a,b) ou é reduzido e encontra-se oculto pelo isquiopodito (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (fig. 11 c,d).

Em *Cardisoma* (fig. 11a), a pilosidade sobre a face externa do exopodito é bastante densa; em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (fig. 11 b,c,d), a distribuição dos pelos é discreta.

Cerdas longas nas margens do exopodito estão presentes em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (fig. 12 c,d), e ausentes em *Cardisoma* e *Epigrapsus* (fig. 12 a,b).

O flagelo do exopodito é desenvolvido (*Cardisoma*, fig. 12a), reduzido (*Epigrapsus*, fig. 12b) ou pode estar ausente (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, fig. 12 c,d).

O terceiro maxilípode apresenta ainda as seguintes variações que são extremamente valiosas para separar as espécies do gênero *Gecarcinus*: o meropodito dos exemplares com 30 milímetros ou mais de largura da carapaça, cobre as antê-nulas (*lagostoma* e *ruricola*), alcança somente o epistômio (*weileri*, *lateralis*, *quadratus* e *planatus*) ou não alcança o epistômio (*malpilenensis*).

A emarginação do meropodito pode estar presente (*lagostoma*, *weileri*, *planatus*, *malpilensis* e *lateralis* fig. 13 a, b, c, d, e), ou estar ausente (*ruricola* e *quadratus* fig. 13 f, g).

A emarginação do meropodito é larga em *malpilensis* (fig. 13d), e estreita em *lateralis*, *lagostoma*, *weileri* e *planatus* (fig. 13 a, b, c, e).

Em *planatus* a emarginação do meropodito (fig. 13c) assume o aspecto de um "V"; em *lagostoma* e *weileri* (fig. 13 a, b), a emarginação está reduzida a uma fenda, enquanto que em *malpilensis* (fig. 13d), ela é rasa e mal reconhecível).

Também a posição da emarginação do meropodito tem um grande valor no reconhecimento das espécies do gênero *Gecarcinus*: em *planatus*, *malpilensis* e *lateralis* (fig. 13 c, d, e), a emarginação está localizada no bordo anterior do meropodito; em *weileri* (fig. 13b), a emarginação encontra-se no bordo antero-interno; e em *lagostoma* (fig. 13a), a emarginação está deslocada para o bordo interno.

Cerdas curtas e espinhosas estão presentes sobre a face interna do meropodito. Estas podem ser pouco numerosas e de distribuição irregular (*ruricola*, *quadratus*, *lateralis* e *planatus* (fig. 14 c, d, e, f, g), ou numerosas e regularmente distribuídas (*weileri* e *lagostoma*) (fig. 14 a, b).

O exopodito (cerdas incluídas) pode não ultrapassar a articulação isquio-meral (*lateralis*, *quadratus* e *ruricola* (fig. 14 e, f, g), ou pode sobrepassar a articulação isquio-meral (*lagostoma*, *weileri*, *planatus* e *malpilensis* fig. 14 a, b, c, d).

Segundo e primeiro maxilípodés

Entre os gêneros de Gecarcinidae o segundo e o primeiro maxilípodés apresentam os mesmos padrões: o flagelo do exopodito pode estar desenvolvido (*Cardisoma*, fig. 15a) , reduzido (*Epigrapsus*, (fig. 15b) ou pode ainda estar ausente (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus* fig. 15 c,d).

Opérculo da glândula excretora

Em Gecarcinidae, o opérculo da glândula excretora pode estar posicionado aproximadamente na mesma altura da margem inferior da órbita (*Cardisoma* e *Epigrapsus*, figs. 4,6) , ou pode estar posicionado abaixo da margem inferior da órbita (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus* figs. 8,10).

Pereópodes

Em todos os Gecarcinidae o dactilo dos pereópodes está armado com fileiras de espinhos (e.g. *Cardisoma guanhumi*, *Epigrapsus politus*, *Gecarcoidea natalis* e *Gecarcinus lagostoma*, fig. 16 a,b,c,d), porém, somente *Epigrapsus* apresenta um tufo de cerdas entre a coxa do terceiro e quarto pereópodes.

O número de fileiras de espinhos no dactilo dos pereópodes dos exemplares com 50 milímetros ou mais de largura de carapaça separa as espécies de *Gecarcinus* em dois grupos: *lagostoma*, *weileri*, *planatus*, *malpilensis* e *ruricola* apresentam seis fileiras de espinhos no dactilo dos pereópodes, en-

quanto que em *lateralis* e *quadratus* contam-se apenas quatro fileiras.

Abdômen da fêmea

A pilosidade das margens do abdômen das fêmeas ou está fortemente desenvolvida (*Cardisoma* e *Epigrapsus*), ou apresenta-se muito pouco desenvolvida (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Primeiro gonópode

Entre os gêneros de Gecarcinidae, a abertura distal do apêndice terminal córneo do primeiro gonópode ou se apresenta na extremidade do apêndice terminal córneo (e.g. *Cardisoma carnifex* fig. 17a), ou está posicionada antes da extremidade do apêndice (e.g. *Epigrapsus politus*, *Gecarcoidea natalis* e *Gecarcinus lagostoma* fig. 17 b,c,d).

O primeiro gonópode masculino fornece muitos subsídios para reconhecer as espécies do gênero *Gecarcinus*: *lagostoma*, *weileri*, *planatus* e *malpilensis*, apresentam as margens laterais do apêndice terminal córneo ligeiramente recurvadas em relação ao seu eixo longitudinal. Margens laterais do apêndice terminal córneo recurvadas para cima, estão presentes em *lateralis* e *quadratus*. Já em *ruricola*, as margens laterais do apêndice terminal córneo são completamente dobradas para cima.

As cerdas que crescem no palpo e junto à base do apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino podem sobrepassar em comprimento o apêndice terminal córneo (e.g. *lagostoma*, *planatus* e *malpilensis* (fig. 18a,b,c), ou podem não sobrepassar em comprimento o apêndice córneo (e.g. *ruricola* e *lateralis*, fig. 18 d,e).

O palpo (cerdas excluídas) do primeiro gonópode masculino pode ser curto e mal reconhecível (e.g. *lagostoma*, *planatus* e *malpilensis* fig. 18 a,b,c), ou ser proeminente (e.g. *lateralis* e *ruricola* fig. 18 d,e).

O apêndice terminal córneo pode ser curto (e.g. *lagostoma*, *planatus* e *malpilensis*, fig. 18 a,b,c) ou longo (e.g. *lateralis* e *ruricola* fig. 18 d,e).

Nos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça, o primeiro gonópode ou não alcança a segunda sutural esternal visível (e.g. *lagostoma*, *quadratus* (fig. 19a), *ruricola* e *weileri* ou sobrepassa em muito a segunda sutura esternal visível (*lateralis*, fig. 19b).

4.2. Taxonomia

Gecarcinidae H. Milne Edwards, 1837

Gēcarciniens H. Milne Edwards, 1837: 7,16-27. [gēnero-tipo : *Gecarcinus* Leach, 1814].

Gecarcinidae: MacLeay, 1838: 63; Dana, 1851: 289; 1852: 374; Rathbun, 1918: 339; Türkay, 1970: 334; 1973a: 81; 1974 :

223; Trkay & Sakai, 1976: 11; Sakai, 1976: 677; Manning & Holthuis, 1981: 248; Hartnoll, 1988:20.

Geocarcinidae Miers, 1886: xiv, 216, 346; Bouvier, 1921 : 60 [em].

Diagnose: Carapaça ovalada no sentido transversal, regies heptica e branquial nitidamente entumescidas. Sulco que parte do ângulo externo da rbita ocular e que se dirige pa ra a regio pterigostomial inconspcuo ou ausente. Dtilo dos perepodes armado com fileiras de espinhos.

Consideraes: Rathbun (1918) e Sakai (1976) citaram Dana (1851) como autor de Gecarcinidae. J para Trkay (1970) ; Prah1 (1983b) e Prah1 & Manjarrs (1983 e 1984a), a auto ria da famlia Gecarcinidae  de H. Milne Edwards (1837) . Holthuis (1977); Powers (1977); Lemaitre (1981); Manning & Holthuis (1981) e Bowman & Abele (1982) mencionaram Mac-Leay (1838) como autor de Gecarcinidae.

Embora H. Milne Edwards (1837) tenha utilizado a forma vernacular "Gcarciniens", o Cdigo Internacional de Nomenclatura Zoolgica, no artigo 11^f(iii), previu que os nomes vernaculares vlidos e com data de publicao anterior a 1900 devem ser latinizados, devendo porm conservar autor e data originais. Constituem exceo os nomes que tenham sido utilizados meramente como plural ou adjetivo pa ra denotar um txon supragenrico. Como  apresentao da

"Tribu des Gēcarciniens" seguem a descrição morfológica do grupo e uma chave para gêneros, "Gēcarciniens" é um nome disponível para o grupo da família.

Chave para os gêneros de Gecarcinidae

- A. Região pterigostomial densamente pilosa; exopodito do terceiro maxilípode não oculto pelo isquiopodito, com flagelo extremamente desenvolvido; abertura distal do apêndice córneo do primeiro gonópode masculino terminal *Cardisoma*
- AA. Região pterigostomial densa ou levemente pilosa; exopodito do terceiro maxilípode oculto ou não pelo isquiopodito, com flagelo extremamente reduzido ou ausente; abertura distal do apêndice córneo do primeiro gonópode masculino subterminal.
- B. Região pterigostomial densamente pilosa; exopodito do terceiro maxilípode não oculto pelo isquiopodito, com flagelo extremamente reduzido; margem inferior da órbita ocular fortemente rebaixada *Epigrapsus*
- BB. Região pterigostomial levemente pilosa; exopodito do terceiro maxilípode oculto pelo isquiopodito, flagelo ausente; margem inferior da órbita não rebaixada.

C. Órbita aberta; palpo do terceiro maxilípode exposto ;
 mero do terceiro maxilípode reduzido em relação ao isquiopo-
 dito *Gecarcoidea*

CC. Órbita fechada; palpo do terceiro maxilípode oculto pe-
 lo isquiopodito, mero e isquiopodito do terceiro maxilípo-
 de subiguais em tamanho *Gecarcinus*

Cardisoma Latreille, 1828

Cardisoma Latreille, 1828: 685 [espécie-tipo: *Cardisoma*
guanhumi Latreille, 1828] ; H. Milne Edwards, 1837: 20 ;
 Dana, 1851: 253; H. Milne Edwards, 1853: 203; 1855: 188;
 Ortmann, 1894: 735; Rathbun, 1900: 277; Doflein, 1904 :
 131; Stebbing, 1910: 325; Rathbun, 1918: 340; Tesch ,
 1918: 136; Rathbun, 1921: 456; Barnard, 1950: 109; Bott,
 1955: 65; Chace & Hobbs, 1969: 195; Türkay, 1970: 348 ;
 1973a: 85; 1974: 224; Türkay & Sakai, 1976: 14; Sakai ,
 1976: 678; Holthuis, 1977: 178; Powers, 1977: 138; Rodri-
 guez, 1980: 400; Prah1 & Manjarrés, 1984a: 158; Türkay ,
 1987: 145; Hartnoll, 1988: 20.

Perigrapsus Heller, 1862: 522 [espécie-tipo: *Perigrapsus ex*
celsus Heller, 1862] .

Discoplax A. Milne Edwards, 1867: 284 [espécie-tipo: *Disco*
plax longipes A. Milne Edwards, 1867] .

Cardisoma Miers, 1886: 219 [em.]

Considerações: Segundo Holthuis (1977) o gênero *Cardisoma* foi estabelecido por Latreille em 1824. Já Rathbun (1918); Türkay, (1970, 1973a e 1974); Türkay & Sakai (1976); Powers (1977), Rodriguez (1980), Prah1 & Manjarrês (1984a) e Abele & Kim (1986), entre outros, consideraram que Latreille erigiu o gênero *Cardisoma* em 1825. Entretanto, Manning & Holthus (1981) mencionaram que o gênero de Latreille foi criado em 1828.

Sherborn & Woodward (1899) esclareceram entretanto, que as páginas 1-344 da "Encyclopédie méthodique" de Latreille foram publicadas em 1825 enquanto que as páginas 345-833, em 1828. Por esse motivo, adotamos 1828 como ano de publicação do gênero *Cardisoma* Latreille.

Cardisoma guanhumi Latreille, 1828

(figs. 3,11a. 12a, 15a, 16a)

Cardisoma guanhumi Latreille, 1828: 685; H. Milne Edwards, 1837: 24; 1853: 204; Brocchi, 1875: 85; Ortmann, 1894 : 735 [part.]; 1897: 339; Moreira, 1901: 50; Lutz, 1912 : 18; Rathbun, 1918: 341; Luederwaldt, 1919: 435; Bouvier, 1921: 61; Sawaya, 1942: 185; Oliveira, 1946: 295; Chace & Holthuis, 1948: 26; Bott, 1955: 66; Holthuis ,

1959: 259; Gifford, 1962: 208; Lemos de Castro, 1962: 40; Coelho, 1963-1964: 162; 1965-1966: 81; Bright, 1966: 184; Fausto Filho, 1966: 34; Chace & Hobbs, 1969: 195; Coelho, 1970: 56; Coelho, Koenig & Ramos, 1970: 512; Türkay , 1970: 348; Bright & Hogue, 1972: 16; Coelho & Ramos, 1972: 204; Diaz & Rodriguez, 1977: 486; Farias, 1980: 169; Rodriguez, 1980: 400; Lemaitre, 1981: 261; Prah1, 1983a : 25; Prah1 & Manjarrēs, 1983: 32; 1984a: 158; 1984b: 6; Melo, 1985: 139; Abele & Kim, 1986: 61; Raz-Gusman *et al* , 1986: 363; Türkay, 1987: 145; Hartnoll, 1988: 21; Wolcott, 1988: 57; Dunham & Gilchrist, 1988: 103.

Ocypode ruricole: Freminville, 1835: 217

Ocypode gigantea: Freminville, 1835: 221

Cardiosoma guanhumi Miers, 1886: 219 [em.]

Descrição: Rathbun, 1918: 341, figs. 106 e 107; Türkay , 1970: 348, fig. 8a-e.

Localidade-tipo: Brasil.

Material examinado: Brasil: Cearā: Fortaleza, Praia de Mucuripe, 1945, 1 macho (MNRJ-MD-695). Pernambuco: 2 machos e 1 fêmea (MNRJ-MD-690); idem, 3 fêmeas (MNRJ-MD-691); Olinda , 4.ii.1936, Schubart, 2 fêmeas (MNRJ-MD-692); Recife, Rio Jiquiā, 6.ii.1936, Schubart, 3 fêmeas (MNRJ-MD-696). Alagoas : Maceiō, Campus Tramandarē, 28.vii.1975, 2 fêmeas (MNRJ-MD - 723); Maceiō, 23.xi. 1975, J.G. Marques, 2 machos e 2 fê-

meas (MZUSP-4156). Bahia: Ilhêus, 1919, E. Garbe, 3 machos (MZUSP-1249); idem, 3 machos e 5 fêmeas (MZUSP-1255); idem, 1 fêmea (MZUSP-1250). Rio de Janeiro: Atafona, 1963, N. Menezes, 1 fêmea (MZUSP-1841); São João da Barra, 1912, E. Garbe, 1 macho (MZUSP-271); Macaê, i. 1912, E. Garbe, 1 macho (MZUSP-432); Cabo Frio, Praia das Palmeiras, 12.ii.1988, M.S. Tavares, 3 machos e 2 fêmeas (USU-268); idem, 1 macho (USU-295); Niterói, Lagoa de Itaipū, 12.v.1983, M.S. Tavares, 1 fêmea (USU-294); Rio de Janeiro, 1920, A. Lutz & B. Lutz, 1 macho (USU-292); idem, 1920, B. Lutz, 1 fêmea (USU-293). São Paulo: Ubatuba, 13.iv.1974, P. Montouchet, 1 macho (MZUSP-4137); idem, 1905, E. Garbe, 2 fêmeas (MZUSP-434); idem, 2 machos (MZUSP-1484); idem, 1 fêmea (MZUSP-4253), São Sebastião, 1896, B. Bicego, 2 machos (MZUSP-287); Piassaguera, 1914, H. Lüderwaldt, 1 fêmea (MZUSP-544). Sem localidade: 9 machos e 7 fêmeas (MZUSP-4233).

Distribuição geográfica: Bermuda, Flórida, Golfo do México (Louisiana e sul do Texas), leste do México à Colombia, Antilhas (Ilha de Andros, Cuba, Jamaica, Porto Rico, Saint John, Saint Croix, Montserrat, Dominica, Barbados, Trinidad, Ilha dos Roques, Curaçao, Ilha de Providencia, Ilha de Utilla), Venezuela, Guianas e Brasil (do Ceará até São Paulo).

Considerações: Segundo Sherborn & Woodward (1899) as páginas 345-832 da "Encyclopédie methodique" de Latreille foram

ram publicadas em 1828. Assim sendo, adotamos 1828 como o ano de publicação de *Cardisoma guanhumi* Latreille.

Cardisoma crassum Smith, 1870

Cardisoma crassum Smith, 1870: 144; Rathbun, 1918: 345; Garth, 1948: 58; Bott, 1955: 65; Bright, 1966: 184; Türkay, 1970: 349; Bright & Hogue, 1972: 17; Hendrickx, 1984 : 33; Prah1 & Manjarrés, 1984a: 160; Türkay, 1987: 145 ; Hartnoll, 1988: 21.

Cardisoma crassum Miers, 1886: 220 [em].

Descrição: Rathbun, 1918: 345, figs. 108 e 109; Türkay , 1970: 349, figs. 9a-e.

Localidade-tipo: Golfo de Fonseca.

Material examinado: Panamá: Santiago, 3.xii. 1966, H.O. Wright, 1 macho (GCRL-816).

Distribuição geográfica: Costa Oeste do México, El Salvador, Panamá, Colômbia e Perú.

Considerações: Türkay (1970) mencionou 1 macho (SMF-1966) proveniente de Caracas. Contudo, Rodriguez (1980) não citou *C. crassum* para Venezuela, nem nós fomos capazes de encontrar qualquer outro registro desta espécie para o Atlântico. Ao que nos parece, *Cardisoma crassum* Smith está restrito ao lado pacífico do continente Americano e a localidade "Caracas" deve-se provavelmente a um engano.

Cardisoma armatum Herklots, 1851

Cardisoma armatum Herklots, 1851: 7; H. Milne Edwards ,
 1853: 205; Osório, 1885: 187; 1889: 132; 1890: 46; 1895a:
 54; Rathbun, 1900: 277; Bouvier, 1906: 497; Gravier ,
 1906: 499; Calman, 1909: 711; Sandler, 1912: 194; Rath-
 bun, 1921: 456; Monod, 1927: 622; Roux, 1927: 238; Bar-
 nard, 1950: 109; Monod, 1956: 458; Rossignol, 1957: 95 ;
 Guinot & Ribeiro, 1962: 73; Forest & Guinot, 1966: 94 ;
 Türkay, 1973a: 86; Bright & Hogue, 1972: 17; Tür-
 kay, 1987: 145; Hartnoll, 1988: 21; Wolcott, 1988: 68.

Cardisoma carnifex: Brocchi, 1875: 85.

Cardisoma guanhumi: Stimpson, 1858: 100; Greff, 1882: 27 ;
 1884: 53; Osório, 1885: 187; 1889: 129; Ortmann, 1894 :
 736 [part.]; Stimpson, 1907:111.

Cardiosoma armatum Miers, 1886: 220 [e.m.]

Descrição: Türkay, 1973a: 86, figs. 1,3,7-8

Localidade-tipo: St. George del Mina, Boutry.

Material examinado: Senegal: San Luis, 1869, Steindachner ,
 1 macho (NHMW-1664). Guiné Equatorial: Fernando Poo, 23.
 iii.1885, Helgoland Exp., 1 macho (NHMW-6523). Zaire: Malem-
 bo, 1937, E. Darteville, 1 macho (MRAC-17209); Banana, 1938,
 E. Darteville, 1 fêmea (USU-270; idem, vii. 1915, Lang &
 Chapin, 1 fêmea (MRAC-713); idem, 1934, Wanson, 1 macho

(USU-271); idem, vii. 1915, Lang & Chapin, 1 macho e 2 fêmeas (MRAC-710-712). Luanda, vii. 1966, Penriths, 1 fêmea (SAM-A12517).

Distribuição geográfica: Ilhas do Cabo Verde, Senegal a Angola (incluindo as ilhas Fernando Poo e São Thomé, Golfo da Guiné).

Cardisoma carnifex (Herbst, 1796)

Cancer carnifex Herbst, 1796: 163

Cardisoma carnifex: Latreille, 1828: 685; H. Milne Edwards, 1837: 23; 1853: 204; Ortmann, 1897: 339; Calman, 1909 : 711; Stebbing, 1910: 325; Sandler, 1912: 195; Stebbing , 1917: 437; Tesch, 1918: 137; Bouvier, 1921: 60; Rathbun, 1935: 27; Barnard, 1950: 110; Hogue & Bright, 1971: 2 ; Bright & Hogue, 1972: 18; Türkay, 1973a: 89; 1973b: 108; 1973c: 969; 1974: 224; Türkay & Sakai, 1976: 14; Sakai , 1976: 680; Holthuis, 1977: 178; Kensley, 1981: 48; Tür - kay, 1987: 145; Hartnoll, 1988: 21; Wolcott, 1988: 68 ; Dunham & Gilchrist, 1988: 94; Greenaway, 1988: 228 ; McMahon & Burggren, 1988: 253; Herreid & Full, 1988 : 350.

Cardisoma obesum Dana, 1851: 252; 1852: 375; H. Milne Ed-wards, 1853: 205; Stimpson, 1858: 100; 1907: 111.

Carāisoma urvillei H. Milne Edwards, 1853: 204.

Perigrapsus excelsus Heller, 1862: 522.

Carāisoma carnifex Miers, 1886: 219 [em.]

Carāisoma guanhumi var. *carnifex*: Ortmann, 1894: 735

Descrição: Turkey, 1973a: 89; figs. 2,4,9-10,11; 1974: 224, figs. 3,11.

Localidade-tipo: Tranquebar, Índia

Material examinado: Taiwan: Pakuol (Süd Formosa), Haberer, 2 machos e 1 fêmea (ZSM-1421/5); Amping, vi. 1903, 1 macho (ZSM-1421/1). Celebes: Makassar, 1906, Martin, 1 macho e 1 fêmea (ZSM-1431/1). Nova Guiné: St. Josephes River, Central District, vii. 1966, Schulze-Westrum, 1 macho (ZSM-1421/4). Seichelles: Ile Curiense, vii-viii. 1972, Mission Zoologique MRAC-ULB, 1 fêmea (MRAC-53557). Samoa, 1 fêmea (ZSM - 1421/2). Tuamotu: Pukarua, 1966, Salvat Mission II, 1 fêmea (MNHN-B19254). Tahiti, 1857-1859, Novara Exp., 2 fêmeas (NHMW-6522). Australia: Lizard Island, NE.Q., 4. vi. 1987, P. Davie & J. Short, 1 macho (QM-W.12965); idem, 5.vi. 1987, P. Davie & J. Short, 1 macho (QM-W.12966). Sem localidade, 1 fêmea (ZSM-1421/3).

Distribuição geográfica: Mar Vermelho (?Egito, Etiópia), costa leste da África (Quênia, Moçambique e Durban, Ilhas Seichelles, Madagascar, Japão (Amami, Okinawa, Sakishima e Taiwan), Austrália (Cairns) e Polinésia.

Cardisoma rotundum (Quoy & Gaimard, 1824)

Thelphusa rotunda Quoy & Gaimard, 1824: 527

Cardisoma frontalis H. Milne Edwards, 1853: 204; Stimpson ,
1907: 112

Cardisoma hirtipes: Ortmann, 1894: 737; Tesch, 1918: 137
[part.]; Edmondson, 1962: 23; Bright & Hogue, 1972: 18
[part.]

Cardisoma rotundum: Rathbun, 1906: 838 [part.]; Holthuis ,
1953: 34; Türkay, 1973a:92; 1973c: 971; 1974: 234; Tür-
kay & Sakai, 1976: 14; Sakai, 1976: 679; Hartnoll, 1988:
23.

Discoplax rotundum: Türkay, 1987: 145

Descrição: Türkay, 1973a: 92, figs. 5,12,13-14; 1974: 234 ,
figs. 1,14.

Localidade-tipo: Guam.

Material examinado: Tokelau: Atafu, 1 fêmea (NMNZ-4898) ;
idem, I. Tiniela, 1 macho (NMNZ-4897; idem, 14.ii.1973, K.A.
Wodzicki, 1 fêmea (NMNZ-4899); Nokunonu, 1968, K.A. Wodzicki,

1 macho (NMNZ-4896). Loyalty Cailliot, 2 fêmeas (MNHN-B-13141). Nouvelle Calédonia, 1 macho (MNHN-B 17134).

Distribuição geográfica: Japão (Daitojima), Sakishima), Micronésia (Ilhas Marianas, Ilhas Marshall), Melanésia (Ilhas Tokelau, Ilhas Ellice, Ilhas Santa Cruz, Espírito Santo, Tonga, Nova Calédonia). Oceano Índico: Aldabra, Ilhas Cocos, Ilha Maurício.

Considerações: Türkay (1974: 236) mencionou 1 fêmea de *C. rotundum* (MCZ-5769) proveniente do Havaí (Oahu) colecionada por Mann em 1864. Aproximadamente cem anos após esse primeiro registro para Oahu, não havia nenhum dado adicional sobre a ocorrência de qualquer espécie do gênero *Cardisoma* para o Havaí (Edmondson, 1962). Examinando a lista das espécies de Gecarcinidae depositadas no Bishop Museum, Havaí, não pudemos encontrar nenhum exemplar oriundo do arquipélago havaiano. Assim, à parte o exemplar coligido por Mann, não existem dados para justificar a inclusão de qualquer espécie do gênero *Cardisoma* entre a fauna do arquipélago.

Cardisoma hirtipes Dana, 1851

(fig. 4)

Cardisoma hirtipes: Dana, 1851: 253; 1852: 376; H. Milne Edwards, 1853: 205; Stimpson, 1858: 100; Ortmann, 1894 : 737 [part.]; Stimpson, 1907: 111; Calman, 1909: 711 ; Stebbing, 1917: 438; Tesch, 1918: 137 [part.]; Sakai ,

1936: 134; Bright & Hogue, 1972: 18 [part.]; Türkay ,
 1974: 229; Türkay & Sakai, 1976: 14; Sakai, 1976: 679 ;
 Hartnoll, 1988: 21; Wolcott, 1988: 73; Greenaway, 1988 :
 222; Burgren & McMahon, 1988: 308.

Cardisoma hirtipes Miers, 1886: 219 [em.]

Cardisoma rotundum: Rathbun, 1906: 838 [part.]; Edmondson ,
 1962: 23 [part.].

Discoplax rotundum: Türkay, 1987: 145.

Descrição: Türkay, 1974: 229; figs. 2,12-13

Localidade-tipo: Viti

Material examinado: Manus, 1 macho (ZSM-1423/1). Timor, 1
 macho (USU-272). Christmas Islands, 1 fêmea (WAM-501-85. Mal
 lico, 2 machos (MNHN-B. 12271).

Distribuição geográfica: Andaman, Nicobar, Java, Ilhas Chris
 tmas, Japão (Amami; Okinawa, Sakishima e Taiwan), Filipinas,
 Nova Guiné, Arquipélago de Bismarck e Novas Hébridias.

Considerações: À parte um exemplar de *C. hirtipes* (MCZ-5769)
 coligido em Oahu, Havaí, há 125 anos, não existem justifica
 tivas para a inclusão desta ou de qualquer outra espécie do
 gênero *Cardisoma* entre a fauna do arquipélago havaiano.

Cardisoma longipes (A. Milne Edwards, 1867)

Discoplax longipes A. Milne Edwards, 1867: 284; Tesch, 1918: 137, Türkay, 1987: 145.

Cardisoma longipes: Yaldwyn, 1970: 2; Türkay, 1974: 236 ; Hartnoll, 1988: 21.

Descrição: Türkay, 1974: 236, figs. 4, 10, 15.

Localidade-tipo: Nova Caledônia

Material examinado: Ocean Island, viii. 1901. Power & Stephens, 1 macho (AMS-G 3191).

Distribuição geográfica: Ocean Islands, Ilhas Fidji (kandavu), Nova Caledônia e Arquipélago Tuamoto.

Epigrapsus Heller, 1862

Epigrapsus Heller, 1862: 522 [espécie-tipo: *Epigrapsus politus* Heller, 1862] Miers, 1886: 265; Ortmann, 1894: 703 ; Tesch, 1918: 133; Holthuis, 1953: 34; Türkay, 1974: 248 ; Sakay, 1976: 678; Türkay, 1977: 157; 1987: 144; Hartnoll, 1988: 24.

Nectograpsus Heller, 1865: 56 [espécie-tipo: *Nectograpsus politus* Heller, 1865] ..

Grapsodes Heller, 1865: 58 [espécie-tipo: *Grapsodes notatus* Heller, 1865].

Mystacocarcinus Hilgendorf, 1888:26 [espécie-tipo: *Mystacocarcinus crenidens* Hilgendorf, 1888]

Epigrapsus politus Heller, 1862

(figs. 16b, 17b)

Epigrapsus politus Heller, 1862: 522; Miers; 1886: 266 ; Ortmann, 1894: 703; Tesch, 1918: 133; Sandler, 1923: 26; Holthuis, 1953: 34; Türkay, 1974: 248; 1987: 145; Hartnoll, 1988: 24.

Nectograpsus politus Heller, 1865: 57.

Descrição: Türkay, 1974: 248, figs. 7,18.

Localidade-tipo: Taiti

Material examinado: Taiti, 1857-1859, Novara Exp. , 1 macho lectótipo, 1 macho e 2 fêmeas parátipos (NHMW-1825).

Distribuição geográfica: Ilhas Marshall, Sumatra (Atjeh) , Arquipélago de Sumatra, Arquipélago de Bismarck, Carolina [Yap], Tuamotu.

Epigrapsus notatus (Heller, 1865)

(figs. 5,6,11b,12b,15b)

Grapsodes notatus Heller, 1865: 58.

Mystacocarcinus crenidens Hilgendorf, 1888: 29.

Epigrapsus notatus: Tesch, 1918: 134; Türkay, 1973b: 105 ;
1974: 251; Sakai, 1976: 678; Türkay, 1977: 157; 1987 ;
145; Hartnoll, 1988: 24.

Epigrapsus (Grapsodes) notatus: Sandler, 1923: 27.

Epigrapsus (Grapsodes) notatus punctatus: Sandler, 1923: 28.

Epigrapsus (Grapsodes) wolffi Sandler, 1923: 28.

Descrição: Türkay, 1974: 251, figs. 6,9, 19.

Localidade-tipo: Nicobar

Material examinado: Westkust Sumatra, Poeloe Babi, iv. 1913,
E. Jacobson, 3 machos (RMNH-2131). Bismarck Arquipel, Neu
Pommerun, 1 macho (MHa-K 5715); idem, 1 fêmea (MHa-K. 5702).

Distribuição geográfica: Ilhas Bonin, Nicobar; Arquipélago
de Bismark, Nova Guiné e Ilhas Salomão.

Gecarcoidea H. Milne Edwards, 1837.

Gecarcoidea H. Milne Edwards, 1837: 25 [espécie-tipo: *Gecar-*
coidea lalandii H. Milne Edwards, 1837]; Ortmann, 1894 :
738; Rathbun, 1897: 161; Tesch, 1918: 138; Türkay, 1974 :
240; Türkay & Sakai, 1976: 13; Sakai, 1976: 681; Holthuis,
1977: 179; Türkay, 1987: 145; Hartnoll, 1988: 26.

Gecarcoides Agassiz, 1846: 160 [e.m.]

Pelocarcinus H. Milne Edwards, 1853: 203 [espécie-tipo :
Pelocarcinus lalandei H. Milne Edwards, 1853]

Hylaeocarcinus Wood-Mason, 1873: 260 [espēcie-tipo: *Hylaeocarcinus humei* Wood-Mason, 1873].

Limnocarcinus de Man, 1879: 65 [espēcie-tipo: *Limnocarcinus intermedius* de Man, 1879]

Gecarcoidea lalandii H. Milne Edwards, 1837

(figs. 7, 8)

Gecarcoidea lalandii H. Milne Edwards, 1837: 25; Rathbun , 1918: 364; Trkay, 1974: 240; Trkay & Sakai, 1976: 13 ; Sakai, 1976: 681; Holthuis, 1977: 179; Trkay, 1987: 145; Greenaway, 1988: 219.

Pelocarcinus lalandei H. Milne Edwards, 1853: 203; 1855: 183.

Hylaeocarcinus humei Wood-Mason, 1873: 260; 1874: 190

Limnocarcinus intermedius de Man, 1879: 65; Ortmann, 1894 : 739.

Pelocarcinus marchei A. Milne Edwards, 1890: 173

Pelocarcinus cailloti A. Milne Edwards, 1890: 174

Gecarcoidea lalandei: Ortmann, 1894: 738; Tesch, 1918: 138 ; Holthuis, 1953: 35; Hartnoll, 1988: 26

Pelocarcinus humei: Sandler, 1912: 192

Gecarcoidea humei: Bright & Hogue, 1972: 15

Descrio: Trkay, 1974: 240, figs. 5,16.

Localidade-tipo: Australasia

Material examinado: Andaman Island, v.1911, 1 fêmea (AMS - P2722). Bismarck Arch., Mussau Is., Bohu, Tumalaus, 5.ii.1962, 1 macho (ZMK). Bat Island, Purlu Archipel, D.S. Swan, 1 macho (AMS-P.11710). Solomon Islands, Russel Group, x. 1923, A. Watson, 1 macho (AMS-P.6454). Fidschi Ins., Kandavu, 1 macho e 1 fêmea (MHa-K.3393). + (vide contra-folha)

Distribuição geográfica: Mar Vermelho, Japão (Sakishima e Taiwan), Andaman, Arquipélago de Bismarck, Indonésia (Ilha Wetar), Ilhas Salomão e Ilhas Fidji.

Considerações: H. Milne Edwards (1837) citou o Brasil como localidade-tipo de *Gecarcoidea lalandii*, espécie conhecida apenas do Mar Vermelho e da região Indo-Pacífica. O mesmo autor mencionou "Australásia" como localidade-tipo de *Gecarcinus lagostoma*, espécie restrita ao Atlântico. Estamos de acordo com Bouvier (1906), Rathbun (1918), Türkay (1970) e Sakai (1976) que afirmaram ter havido, neste caso, uma troca entre as localidades. Por este motivo e de acordo com a recomendação 72H(a)(4) do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, corrigimos a localidade-tipo de *G. lalandii* para Australásia.

Gecarcoidea natalis (Pocock, 1888)

(figs. 11c, 12c, 15c, 16c, 17c)

Hylaeocarcinus natalis Pocock, 1888: 561*Gecarcoidea lalandii*: Calman, 1909: 710*Gecarcoidea humei natalis*: Bright & Hogue, 1972: 16*Gecarcoidea natalis*: Türkay, 1974: 244; Hicks, Rumpff & Yorkston, 1984: 6; Hicks, 1985: 127; Türkay, 1987: 145; Hartnoll, 1988: 26; Wolcott, 1988: 64; Greenaway, 1988: 246.**Descrição:** Türkay, 1974: 244, figs. 8, 17.**Localidade-tipo:** Ilhas Christmas, Oceano Índico.**Material examinado:** Christmas Islands, 22.vi.1961, W.J. Car, 1 macho (WAM-503.85); idem 1 macho e 2 fêmeas (BM-1911.8.15.18-22); idem, 1 macho (USU-273).**Distribuição geográfica:** Sunda, Ilhas Christmas e Ilhas Cocos.*Gecarcinus* Leach, 1814*Gecarcinus* Leach, 1814: 430 [espécie-tipo: *Cancer ruricola* Linnaeus, 1758]; 1815: 322; Latreille, 1828: 685; H. Milne Edwards, 1837: 25; 1853: 201; Saussure, 1853: 360; Rathbun, 1918: 351; Bright, 1966: 190; Türkay, 1970: 335; Bright & Hogue, 1972: 19; Türkay, 1973a: 95; Powers,

1977: 139; Rodriguez, 1980: 402; Manning & Holthuis ,
1981: 250; Prah1 & Manjarrés, 1984a: 151; Hartnoll, 1988:
24;

Geocarcinus Miers, 1886: 217 [e.m.]

Gecarcinus, subj. *Johngarthia* Türkay, 1970: 335 [espécie-ti-
po: *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1962]

Considerações: Türkay (1970) dividiu o gênero *Gecarcinus*, em dois subgêneros: *Gecarcinus* (para *lateralis*, *ruricola* e *quadratus*) e *Johngarthia* (para *malpilensis*, *planatus*, *lagostoma* e *weileri*). Este procedimento resultou na nomeação de apenas dois grupos monofiléticos da filogenia e deixou três deles (*planatus* + *weileri* + *lagostoma*), (*weileri* + *lagostoma*), (*ru-ricola* + *quadratus*) sem nome.

A ausência de nomes para os grupos monofiléticos de uma filogenia cria dificuldades para que se possa referir a eles. Entretanto, a criação de nomes ou categorias novas para cada dicotomia da filogenia torna os grupos extremamente confusos do ponto de vista nomenclatural, o que, portanto , é indesejável. Por esse motivo, os subgêneros *Gecarcinus* e *Johngarthia* são rejeitados, não obstante se refiram a grupos monofiléticos. Preferimos adotar, neste trabalho, o sistema de referência a grupos monofiléticos desenvolvido por Amorim (1982a) cuja maior conveniência é não criar nomes ou categorias injustificadamente e dar possibilidade de se referir a tais grupos de modo inequívoco.

Chave para as espécies de *Gecarcinus*

- A. Exopodito do terceiro maxilípode (cerdas incluídas) sobrepassando a articulação isquio-meral; apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino curto, com as margens laterais não recurvadas para cima; palpo do primeiro gonópode masculino curto.
- B. Meropodito do terceiro maxilípode não alcançando o epistômio. Margem distal do mero do terceiro maxilípode fortemente achatada *malpilensis*
- BB. Meropodito do terceiro maxilípode dos exemplares com 30 milímetros ou mais de largura da carapaça alcançando o epistômio ou a antênula; emarginação do meropodito do terceiro maxilípode estreita ou ausente.
- C. Emarginação do meropodito do terceiro maxilípode em forma de "V" *planatus*
- CC. Emarginação do terceiro maxilípode localizada no bordo antero-interno ou interno do meropodito; emarginação em forma de fissura; cerdas curtas e espinhosas da face interna do meropodito numerosas e regularmente distribuídas.
- D. Meropodito do terceiro maxilípode não alcançando a antênula; emarginação do terceiro maxilípode localizada no bordo antero interno do meropodito; margem interna do carpo do quelípode armada com espinhos fortes e proeminentes
..... *weileri*

DD. Meropodito do terceiro maxilípode alcançando a antênula; emarginação do terceiro maxilípode localizada no bordo interno do meropodito; margem interna do carpo do quelípode armada com espinhos inconspícuos *lagostoma*

AA. Exopodito do terceiro maxilípode (cerdas incluídas) não sobrepassando a articulação isquio-meral; apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino longo, com as margens laterais recurvadas ou completamente dobradas para cima; palpo do primeiro gonópode masculino longo.

E. Meropodito do terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça alcançando o epistômio; apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino sobrepassando a segunda sutura esternal visível (exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça)..... *lateralis*

EE. Emarginação do meropodito do terceiro maxilípode ausente; meropodito dos exemplares com 30 milímetros ou mais de largura da carapaça alcançando o epistômio ou a antênula.

F. Meropodito do terceiro maxilípode não alcançando a antênula; margem inferior da órbita ocular dos exemplares com menos de 25 milímetros de largura da carapaça ornada com túberculos agudos e proeminentes *quadratus*

FF. Meropodito do terceiro maxilípode alcançando a antênula; margem inferior da órbita ocular dos exemplares com menos de 25 milímetros de largura da carapaça ornada com tubérculos discretos; margens laterais do apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino completamente dobradas para cima *ruricola*

Gecarcinus malpilensis Faxon, 1893

(figs. 13d, 14d, 18c)

Gecarcinus malpilensis Faxon, 1893: 157; 1895: 28; Ortmann, 1897: 337; Bouvier, 1898: 372; Abele, 1975: 69.

Gecarcinus planatus: Rathbun, 1918: 359 [part]; Garth, 1948: 59.

Gecarcinus (Johngarthia) malpilensis: Türkay, 1970: 347 ; Prah1, 1983b: 146; Prah1 & Manjarrés, 1984a: 157; Hartnoll, 1988: 26.

Johngarthia malpilensis: Türkay, 1987: 145.

Descrição: Superfície da carapaça com granulação acentuada, notadamente na região anterior, próximo a região antero-lateral. Largura frontorbital menor do que a metade da largura máxima da carapaça. Regiões hepática e branquial acentuadamente infladas. Um sulco conspícuo, porém não muito profundo, se estende da região frontal à região mesogastrica.

Dois sulcos conspícuos convergem, um de cada região orbital, para a região mesogástrica. Regiões suborbital, sub-hepática e subranquial com estrias paralelas. Margem suborbital interrompida. Dente orbital interno da margem inferior da órbita unido à frente.

Emarginação do meropodito do terceiro maxilípode discreta, bordo anterior do meropodito achatado (figs. 13d, 14d). Terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça alcançando o epistômio. Quelípedes subiguais em tamanho. Dátilo dos pereópodes dos exemplares com 50 milímetros ou mais de largura da carapaça armado com seis fileiras de espinhos. Apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino curto, com as margens laterais levemente recurvadas para baixo. Palpo do primeiro gonópode masculino curto (fig. 18c).

Localidade-tipo: Ilha de Malpelo, Colômbia.

Material examinado: Colômbia: Malpelo Island, 16.i.1933, Vellero III, st. 7-33, 1 macho (USU-284); idem, 1 macho (USU-285); idem, 1 fêmea (AHF).

Distribuição geográfica: Conhecido apenas da Ilha de Malpelo, costa Pacífica da Colômbia.

Considerações: *Gecarcinus malpilensis* diferencia-se de *G. planatus*, *G. weileri* e *G. lagostoma* pelos seguintes caracteres: (1) margem anterior do meropodito do terceiro maxilípode

de (fortemente achatada em *malpilensis*, arredondada em *planatus*, *weileri* e *lagostoma*); (2) emarginação do meropodito do terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça (não alcança o epistômio em *malpilensis*, alcança o epistômio em *planatus* e *weileri*, alcança a antênula em *lagostoma*); (3) emarginação do meropodito do terceiro maxilípode (alargada em *malpilensis*, estreita em *planatus*, *weileri* e *lagostoma*).

Gecarcinus planatus Stimpson, 1862

(figs. 13c, 14c, 18b)

Gecarcinus planatus Stimpson, 1862: 234; Bouvier, 1898: 372; Rathbun, 1918: 359; Garth, 1965: 35; Bright & Hogue, 1972: 19; Hendrickx, 1984: 33; Wolcott, 1988: 68; Adiyodi, 1988: 163.

Geocarcinus planatus Miers, 1886: 218 [em.]

Gecarcinus digueti Bouvier, 1895: 8; Rathbun, 1899: 73.

Gecarcinus (Johngarthia) planatus: Türkay, 1970: 346; Prah1, 1983b: 143; Hartnoll, 1988: 26.

Johngarthia planatus: Türkay, 1987: 145.

Descrição: Superfície da carapaça finamente granulada. Grânulos dispersos na região posterior. Largura frontorbital menor do que a metade da largura máxima da carapaça. Regiões

hepática e branquial acentuadamente infladas. Um sulco conspícuo, porém não muito profundo, se estende da região frontal a região mesogástrica. Dois sulcos conspícuos convergem, um de cada lado da região orbital, para a região mesogástrica. Regiões suborbital, sub-hepática e subbranquial com estrias paralelas. Margem suborbital interrompida. Dente orbital interno da margem inferior da órbita unido à frente.

Emarginação do terceiro maxilípode pronunciada, em forma de "V", localizada no bordo anterior do meropodito (figs. 13c, 14c). Terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça alcançando o epistômio. Quelípodas subguais em tamanho. Dátilo dos pereópodes dos exemplares com mais de 50 milímetros de largura da carapaça armado com seis fileiras de espinhos. Apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino curto, com as margens laterais levemente recurvadas para baixo. Palpo do primeiro gonópode masculino curto (fig. 18b).

Localidade-tipo: Todos Santos, próximo ao Cabo São Lucas, Baixa Califórnia.

Material examinado: México: São Benedicto Island, 1953, J. Lance, 1 macho (AHF); idem, 1 fêmea (AHF); Clipperton Island, 21.vii. 1938, W.L. Schmitt, 1 macho (USU-277).

Distribuição geográfica: México: Golfo da Califórnia, Revil
la Gigedo, Ilhas Clipperton. Colombia: Ilha de Gorgona.

Considerações: *Gecarcinus planatus* diferencia-se de *G. weileri* e de *lagostoma* pelos seguintes caracteres: (1) emarginação do meropodito do terceiro maxilípode (em forma de "V" em *planatus*, em forma de fenda em *weileri* e *lagostoma*) ; (2) emarginação do terceiro maxilípode (localizada no bordo anterior do meropodito do terceiro maxilípode em *planatus*, deslocada para o bordo interno do meropodito em *weileri* e *lagostoma*). (3) cerdas curtas e espinhosas sobre a face interna do meropodito do terceiro maxilípode (pouco numerosas e irregularmente distribuídas em *planatus*, numerosas e regularmente distribuídas em *weileri* e *lagostoma*).

Gecarcinus weileri (Sendler, 1912)

(figs. 13b, 14b)

Gecarcinus ruricola: Greeff, 1882: 26; 1884: 53; Osório ,
1889: 132; 1890: 46; 1895b: 57.

Gecarcinus lagostoma: Ortmann, 1894: 741; 1897: 337 [part.];
Rathbun, 1900: 277; Doflein, 1904: 131; Bouvier, 1906 :
498; Gravier, 1906: 499; Stebbing 1910: 325; Monod ,
1927: 622; 1956: 619; Forest & Guinot , 1966: 94.

Pelocarcinus weileri Sendler, 1912: 191.

Gecarcinus (Johngarthia) weileri: Türkay, 1973a: 96; Hartnoll, 1988: 26.

Gecarcinus weileri: Manning & Holthuis, 1981: 250.

Johngarthia weileri: ~~Türkay, 1976: 96~~; 1987: 145.

Descrição: Superfície da carapaça com granulações quase imperceptíveis, exceto próximo à região orbital. Largura frontorbital menor do que a metade da largura máxima da carapaça. Regiões hepática e branquial acentuadamente infladas. Um profundo sulco estende-se da região frontal à região mesogástrica. Dois sulcos conspícuos convergem, um de cada lado da região orbital, para a região mesogástrica. Regiões suborbital, sub-hepática e subbranquial com estrias paralelas. Margem suborbital interrompida. Dente orbital interno da margem inferior da órbita unido à frente.

Emarginação do terceiro maxilípode pronunciada, em forma de fenda, localizada no bordo antero-interno do mero-podito (figs. 13b, 14b). Terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça alcançando o epistômio. Quelípodas subguais em tamanho. Dátilo dos pereópodes dos exemplares com 50 milímetros ou mais de largura da carapaça armado com seis fileiras de espinhos. Primeiro gonópode masculino dos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça não alcançando a segunda sutura esternal visível. Apêndice terminal córneo do pri-

meiro gonópode masculino curto, com as margens laterais levemente recurvadas para baixo. Palpo do primeiro gonópode masculino curto.

Localidade-tipo: Bibundi, Camerun.

Material examinado: Golfo da Guiné: Isle de San Thomé, xii-ii. 1950-51, Galathea Ekspeditionen (1950-52), 2 machos e 1 fêmea (ZMK); idem, 1 fêmea (USU-280); Insel Rolas bei St. Thomé 24.vii.1901, 2 machos (USU-283).

Distribuição geográfica: Camerun (Victoria, Bibundi), Fernando Poo, São Tomé, Ilhas Rolas, Ilhas Annobon.

Considerações: *Gecarcinus weileri* diferencia-se de *G. lagostoma* pelos seguintes caracteres: (1) meropodito do terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça (não alcança a antênula em *weileri*, alcança a antênula em *lagostoma*); (2) emarginação do terceiro maxilípode (localizada no bordo interno do meropodito em *lagostoma*); (3) margem interna do carpo dos quelípodes (armada com espinhos fortes e proeminentes em *weileri*, armada com espinhos reduzidos em *lagostoma*).

Gecarcinus lagostoma H. Milne Edwards, 1837
(figs. 9,10,11d,12d,13a,14a,15d,16d,17d,18a)

Gecarcinus lagostoma H. Milne Edwards, 1837: 27; 1853: 202 ;
Saussure, 1853: 360; Drew, 1876: 464; Ortmann, 1897: 337;
Bouvier, 1898: 372; Moreira, 1901: 49; Calman, 1909: 710;
Sandler, 1912: 192; Rathbun, 1918: 361; Lobo, 1919: 147 ;
Moreira, 1920: 126; Barnard, 1950: 109; Oliveira, 1951 :
450; Barth, 1958: 265; Fausto Filho, 1966: 34; Chace &
Hobbs, 1969: 197; Fausto Filho, 1974: 20; Rodriguez ,
1980: 404; Wolcott, 1988:56.

Geocarcinus lagostoma Miers, 1886: 217.

Gecarcinus (Johngarthia) lagostoma: Türkay, 1970: 345; Coe-
lho & Ramos, 1972: 204; Türkay, 1973a: 96; Hartnoll, 1988:
24.

Johngarthia lagostoma: Türkay, 1987: 145.

Descrição: Superfície da carapaça fortemente granulada na região anterior. Região posterior com grânulos dispersos. Largura frontorbital menor do que a metade da largura máxima da carapaça. Regiões hepática e branquial (acentuadamente infladas. Um profundo sulco estende-se da região frontal à região mesogástrica. Dois sulcos conspícuos convergem, um de cada lado da região orbital, para a região mesogástrica. Regiões suborbital, sub-hepática e subbranquial com estrias pa-

raíelas. Margem suborbital interrompida. Dente orbital interno da margem inferior da órbita unido à frente.

Emarginação do terceiro maxilípede pronunciada, em forma de fenda, localizada no bordo interno do meropodito (figs. 13a, 14a). Terceiro maxilípede dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça alcançando a antênula. Quelípedes subiguais em tamanho. Dátilo dos pereópodes dos exemplares com 50 milímetros ou mais de largura da carapaça armado com seis fileiras de espinhos. Primeiro gonópode masculino dos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça não alcançando a segunda sutura esternal visível. Apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino curto, com as margens laterais levemente recurvadas para baixo. Palpo do primeiro gonópode masculino curto (fig. 18a).

Localidade-tipo: Brasil

Material examinado: Atol das Rocas, 22.xi, 1982, 2 machos (MNRJ-MD-721); idem, ii, 1972, 2 machos e 3 fêmeas (MZUSP - 6185); idem, ix, 1985, R. Tinoco, 1 macho (MZUSP-7353); idem, 22.xi.1982, 2 machos (MNRJ-MD-721); idem, ii.1972, 1 macho (USU-274). Ilha de Fernando de Noronha, 3 machos e 1 fêmea (MNRJ-MD-706); 1 fêmea (MNRJ-MD-702); idem, G. Augusto, 2 machos (MNRJ-MD-703); idem, 21.vi. 1986, C.B. Castro & D.O. Pires, 1 macho (MNRJ-MD-996). Ilha da Trindade, 9 machos (MNRJ-MD-697); idem, 21.v.1950, 1 fêmea (MNRJ-MD-705); idem,

viz. Praia das tartarugas e Morro do Paredão, 14 machos (MNRJ-MD-698); idem, 4 machos e 2 fêmeas (MNRJ-MD-700); idem, iii.1944, B.A. Lobo, 1 macho (MNRJ-MD-699); idem, 20.xii.1958, Encosta do Morro Nossa Senhora de Lourdes, 2 fêmeas (MNRJ-MD-704); idem, 16.i.1976, S.L. Olson, 3 machos (MNRJ-MD-722); idem, 25.i.1976, S.L. Olson, 8 machos e 2 fêmeas (MNRJ-MD-731); idem, Enseada da Cahoeira, 10.i.1959, J. Becker, 1 fêmea (MNRJ-MD-15); idem, 13.xii.1986, M.S. Tavares & F. W. Kurtz, 5 machos (USU-276); idem, 1 macho (MZUSP-9583); idem 5 machos e 2 fêmeas (MZUSP-9584). Ilha de Martin Vaz, 10.x.1988, M. Carvalho, 1 macho (USU-275). † (vide contra-pág.)

Distribuição geográfica: Trinidad, Brasil (Atol das Rocas, Ilha de Fernando de Noronha, Ilha da Trindade e Ilha Martin Vaz), Ilha Ascensão.

Considerações: H. Milne Edwards (1837) designou Australásia como localidade-tipo de *Gecarcinus lagostoma*, espécie restrita ao Atlântico, e designou o Brasil como localidade-tipo de *Gecarcoidea lalandii*, espécie conhecida apenas da região Indo-Pacífica. Diversos autores (Bouvier, 1906; Rathbun, 1918; Türkay, 1970 e Sakai, 1976) perceberam a troca entre estas localidades, continuando, entretanto, a mencionar Australásia como localidade-tipo de *G. lagostoma* e Brasil como localidade-tipo de *G. lalandii*. Por esse motivo e

de acordo com a recomendação 72H(a)(4) do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, corrigimos a localidade-tipo de *G. lagostoma* para Brasil.

Gecarcinus lateralis (Freminville, 1835)

(figs. 13e, 14e, 18e, 19b)

Ocypoda lateralis Freminville, 1835: 224

Gecarcinus lateralis: H. Milne Edwards, 1837: 27; 1853: 202; Saussure, 1853: 360; Stimpson, 1862: 233; Brocchi, 1875: 84; Ortamn, 1894: 740; Rathbun, 1918: 355; Chace & Holthuis, 1948: 26; Garth, 1948: 59; Bright, 1966: 190; Chace & Hobbs, 1969: 198; Bright & Hogue, 1972: 21; Klaassen, 1975: 101; Britton, 1976: 251; Diaz & Rodriguez, 1977: 486; Powers, 1977: 139; Blis *et al.*, 1978: 15; Garth, 1978: 328; Rodriguez, 1980: 403; Lemaitre, 1981: 261; Prah1, 1983a: 25; Savazzi, 1985: 148; Abele & Kim, 1986: 61; Trkay, 1987: 145; Wolcott, 1988: 56.

Gecarcinus depressus Saussure, 1858: 439.

Geocarcinus depressus Miers, 1886: 218 [em.]

Gecarcinus (Gecarcinus) lateralis lateralis: Trkay, 1970: 337; Prah1 & Manjarrs, 1984a: 154.

Gecarcinus (Gecarcinus) lateralis: Trkay, 1973c: 974; Prah1 & Manjarrs, 1983: 32; 1984b: 6; Hartnoll, 1988: 24.

Descrição: Superfície da carapaça com granulações quase im perceptíveis, exceto próximo à região orbital. Largura front orbital menor do que a metade da largura máxima da carapaça. Regiões hepática e branquial acentuadamente infladas . Um profundo sulco inicia-se na região frontal e se interrompe antes de alcançar a região mesogástrica. Dois sulcos pouco pronunciados convergem, um de cada região orbital, para a região mesogástrica. Regiões suborbital, sub-hepática e subbranquial com estrias paralelas. Margem suborbital interrompida. Dente orbital interno da margem inferior da órbita unido à frente.

Bordo anterior do meropodito do terceiro maxilípode e marginado (fig. 13e). Terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça alcançando o epistômio. Quelípodes subiguais em tamanho. Dátilo dos nereópodes armados com quatro fileiras de espinhos. Primeiro gonópode masculino dos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça sobrepassando a segunda sutura esternal visível (fig. 19b). Apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino longo, com as margens laterais recurvadas para cima. Palpo do primeiro gonópode masculino longo (fig. 18e).

Localidade-tipo: Guadalupe.

Material examinado: Haiti, 1 macho e 1 fêmea (NMB-598a) .
Saint Croix: Mont Serrat Gut Jolly Hill, 20.xii.1905, 1 fê-

mea (ZMK). Dominica: Portsmouth, 1.xii.1903, Heitz, 1 macho (ZSM-1425/1); costa oeste, x.1902, Othmer, 4 machos e 4 fêmeas (ZSM-1425/2). Barbados: Bridgetown, Heitz, 1 macho (ZSM-1426/1); Hastings, 2 machos e 3 fêmeas (NMB-920a). Costa Rica, 2 machos (USU-282); idem, Punta Arenas, 1 macho (USU-281). Venezuela: Mamo, Distrito Federal, 16.viii.1950, M. Duplat, 2 machos (USU-286); Estado de Miranda, Fazenda El Laton, C. Galon, 1 macho e 1 fêmea (IVIC).

Distribuição geográfica: Bermuda, Flórida, Texas, México, Antilhas (Bahamas, Cuba, Jamaica, Haiti, República Dominicana, Porto Rico, Saint Croix e Barbados), El Salvador, Honduras, Costa leste da Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Colômbia e Venezuela.

Considerações: Bott (1955), apoiando-se na distribuição irregular de *Gecarcinus quadratus* Saussure e *Gecarcinus lateralis* (Freminville), colocou *quadratus* na sinonímia de *lateralis*.

Türkay (1970) mencionou que é possível separar *quadratus* de *lateralis*, uma vez que a emarginação do meropodito do terceiro maxilípode está presente em *lateralis* e ausente em *quadratus*. Entretanto, observando que a emarginação do terceiro maxilípode é pouco pronunciada em exemplares oriundos da América Central, Türkay (1970) decidiu considerar os exemplares centro americanos como formas de transição e co

locar *quadratus* como subespécie de *lateralis*.

Posteriormente, Türkay (1973c) afirmou que a grande variabilidade apresentada pela emarginação do terceiro maxilípode justifica a inclusão de *quadratus* na sinonímia de *lateralis*.

Autores como Powers (1977) e Hendrickx (1984) continuaram a tratar *G. quadratus* e *G. lateralis* como espécies distintas, sem contudo apresentar justificativas.

Entretanto, indivíduos adultos de *G. quadratus* e *G. lateralis*, ainda que semelhantes, podem ser separados pela emarginação do meropodito do terceiro maxilípode (ausente em *quadratus* e presente em *lateralis*, embora alguns indivíduos de *lateralis* apresentem a emarginação do terceiro maxilípode bastante tênue). Todavia, são os jovens que se prestam melhor para reconhecer as duas formas. Exemplares de *G. lateralis* e *G. quadratus* com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça se diferenciam facilmente pelo primeiro gonópode masculino, cujo comprimento sobrepassa a segunda sutura esternal visível em *lateralis* e não alcança a segunda sutura esternal visível em *quadratus*). Por esses motivos, consideramos *G. lateralis* e *G. quadratus* duas espécies distintas.

Gecarcinus quadratus Saussure, 1853

(figs. 13g, 14g, 19a, 20a)

Gecarcinus quadratus Saussure, 1853: 360; H. Milne Edwards , 1853: 202; Stimpson, 1862: 233; Faxon, 1893: 157; Ortmann, 1894: 740; Faxon , 1895: 28; Rathbun, 1918: 358; Garth , 1948: 92; Bright, 1966: 190; Bright & Hogue, 1972: 20 ; Powers, 1977: 140; Hendrickx, 1984: 33; Wolcott, 1988: 68.

Gecarcinus lateralis: Bott, 1955: 65; Türkay, 1987: 145
[part.]

Gecarcinus (Gecarcinus) lateralis quadratus: Türkay, 1970 : 338; Prah1 & Manjarrēs, 1984a: 155.

Gecarcinus (Gecarcinus) lateralis: Türkay, 1973c: 974 [part.]

Descrição: Superfície da carapaça granulada anteriormente , com granulação dispersa na região posterior. Largura frontorbital menor do que a metade da largura máxima da carapaça . Regiões hepática e branquial acentuadamente infladas. Um sulco conspícuo porém não muito profundo, se estende da região frontal à região mesogástrica. Dois sulcos pouco pronunciados convergem, um de cada região orbital, para a região mesogástrica. Regiões suborbital, sub-hepática e subbranquial com estrias paralelas. Margem suborbital interrompida . Dente orbital interno da margem inferior da órbita unido à frente.

Meropodito do terceiro maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça não emarginado (fig. 13g), alcançando o epistômio. Quelípodés subiguais em tamanho. Dátilo dos pereópodes armado com quatro fileiras de espinhos. Primeiro gonópode masculino dos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça não alcançando a segunda sutura esternal visível (fig. 19a). Apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino longo, com as margens laterais recurvadas para cima. Palpo do primeiro gonópode masculino longo.

Localidade-tipo: Mazatlan, México.

Material examinado: México: Jalisco, Tenacatita Bay, 18.iii. 1933, Veleró III. st. 123-33, 1 fêmea (AHF). Tenacatita, 3 machos (AHF). Nicarágua: Corinto, 1 macho (NMB-598b). Panamá: Secas Island, 3 machos (AHF); Cocos Island, Wafer Bay, 1.iii. 1933, Veleró III, st. 105-33, 2 machos (AHF); Honda Bay, 1 macho (AHF).

Distribuição geográfica: Costa oeste do México, Antilhas (Saint Croix, Jamaica e Barbados), El Salvador, Nicarágua, Costa Rica, Panamá e Colômbia. Equador e Perú.

Considerações: *Gecarcinus quadratus* diferencia-se de *Gecarcinus ruricola* pelos seguintes caracteres: (1) meropodito do maxilípode dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça (não alcançando a antênula em *quadratus*, al-

cançando a antênula em *ruricola*); (2) margens laterais do apêndice terminal corno do primeiro gonópode masculino (recurvadas para cima em *quadratus*, completamente dobradas para cima em *ruricola*); margem inferior da órbita dos exemplares com menos de 25 milímetros de largura da carapaça (ornada com tubérculos agudos e proeminentes em *quadratus*, ornada com tubérculos discretos em *ruricola*); (4) número de fileiras de espinhos no dátilo dos pereópodes dos exemplares com 50 milímetros ou mais de largura da carapaça (quatro fileiras de espinhos em *quadratus*, seis fileiras de espinhos em *ruricola*).

Bott (1955) mostrou que o número de fileiras de espinhos no dátilo dos pereópodes varia com a idade. Türkay (1970) acredita que por este motivo o número de fileiras de espinhos não pode ser utilizado como caráter taxonômico. Entretanto, exemplares de *quadratus* e *ruricola* com aproximadamente 25 milímetros de largura de carapaça apresentam quatro fileiras de espinhos. A partir de aproximadamente 50 milímetros de largura da carapaça *ruricola* passa a apresentar seis fileiras de espinhos, enquanto que *quadratus* permanece com quatro fileiras de espinhos no dátilo dos pereópodes. Assim sendo, o número de fileiras de espinhos no dátilo dos pereópodes é perfeitamente utilizável como caráter taxonômico, desde que se comparem exemplares de mesmo tamanho.

Gecarcinus ruricola (Linnaeus, 1758)

(figs. 13f, 14f, 18d, 20b)

Cancer ruricola Linnaeus, 1758: 626; Herbst, 1783: 119 ;
1790: 262; 1799: 39.

Ocypode tourlourou Latreille, 1803: 36; 1806: 31.

Gecarcinus ruricola: Leach, 1815: 322; Latreille, 1828 :
625; ^{1829:50} H. Milne Edwards, 1837: 26; Lamarck, 1838: 459; H.
Milne Edwards, 1853: 202; Saussure, 1853: 360; H. Milne
Edwards, 1855: 184; Stimpson, 1862: 233; Wood-Mason ,
1874: 189; Faxon, 1893: 158; 1895: 29; Ortamann, 1897 :
337; Bouvier, 1898: 372; Sandler, 1912: 192, Rathbun ,
1918: 352; Chace & Holthuis, 1948: 26; Chace & Hobbs ,
1969: 200; Bright & Hogue, 1972: 20; Powers, 1977: 140 ;
Rodriguez, 1980: 403; Prah1, 1983a: 25; Abele & Kim ,
1986: 62; Trkay, 1987: 145; Wolcott, 1988: 56.

Ocypode rubra Fremenville, 1835: 222.

Gecarcinus (Gecarcinus) ruricola: Trkay, 1970: 336; Hart-
noll, 1988: 24.

Descrio: Superfcie da carapaa granulada anteriormente ,
cm granulao bem dispersa na regio posterior. Largura
frontorbital menor do que a largura mxima da carapaa. Re-
gies heptica e branquial acentuadamente infladas. Um pro -
fundo sulco estende-se da regio frontal  regio mesogstri

ca . Dois sulcos conspícuos convergem, um de cada região orbital, para a região mesogástrica. Regiões suborbital, subhepática e subranquial com estrias paralelas. Margem suborbital interrompida. Dente orbital interno da margem inferior da órbita unido à frente.

Meropodito do terceiro maxilípodés dos exemplares com mais de 30 milímetros de largura da carapaça não emarginado (fig. 13f), alcançando a cavidade antenular. Quelípodés subiguais em tamanho. Dátilo dos pereópodes dos adultos armado com seis fileiras de espinhos. Primeiro gonópode masculino dos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça não alcançando a segunda sutura esternal visível. Apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino longo, com as margens laterais completamente dobradas para cima. Palpo do primeiro gonópode masculino longo (fig. 18d).

Localidade-tipo: América.

Material examinado: Cuba: Ensenada de Cajon off C. San Antonio, 22.v.1914, 1 macho e 1 fêmea (USU-278). Jamaica: Montego Bay, E.A. Andrews, 1 macho e 1 fêmea (USU-279).

Distribuição geográfica: Bahamas, Sudeste da Flórida, Cuba, Ilhas Cayman, Jamaica, Ilhas Navassa, República Dominicana, Porto Rico, Saint Croix, Barbados, Curaçao, Old Providence, Ilhas Swan.

4.3. Apêndice

Apresentamos nesta parte do trabalho os resultados da análise cladística que apoiam a retirada do gênero *Ucides* Rathbun, 1897, da família Gecarcinidae.

Ucides Rathbun, 1897

Uca Latreille, 1819: 96 |espécie-tipo: *Uca una* Latreille ,
1819| |pré-ocupado por *Uca Leach*, 1814|

Ucides Rathbun, 1897: 154 |espécie-tipo: *Cancer cordatus* Linnaeus, 1763|

Oedipleura Ortmann, 1897: 334 |espécie-tipo: *Oedipleura cordata* Ortmann, 1897|.

Considerações: As espécies do gênero *Ucides* tem sido frequentemente agrupadas junto aos Gecarcinidae.

Um dos primeiros autores a reconhecer a semelhança entre estes dois grupos foi Latreille (1817), que agrupou *Cancer ruricola* Linnaeus, 1758 (atualmente *Gecarcinus ruricola*) e *Cancer uca* Linnaeus, 1763 (atualmente *Ucides cordatus*) sob "Les Gecarcins". Posteriormente, Latreille (1828) arranhou sob "Tournaloux" os gêneros *Uca* Latreille (atualmente *Ucides*), *Cardisoma* Latreille e *Gecarcinus* Leach. Quando H. Milne Edwards, 1837 propôs os Gecarcinidae manteve *Uca* Latreille junto aos Gecarcinidae típicos (*Cardisoma*, *Epigrapsus* ,

Gecarcoidea e *Gecarcinus*). Desde então o gênero *Ucides* tem sido repetidamente considerado como pertencente à família Gecarcinidae.

Com base na morfologia externa dos adultos, Chace & Hobbs (1969) consideraram que *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* formam um grupo homogêneo, que se distingue de *Ucides* (fig. 16f, 23) por apresentar um espaço romboidal entre o terceiro par de maxilípedes e o dátilo dos pereópodes armados com fileiras de espinhos (fig. 3, 5, 7, 9, 16a,b,c,d). *Ucides* tem a carapaça ovalada com as regiões laterais infladas em comum com os Gecarcinidae. Chace & Hobbs (1969), admitindo a premissa de que os caracteres da carapaça têm importância sistemática menor do que os caracteres do terceiro maxilípede e pereópodes, propuseram que o gênero *Ucides* fosse transferido da família Gecarcinidae, no que foram apoiados por Türkay (1970).

Entretanto, só é possível entender as relações filogenéticas entre dois grupos em relação a um terceiro. Além do mais, os argumentos de Chace & Hobbs (1969) não impedem que se possa ordenar os caracteres em questão em dois níveis de universalidade distintos, o que permitiria manter *Ucides* entre os Gecarcinidae. O primeiro nível de universalidade, mais amplo, tem por base os caracteres da carapaça sustenta o grupo *Ucides*, *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*. Já o segundo nível de universalidade define,

com base nos caracteres do terceiro maxilípode e pereópodes, o subgrupo *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* (fig. 1).

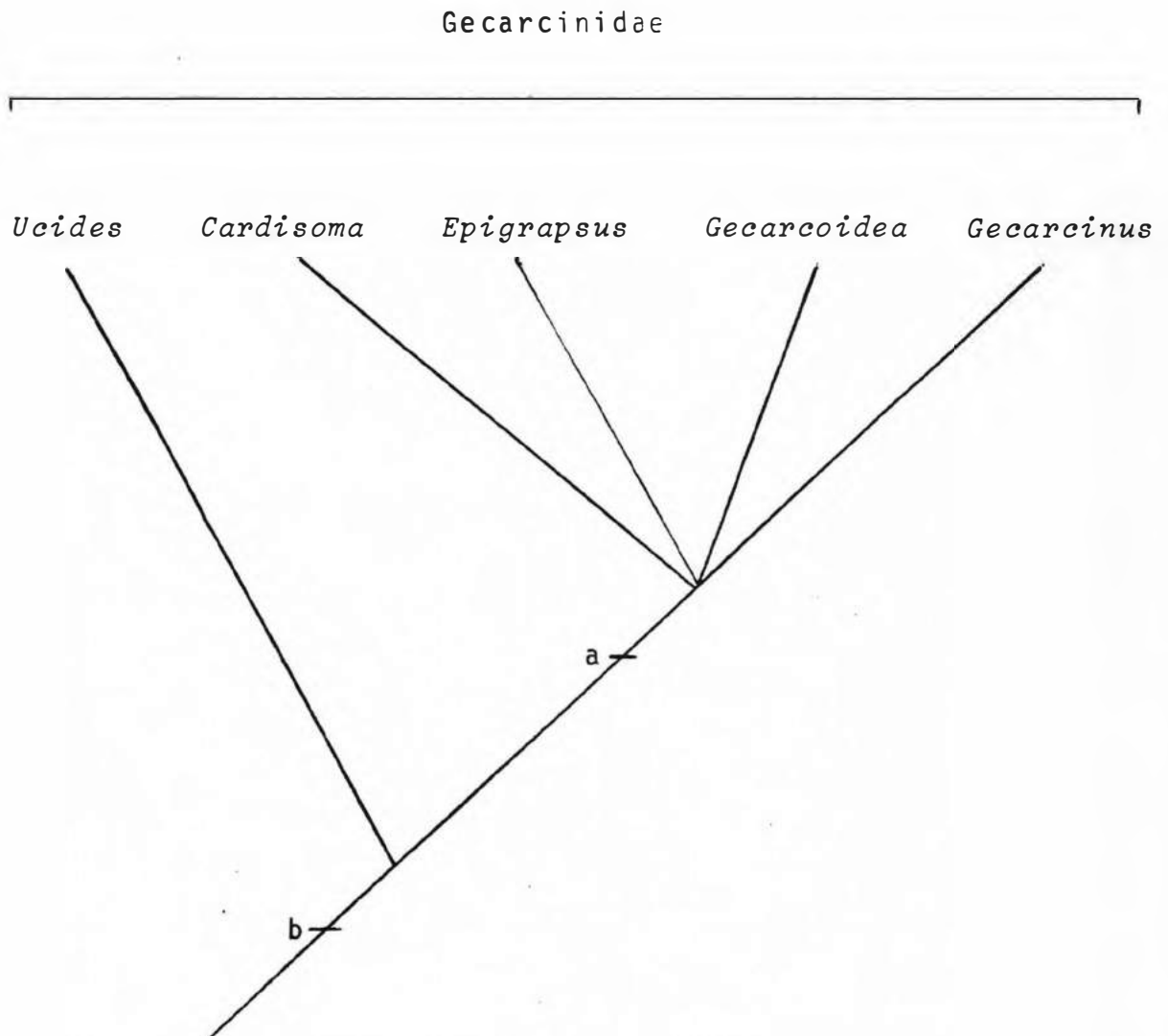


Fig. 1. Relações internas em Gecarcinidae com base nos caracteres mencionados por Chace & Hobbs (1969). (a) carapaça ova-

lada com as regiões laterais infladas; (b) espaço romboidal entre o terceiro par de maxilípodés; dátilo dos pereópodes armados com fileiras de espinhos.

Como demonstrarei a seguir, os Gecarcinidae típicos (*Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcinoidea* e *Gecarcinus*) e os Grapsidae têm maior parentesco filogenético entre si do que com quaisquer outros grupos: Gecarcinidae (figs. 3, 5, 7, 9, 17a,b,c,d) e Grapsidae (figs. 21, 17e) formam um grupo monofilético definido pelas seguintes sinapomorfias: (1) terceiro par de maxilípodés com um espaço romboidal entre eles (o estado plesiomórfico encontrado no grupo externo, demais Brachyrhyncha, apresenta um espaço reduzido entre os maxilípodés. O estado apomórfico mostra o espaço entre os maxilípodés bem desenvolvido, deixando a mandíbula exposta); (2) presença de um apêndice terminal córneo bem desenvolvido no primeiro gonópode masculino (o estado plesiomórfico encontrado no grupo externo apresenta o apêndice terminal córneo extremamente reduzido ou ausente. O estado apomórfico exibe o apêndice terminal córneo do primeiro gonópode bem desenvolvido).

Ucides não compartilha nenhuma destas sinapomorfias, uma vez que o espaço entre o terceiro par de maxilípodés está bastante reduzido (fig. 23) e o apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino é rudimentar (fig. 17f).

Por esse motivo, o gênero *Ucides* deve ser colocado em um ramo externo ao grupo monofilético formado por Grapsidae e Gecarcinidae (fig. 2).

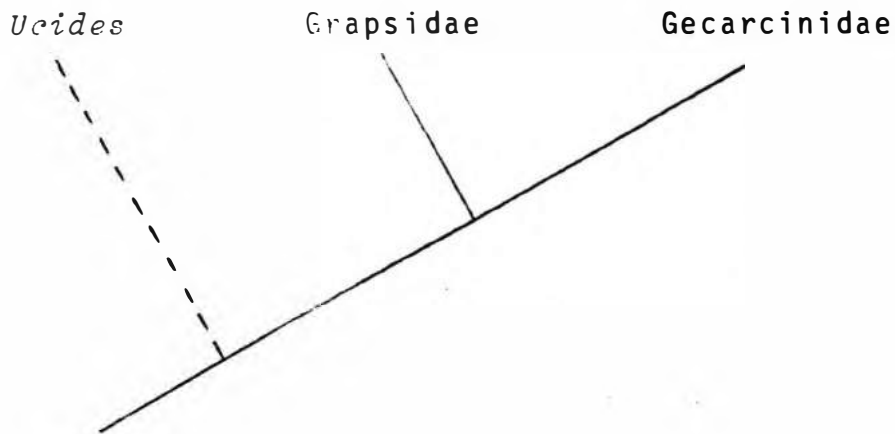


Fig. 2. Relações filogenéticas entre *Ucides* e as famílias Grapsidae e Gecarcinidae.

A carapaça ovalada, com as regiões laterais fortemente entumescidas é uma apomorfia (o estado plesiomórfico encontrado no grupo externo não apresenta a carapaça com as regiões laterais infladas) comum a *Ucides* e aos Gecarcinidae. Porém como Gecarcinidae e Grapsidae têm maior parentesco filogenético entre si do que com *Ucides*, os caracteres da carapaça são considerados uma homoplasia entre *Ucides* e Gecarcinidae.

Autores como Chace & Hobbs (1969) e Türkay (1970, 1983), admitiram a semelhança entre as espécies do gênero *Ucides* e os *Ocypodidae*. Rodrigues (1982) concluiu que o desenvolvimento pós-embrionário de *Ucides cordatus* (L.) se

assemelha ao dos Ocypodidae. Muito embora a análise cladística da família Gecarcinidae não contribua para esclarecer as relações filogenéticas entre *Ucides* e os demais Ocypodidae, a semelhança morfológica entre esses dois grupos indica que a decisão mais acertada no momento é considerar o gênero *Ucides* como pertencente àquela família.

4.4. Análise cladística

Análise cladística dos gêneros de Gecarcinidae

O exame de exemplares machos e fêmeas das espécies conhecidas de Gecarcinidae proporcionou a seleção e estudos de quarenta e seis caracteres da morfologia externa. A análise destes caracteres nos possibilitou formular uma hipótese das relações filogenéticas (fig. 24) entre os quatro gêneros da família.

Caráter 1 - Carapaça subquadrada é o estado plesiomórfico encontrado no grupo externo. O estado apomórfico, presente em *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, apresenta a carapaça transversalmente ovalada.

Caráter 2 - Largura frontorbital medindo muito mais da metade da largura máxima da carapaça é o estado plesiomórfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomórfico, presente em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, apresenta a largura do bordo frontorbital menor do que a metade da largura má

xima da carapaça.

Caráter 3 - Fronte com um entalhe para receber o septo interantennular é o estado plesiomórfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomórfico, presente em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, apresenta um septo ao invés de um entalhe.

Caráter 4 - Região hepática não entumescida é o estado plesiomórfico, presente no grupo externo. O estado apomórfico, presente em todos os Gecarcinidae, apresenta a região hepática nitidamente entumescida.

Caráter 5 - Região branquial nitidamente entumescida é o estado apomórfico encontrado em todos os Gecarcinidae; o grupo externo apresenta a região branquial comum.

Caráter 6 - Órbita ocular fechada é o estado plesiomórfico encontrado apenas em *Gecarcinus*; todos os demais gêneros mostram órbitas abertas.

Caráter 7 - Margem superior da órbita ocular com um dente no ângulo externo corresponde ao estado plesiomórfico, observado em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. A ausência deste dente é o estado apomórfico, encontrado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*.

Caráter 8 - Margem inferior da órbita ocular não interrompida é o estado plesiomórfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomórfico, presente em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, apresenta uma interrupção na margem inferior da órbita ocular.

Carãter 9 - Margem inferior da òrbita ocular fortemente rebaixada ã o estado apomòrfico presente apenas em *Epigrapsus*; os demais gêneros apresentam a òrbita comum.

Carãter 10 - Comprimento da margem inferior da òrbita ocular sobrepassando em muito o comprimento da margem superior ã o estado apomòrfico encontrado apenas em *Epigrapsus*; nos demais gêneros o comprimento das margens superior e inferior são proporcionais.

Carãter 11 - Sulco que se inicia no ângulo orbital externo e que se dirige para a regiãõ pterigostomial inconspícuo ou ausente ã o estado apomòrfico encontrado em todos os Gecarcinidae; o sulco bem marcado corresponde ao estado plesiomòrfico.

Carãter 12 - A ausência do sulco mencionado anteriormente ã a condiçãõ derivada, presente em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*. O estado plesiomòrfico, observado em *Cardisoma*, corresponde ao sulco do ângulo externo da òrbita inconspícuo.

Carãter 13 - Dente orbital interno de tamanho moderado ã o estado plesiomòrfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomòrfico, observado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* corresponde ao dente orbital interno bastante saliente.

Carãter 14 - O dente orbital interno estã posicionado dentro da cavidade orbital no estado plesiomòrfico. (*Cardisoma* e *Epigrapsus*). Jã no estado apomòrfico, presente em *Gecarcoidea*

coiãea e *Gecarcinus*, o dente orbital interno está posicionado na margem inferior da órbita.

Carãter 15 - Pedũnculo ocular aproximadamente reto ẽ o estado plesiomũrfico (*Cardisoma*). O estado apomũrfico corresponde ao pedũnculo ocular recurvado para cima (*Epi-grapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Carãter 16 - Antena excluída da órbita ẽ o estado apomũrfico, presente apenas em *Gecarcinus*; os demais gẽneros apresentam a antena incluída na órbita.

Carãter 17 - Antena maior do que o dente orbital interno da margem inferior da órbita ẽ o estado plesiomũrfico, presente em *Cardisoma* e *Epi-grapsus*. O estado apomũrfico, observado em *Gecarcoiãea* e *Gecarcinus*, corresponde a antena nitidamente menor do que o dente orbital interno da margem inferior da órbita.

Carãter 18 - Antẽnulas afastadas em relaãõ à largura da fronte ẽ o estado plesiomũrfico, observado em *Cardisoma* e *Epi-grapsus*. O estado apomũrfico, presente em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, mostra as antẽnulas prõximas em relaãõ à largura da fronte.

Carãter 19 - Septo interantenuar proeminente (plesiomũrfico) aparece em *Cardisoma* e *Epi-grapsus*, enquanto que em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* o septo interantenuar ẽ de tamanho moderado (apomũrfico).

Carãter 20 - Septo interantenuar largo ẽ o estado pleiomõrfico , presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomõrfico, observado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, mostra o septo interantenuar estreito.

Carãter 21 - Ausẽncia da carena transversal da regiãõ suborbital ẽ o estado plesiomõrfico, observado em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomõrfico, encontrado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* corresponde a presenãa da carena transversal ã regiãõ suborbital.

Carãter 22 - Regiãõ pterigostomial levemente pilosa (plesiomõrfico) ocorre em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*. O estado apomõrfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*, apresenta a regiãõ pterigostomial densamente pilosa.

Carãter 23 - Regiãõ pterigostomial com pelos regularmente distribuĩdos (plesiomõrficos) aparece em *Cardisoma* e *Epigrapsus*, enquanto que pelos com distribuĩãõ irregular (apomõrfico) estãõ presentes em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*.

Carãter 24 - Linha epimeral terminando entre o quarto e o quinto para de pereõpodes (plesiomõrfico) ocorre em *Cardisoma*. Em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* a linha epimeral termina entre o terceiro e o quarto par de pereõpodes (apomõrfico).

Caráter 25 - Margens laterais do quadro bucal recobertas parcialmente pelo terceiro maxilípode é o estado plesiomórfico (*Cardisoma* e *Epigrapsus*). O estado apomórfico apresenta o quadro bucal totalmente recoberto pelo terceiro maxilípode (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Caráter 26 - Meropodito do terceiro maxilípode reduzido em relação ao isquio é o estado apomórfico presente apenas em *Gecarcoidea*; nos demais gêneros o mero e o isquiopodito são subiguais em tamanho.

Caráter 27 - Margem externa do meropodito do terceiro maxilípode chanfrada para receber o exopodito é o estado plesiomórfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomórfico, encontrado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, apresenta a margem externa do meropodito livre de chanfradura.

Caráter 28 - Palpo do terceiro maxilípode articulado no ângulo antero-externo do meropodito (plesiomórfico) é a condição presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. Em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* o palpo encontra-se articulado na face interna do meropodito (apomórfico).

Caráter 29 - Palpo do terceiro maxilípode desenvolvido é o estado plesiomórfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomórfico, encontrado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, apresenta o palpo do terceiro maxilípode reduzido.

Carãter 30 - Palpo do terceiro maxilípode com cerdas longas e flexíveis corresponde ao estado plesiomórfico (*Cardisoma* e *Epigrapsus*). Cerdas curtas e espinhosas no palpo do terceiro maxilípode indicam o estado apomórfico (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Carãter 31 - Palpo do terceiro maxilípode oculto é o estado apomórfico presente apenas em *Gecarcinus*; os demais gêneros apresentam o palpo exposto.

Carãter 32 - Exopodito do terceiro maxilípode desenvolvido (plesiomórfico) aparece em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomórfico, observado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* corresponde ao exopodito reduzido.

Carãter 33 - Exopodito do terceiro maxilípode exposto é o estado plesiomórfico, encontrado em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomórfico, exopodito oculto, está presente em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*.

Carãter 34 - Pilosidade densa sobre a face externa do exopodito do terceiro maxilípode é o estado apomórfico presente apenas em *Cardisoma*; os demais gêneros apresentam pelos escassos sobre a face externa do exopodito.

Carãter 35 - Cerdas longas nas margens do exopodito do terceiro maxilípode, ausente no estado plesiomórfico (*Cardisoma* e *Epigrapsus*) e presente no estado apomórfico (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Carãter 36 - Exopodito do terceiro maxilípode com flagelo desenvolvido (plesiomórfico) ocorre em *Cardisoma*. *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* apresentam o flagelo reduzido ou ausente (apomórfico).

Carãter 37 - O estado plesiomórfico corresponde ao flagelo do exopodito do terceiro maxilípode de tamanho normal ou reduzido (*Cardisoma* e *Epigrapsus*). O estado apomórfico está representado pela ausência de flagelo (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Carãter 38 - Exopodito do segundo maxilípode com flagelo desenvolvido (plesiomórfico) ocorre em *Cardisoma*, enquanto que flagelo reduzido ou ausente (apomórfico) ocorre em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*.

Carãter 39 - O estado plesiomórfico corresponde ao flagelo do exopodito do segundo maxilípode de tamanho normal ou reduzido (*Cardisoma* e *Epigrapsus*). O estado apomórfico está representado pela ausência de flagelo (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Carãter 40 - Exopodito do primeiro maxilípode com flagelo desenvolvido (plesiomórfico) está presente em *Cardisoma*, enquanto que flagelo reduzido ou ausente (apomórfico) ocorre em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*.

Carãter 41 - O estado plesiomórfico corresponde ao flagelo do exopodito do primeiro maxilípode de tamanho normal ou reduzido (*Cardisoma* e *Epigrapsus*). O estado apomórfico está representado pela ausência de flagelo (*Gecarcoidea* e *Gecarcinus*).

Carãter 42 - Opêrculo da glândula excretora aproximadamente na mesma altura da margem interior da òrbita ã estado plesiomòrfico, presente em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomòrfico, observado em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, apresenta o opêrculo da glândula excretora posicionado abaixo da margem inferior da òrbita.

Carãter 43 - Dãtilo dos pereòpodes livre de espinhos ã o estado plesiomòrfico encontrado no grupo externo. O estado apomòrfico, compartilhado por todos os *Gecarcinidae*, apresenta o dãtilo dos pereòpodes armado com fileiras de espinhos.

Carãter 44 - Um tufo de cerdas entre a coxa do terceiro e quarto pereòpodes ã o estado apomòrfico, presente apenas em *Epigrapsus*; nos demais gêneros o tufo de cerdas estã ausente.

Carãter 45 - Pulosidade das margens do abdomen das fêmeas fortemente desenvolvida ã o estado plesiomòrfico, observado em *Cardisoma* e *Epigrapsus*. O estado apomòrfico, presente em *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*, corresponde a pilosidade das margens do abdomen das fêmeas levemente desenvolvida.

Carãter 46 - Abertura distal do primeiro gonòpode masculino na extremidade do apêndice terminal còrneo (plesiomòrfico) estã presente em *Cardisoma*. Em *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* a abertura distal do primeiro gonòpode masculino ã subterminal (apomòrfico).

A hipótese de monofilia para os gêneros *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus* tem apoio nos caracteres 1, 4, 5, 11 e 43. A primeira cladogênese separou *Cardisoma* do grupo *Epigrapsus* +. A imensa maioria dos caracteres analisados são plesiomórficos para *Cardisoma*. Este grupo modificou-se muito pouco em relação ao plano morfológico dos Grapsidae. *Cardisoma* desenvolveu-se como um grupo bastante conservativo acumulando apenas duas sinapomorfias (22, 34). O seu grupo irmão *Epigrapsus* + acumulou diversas modificações (12, 15, 24, 46), principalmente em relação aos maxilípodés (36, 38, 40).

O evento cladogenético seguinte dividiu os grupos *Epigrapsus* e *Gecarcoidea* +. O ramo precoce, *Epigrapsus*, sofreu modificações na região da órbita ocular (9, 10) e desenvolveu independentemente um caráter (22) em comum com *Cardisoma*. Uma outra derivação importante relaciona-se à obtenção de água intersticial para umedecer as brânquias (44). Por seu turno, o ramo retardado, *Gecarcoidea* +, experimentou um número significativamente maior de derivações. A maioria dos caracteres analisados mostraram ser sinapomorfias deste nível de universalidade. Ao nível desta dicotomia tiveram origem caracteres que distanciaram o grupo *Gecarcoidea* + do plano morfológico observado nos demais Gecarcinidae. Houve modificações nas regiões frontal (2, 3), orbital (7, 8, 13, 14), suborbital (21) e pterigostomial (23).

A antena e a antênula também sofreram modificações (17, 18, 19, 20), assim como o opérculo da glândula excretora (42) e o abdomen das fêmeas (45). Entretanto, as transformações mais numerosas e profundas ocorreram na região bucal (25, 27, 28, 29, 30, 32, 33, 35, 37, 39, 41).

A cladogênese seguinte resultou na separação de *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*. *Gecarcoidea* quase não sofreu alterações em relação ao plano morfológico estabelecido na dicotomia anterior, mostrando apenas uma única derivação no terceiro maxilípode (26). *Gecarcinus* também não experimentou maiores alterações em relação ao plano básico fixado no evento anterior. Houve apenas modificações na órbita (6), na antena (16) e no palpo do terceiro maxilípode (31).

A exemplo do ocorrido nas dicotomias anteriores, o ramo precoce foi o que acumulou o menor número de sinapomorfias ao nível da separação.

Análise cladística das espécies de *Gecarcinus*

O estudo de vinte caracteres da morfologia externa possibilitou a formulação de uma hipótese filogenética (fig. 25) para as espécies de *Gecarcinus*.

Caráter 1 - Margem inferior da órbita ocular dos exemplares com menos de 25 milímetros de largura da carapaça ornada com tubérculos agudos e proeminentes é a condição apomórfica presente apenas em *quadratus*; as demais espécies a-

presentam tubérculos discretos na margem inferior da órbita ocular.

Caráter 2 - Meropodito do terceiro maxilípode dos exemplares com 30 milímetros ou mais de largura da carapaça não alcançando o epistômio é a condição plesiomórfica encontrada apenas em *malpilensis*; as demais espécies apresentam o estado apomórfico que corresponde ao meropodito alcançando o epistômio ou a antênula.

Caráter 3 - Meropodito do terceiro maxilípode dos exemplares com 30 milímetros ou mais de largura da carapaça alcançando as antênulas é a condição apomórfica observada apenas em *ruricola* e *lagostoma*; as demais espécies apresentam o estado plesiomórfico que corresponde ao meropodito não alcançando a antênula.

Caráter 4 - Emarginação do meropodito do terceiro maxilípode alargada é o estado plesiomórfico presente em *malpilensis*. O estado apomórfico que corresponde a emarginação do meropodito estreita ou ausente, foi observado em *lagostoma*, *weileri*, *planatus*, *lateralis*, *ruricola* e *quadratus*.

Caráter 5 - Emarginação do meropodito do terceiro maxilípode ausente é a condição apomórfica presente apenas em *ruricola* e *quadratus*; nas demais espécies a emarginação do meropodito está presente.

Caráter 6 - Emarginação do meropodito em forma de "V" é a condição apomórfica observada apenas em *planatus* ; nas demais espécies a emarginação do meropodito assume formas diferentes.

Caráter 7 - Emarginação do meropodito nunca como uma fissura é o estado plesiomórfico observado em *malpilensis* , *planatus*, *lateralis*, *quadratus* e *ruricola*. O estado apomórfico, presente em *weileri* e *lagostoma*, apresenta a emarginação do meropodito reduzido a uma fissura.

Caráter 8 - Emarginação do meropodito localizada no bordo antero-interno ou interno é o estado apomórfico, encontrado apenas em *weileri* e *lagostoma*; nas demais espécies a emarginação, quando presente, encontra-se no bordo anterior.

Caráter 9 - Emarginação do meropodito do terceiro maxilípode localizada no bordo interno é o estado apomórfico presente apenas em *lagostoma*; nas demais espécies a emarginação, quando presente, está situada no bordo anterior ou antero-interno.

Caráter 10 - Cerdas curtas e espinhosas sobre a face interna do meropodito quando numerosas e regularmente distribuídas correspondem ao estado apomórfico observado em *weileri* e *lagostoma*; nas demais espécies as referidas cerdas são pouco numerosas e de distribuição irregular.

Carãter 11 - Exopodito (cerdas incluídas) do terceiro maxilípode não sobrepassando a articulação isquio-meral cor responde ao estado plesiomórfico, presente em *lateralis* , *ruricola* e *quadratus*. O estado apomórfico, encontrado em *lagostoma*, *weileri*, *planatus* e *malpilensis*, corresponde ao exopodito ultrapassando a articulação isquio-meral.

Carãter 12 - Margem distal do meropodito do terceiro maxilípode fortemente achatada é a condição apomórfica presente apenas em *malpilensis*; nas demais espécies a margem distal do meropodito é arredondada.

Carãter 13 - Margem interna do carpo do quelípode armada com espinhos fortes e proeminentes corresponde ao esta do apomórfico observado apenas em *weileri*; nas demais espécies a margem interna do carpo não está armada ou apresenta espinhos reduzidos.

Carãter 14 - Quatro fileiras de espinhos no dátilo dos pereópodes dos exemplares com 50 milímetros ou mais de largura da carapaça é o estado plesiomórfico, encontrado em *quadratus* e *lateralis*. O estado apomórfico, presente em *malpilensis*, *planatus*, *weileri*, *lagostoma* e *ruricola*, corresponde a seis fileiras de espinhos no dátilo dos pereópodes.

Carãter 15 - Margens laterais do apêndice terminal cōr neo do primeiro gonópode masculino recurvadas para baixo cor responde ao estado plesiomórfico, presente em *malpilensis* , *planatus*, *weileri* e *lagostoma*. O estado apomórfico, encon -

trado em *lateralis*, *ruricola* e *quadratus*, apresenta as margens laterais do apêndice corno recurvadas ou completamente dobradas para cima.

Caráter 16 - Margens laterais do apêndice terminal corno completamente dobradas para cima é o estado apomórfico, presente apenas em *ruricola*; nas demais espécies o apêndice corno está apenas recurvado.

Caráter 17 - Pelos basais do primeiro gonópode masculino sobrepassando em comprimento o apêndice terminal corno é o estado plesiomórfico, presente em *malpilensis*, *planatus*, *weileri* e *lagostoma*. O estado apomórfico, presente em *lateralis*, *ruricola* e *quadratus*, corresponde aos pêlos basais não sobrepassando o apêndice terminal corno.

Caráter 18 - Palpo do primeiro gonópode masculino curto (plesiomórfico) ocorre em *malpilensis*, *planatus*, *weileri* e *lagostoma*, enquanto que o palpo do primeiro gonópode masculino longo (apomórfico), está presente em *lateralis*, *ruricola* e *quadratus*.

Caráter 19 - Primeiro gonópode masculino dos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura de carapaça sobrepassando a segunda sutura esternal visível é o estado apomórfico observado apenas em *lateralis*; nas demais espécies, o primeiro gonópode masculino não alcança a segunda sutura esternal visível.

Carãter 20 - Apêndice terminal cõrneo do primeiro gonõpode masculino curto ã o estado plesiomõrfico, presente em *malpilensis*, *weileri* e *lagostoma*. O estado apomõrfico, encontrado em *lateralis*, *ruricola* e *quadropus*, corresponde ao apêndice terminal cõrneo longo.

As espõcies de *Gecarcinus* evoluĩram a partir de uma espõcie ancestral com õrbita ocular fechada, antena excluĩda da õrbita e com o palpo do terceiro maxilĩpode oculto pelo meropodito.

A cladogênese seguinte dividiu este grupo ancestral em dois outros. O primeiro, *malpilensis* +, modificou-se muito pouco (11, 14), mantendo-se prõximo do plano morfolõgico dos *Gecarcoidea*. A grande maioria das sinapomorfias de *malpilensis* + refere-se ao terceiro maxilĩpode. Jã o segundo grupo, *lateralis* +, sofreu modificações mais substanciais (2,15, 17,18, 20), principalmente no terceiro maxilĩpode e primeiro gonõpode masculino.

O grupo *malpilensis* + seria marcado ainda por pelo menos trẽs eventos cladogênicos. O primeiro deles deu origem a *malpilensis* e a *planatus* +. O ramo precoce, *malpilensis*, apresenta uma õnica apomorfia que corresponde ao achatamento da margem anterior do meropodito do terceiro maxilĩpode (12), enquanto que o seu grupo irmão, *planatus* +, experimentou um aumento de tamanho no terceiro maxilĩpode (2) e um estreitamento na emarginaçãõ do meropodito do terceiro maxilĩpode (4), ambos caracteres desenvolvidos indepen-

dentemente em *planatus* + e *lateralis* +.

A cladogênese seguinte separou *planatus* do grupo *weileri* +. Novamente foi o ramo precoce, *planatus*, que experimentou menos modificações. A única derivação encontrada corresponde ao estreitamento da emarginação do meropodito do terceiro maxilípode que apresenta a forma de um "V" (6). Já o ramo retardado, *weileri* +, apresenta três sinapomorfias, todas referentes ao terceiro maxilípode. A primeira sinapomorfia corresponde à emarginação do meropodito que ficou reduzida a uma fenda (7). A segunda, refere-se a posição da emarginação que se encontra agora mais deslocada para a margem interna do meropodito (8). A terceira sinapomorfia encontrada no grupo *weileri* +, corresponde a um aumento no número de cerdas curtas e espinhosas sobre a face interna do meropodito bem como a distribuição mais regular das mesmas (10).

O evento seguinte deu origem a *weileri*, que sofreu uma transformação no carpo do quelípode, cuja margem interna agora apresenta espinhos fortes e proeminentes (13); e a *lagostoma*. Duas sinapomorfias são observáveis em *lagostoma*. A primeira delas corresponde ao terceiro maxilípode, cujo tamanho agora permite ao meropodito alcançar as antênulas (3). A segunda, refere-se ao deslocamento da emarginação do terceiro maxilípode para o bordo interno do meropodito (9). Mais uma vez pode-se observar a repetição do padrão anterior no qual o ramo precoce acumulou menos derivações que

o ramo retardado.

O grupo *lateralis* + apresenta um evento cladogenético a menos do que o grupo *malpilensis* +. A primeira dicotomia separou *lateralis* do grupo *quadratus* +. O ramo precoce, *lateralis*, mostra uma derivação bastante evidente. Nos exemplares machos com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça, o primeiro gonópode masculino já aparece completamente formado (19). O ramo retardado, *quadratus* +, sofreu a perda da emarginação do terceiro maxilípode (5).

A última cladogênese detectável deu origem a *quadratus*, que experimentou uma transformação na região orbital (1), e a *ruricola*. Seis fileiras de espinhos no dátilo dos pereópodes é um caráter desenvolvido independentemente por *ruricola* e *malpilensis* +, enquanto que o meropodito do terceiro maxilípode alcançando as antênulas é uma homoplasia entre *ruricola* e *lagostoma*. As margens laterais do apêndice terminal córneo do primeiro gonópode masculino completamente dobradas para cima é uma apomorfia exclusiva a *ruricola*.

5. Discussão

5.1. As relações de Gecarcinidae com outros Brachyura

Excede as finalidades deste trabalho analisar as relações filogenéticas entre os Gecarcinidae e as demais famílias de Brachyura. Porém, os resultados colhidos neste trabalho, frente aos conhecimentos atuais sobre filogenia dos

Brachyura, indicam que alguns comentários são desejáveis.

De acordo com Wiley (1981) e Brooks *et al.* (1984) , em um estudo filogenético o grupo-externo ideal para resolver a polarização dos caracteres do táxon em estudo (no caso Gecarcinidae) seria o grupo-irmão deste táxon. No entanto , o conhecimento atual sobre as relações de parentesco entre as famílias de Brachyura cria algumas dificuldades para se definir o grupo-irmão de Gecarcinidae, já que as relações de parentesco propostas até agora têm sido, via de regra, baseadas em caracteres plesiomórficos e apomórficos indiscriminadamente.

Segundo de Saint Laurent (1980a, 1980b) as famílias Gecarcinidae, Grapsidae, Ocypodidae e Myctiridae têm uma origem comum. Bowman & Abele (1982) incluíram Gecarcinidae , Grapsidae e Myctiridae na superfamília Grapsidoidea. Já Rice (1981), baseado no desenvolvimento larval, sugeriu que Gecarcinidae, Grapsidae e Ocypodidae compartilham um ancestral em comum e que Grapsidae e Ocypodidae estão mais próximos entre si. Leone (1950, 1951), a partir de estudos serológicos, mencionou que Grapsidae e Ocypodidae não são estreitamente relacionados.

À parte essas controvérsias, encontramos algumas evidências (veja também na pág. 70) de que Grapsidae e Gecarcinidae são um grupo monofilético definido por pelo menos duas sinapomorfias. A primeira delas é bastante clara e está representada por um espaço romboidal bem desenvolvido entre o

terceiro par de maxilípedes, deixando a mandíbula exposta. Já a segunda sinapomorfia refere-se a um apêndice terminal córneo no primeiro gonópode masculino, presente em todos os Gecarcinidae mas que precisa ser confirmado em aproximadamente 50% dos Grapsidae. Estas sinapomorfias constituem a indicação de que Gecarcinidae e Grapsidae são grupos-irmãos.

5.2. A filogenia dos Gecarcinidae

Cabe agora analisarmos a hipótese filogenética proposta para a família Gecarcinidae.

A monofilia dos Gecarcinidae está documentada pelos caracteres 1, 4, 5, 11 e 43 e a filogenia a nível de gênero praticamente não apresenta problemas. A única questão é que o caráter 22 gera uma hipótese alternativa para a posição do gênero *Epigrapsus* na filogenia. Este caráter é compartilhado por *Cardisoma* e por *Epigrapsus* e poderia ser interpretado como uma sinapomorfia entre estes dois gêneros (fig.24). No entanto, se aceitarmos esta hipótese, teríamos necessariamente que admitir um número bem mais elevado de homoplasias (12, 15, 24, 36, 38, 40, 46) entre *Epigrapsus* e *Gecarcoidea*+. Deste modo, a hipótese mais parcimoniosa é considerar *Epigrapsus* e *Gecarcoidea* + como grupos-irmãos e admitir uma homoplasia (22) entre *Cardisoma* e *Epigrapsus*.

A filogenia proposta para as espécies de *Gecarcinus* supõe um número maior de homoplasias (20% do total de caracteres), não obstante algumas delas não propiciarem interpre-

tações filogenéticas alternativas. Os caracteres 2 e 4, por exemplo, são compartilhados por *planatus* + e por *lateralis* + (fig. 25). Todavia, interpretar tais caracteres como sinapomorfias entre *planatus* + e *lateralis* + seria estipular erroneamente o nível de universalidade destes caracteres, uma vez que semelhante suposição deixaria o grupo *planatus* + sem sinapomorfias. Os caracteres 3 e 14, por sua vez, indicariam a princípio uma união entre *ruricola* e o grupo *malpilen**sis* +, sō que, neste caso, os caracteres 5, 7, 8, 10, 17, 18 e 20 teriam que ser reinterpretados como homoplasias, além de termos que admitir uma reversão (11). Assim sendo, a interpretação mais parcimoniosa é admitir a homoplasia dos caracteres 2, 3, 4 e 14.

A consistência de uma hipótese filogenética está ligada à quantidade de caracteres capazes de gerar hipóteses conflitantes. Dos quarenta e seis analisados ao nível de gêneros apenas um (22) possibilita uma interpretação alternativa para a filogenia, o que torna o cladograma de gêneros bastante consistente e indica que este dificilmente será modificado. Embora firme, o cladograma das espécies de *Gecarcinus* é menos consistente na medida que contém um número maior de hipóteses de homoplasia.

5.3. Extinção

O registro fósil dos Gecarcinidae é extremamente pobre e os poucos fósseis conhecidos praticamente não fornecem informações sobre o passado do grupo. Todavia alguns as-

*Quem são os
Brachyura
Gecarcinidae
fósseis?
afinal? de que época?
de onde?*

pectos da história dos Gecarcinidae podem ser deduzidos tanto da filogenia quanto do atual padrão de distribuição geográfica.

Como observado por Rosa (1931) e desenvolvido por Amorim (1982b) o ramo precoce de uma filogenia apresenta em geral um número significativamente maior de sinapomorfias ao nível da separação do que o ramo retardado. No entanto, ao se observar a filogenia dos Gecarcinidae (fig. 24), verifica-se exatamente o oposto, ou seja, que o ramo precoce apresenta geralmente um número bem menor de sinapomorfias ao nível da dicotomia do que o ramo retardado. Este padrão não parece fruto de uma casualidade mas, ao contrário, o resultado da extinção de um ou mais ramos precoces, o que produz um aumento significativo na contagem das sinapomorfias do ramo retardado adjacente, uma vez que extinto um ramo precoce as sinapomorfias dele e do ramo retardado adjacente são somadas.

Esse parece ser o caso de *Epigrapsus* + e de *Gecarcoidea* +, retardados em relação a *Cardisoma* e *Epigrapsus* respectivamente, porém com um número de sinapomorfias extremamente mais elevado. O grande número de sinapomorfias de *Epigrapsus* + e de *Gecarcoidea* + resulta possivelmente do efeito da extinção total de pelo menos dois ramos da filogenia, cada um deles irmão de *Epigrapsus* + e de *Gecarcoidea* + respectivamente. Considerando que o número de espécies viventes presumivelmente não totaliza 1% de todas as espécies que já e-

xistiram, é evidente que a extinção é um dos processos evolutivos mais conspícuos (Mayr, 1977). Uma vez que os ramos precoces geralmente se iniciam como pequenas populações marginais isoladas do restante da população (Amorim, 1982a), sua extinção provavelmente é um fenômeno bastante comum, pois quanto menor a população de uma espécie maior a sua vulnerabilidade à extinção (Mayr, 1965).

O atual padrão de distribuição geográfica apresentado pelos Gecarcinidae também não parece casual, mas antes indicar uma distribuição do tipo relicto (como definido por Darlinoton, 1957).

A maioria das espécies de *Cardisoma* e *Gecarcinus* e todas as espécies de *Epigrapsus* e *Gecarcoidea* são encontradas em localidades restritas e em muitos casos apenas em ilhas (figs. 26, 27, 28, 29). A área de distribuição destas espécies provavelmente deve ter sido bem maior do que a observada atualmente, de modo que extinções recentes confinaram estes grupos às pequenas áreas onde eles persistem atualmente. Esta hipótese é corroborada pelo encontro de fósseis de *Cardisoma* sp. e *Gecarcinus* sp do holoceno da ilha de Antigua (Caribe) onde segundo Chace & Hobbs (1969) atualmente não existem representantes da família. Uma vez que as espécies de *Cardisoma* e *Gecarcinus* são amplamente utilizadas como alimento, Preguill *et al.* (1988) acreditam que a interferência humana pode ter sido a causa da extinção destas espécies. Entretanto, de acordo com Preguill *et al.* (*op. cit*), os depôsi-

tos do holoceno de Antigua contêm ainda duas esp cies de morcegos, *Mormoops blainvillei* Leach e *Pteronotus parnelii* (Gray), e duas esp cies de aves, *Poliolimnas flaviventer* (Boddaert) e *Puffinus lherminieri* Lesson, atualmente extintos na ilha . Como a interfer ncia humana dificilmente poderia ser usada para explicar a extin o das aves e morcegos e a hip tese de cinco eventos diferentes para explicar seis extin es   igualmente improv vel, a conclus o imediata   que houve um  nico acontecimento, dr stico o suficiente, para extinguir em um s  per odo (holoceno) organismos com habitats bastante diferentes.

6. Conclus es

A refer ncia mais antiga aos caranguejos da fam lia Gecarcinidae   provavelmente a de Soares (1987), que tratou sucintamente da morfologia e dos h bitos de *Cardisoma guanhumi* Latreille.

Muito embora a maioria dos autores tenha creditado a fam lia Gecarcinidae a MacLeay (1838), o termo vernacular "Gecarciniens", empregado por H. Milne Edwards (1837),   um nome dispon vel para o grupo da fam lia de acordo com o artigo 11a(iii) do C digo Internacional de Nomenclatura Zool gica.-

Tendo por base que a "Encyclop die Methodique" de Latreille foi publicada em 1825, diversos autores mencionaram que o g nero *Cardisoma* foi estabelecido por Latreille na

quele ano. Entretanto, Sherborn & Woodward (1899) esclareceram que as páginas 345-833 da obra de Latreille foram publicadas somente em 1828, que então é a data correta da criação do gênero *Cardisoma*.

Conclusão idêntica é válida para a data de publicação de *Cardisoma guanhumí* Latreille, que deve ser 1828.

Ainda que exista uma referência isolada sobre a ocorrência de *Cardisoma crassum* Smith para Caracas, Venezuela, a referida espécie está, provavelmente, restrita ao lado ocidental do continente americano.

À parte duas referências sobre a ocorrência do gênero *Cardisoma* em Oahu, Havaí, há 125 anos não existem outras justificativas para a inclusão de qualquer espécie do gênero entre a fauna do arquipélago havaiano.

As localidades-tipo de *Gecarcoidea lalandii* H. Milne Edwards e de *Gecarcinus lagostoma* H. Milne Edwards foram trocadas e doravante devem ser, respectivamente, Australásia e Brasil.

A divisão do gênero *Gecarcinus* Leach em dois subgêneros, *Gecarcinus* e *Johngarthia*, resultou na nomeação de apenas dois grupos monofiléticos da filogenia e deixou três deles sem nome, o que produziu sérias dificuldades para que se pudesse referir a eles. Como a criação de nomes ou categorias novas para cada dicotomia da filogenia é indesejável, pois torna os grupos extremamente confusos do ponto de vista nomenclatural, os subgêneros *Gecarcinus* e *Johngarthia* fo-

ram rejeitados. Preferimos adotar o sistema de referências a grupos monofiléticos desenvolvido por Amorim (1982b), cuja maior conveniência é não criar nomes ou categorias injustificadamente e dar possibilidade de referir-se a tais grupos de modo inequívoco.

Ainda que a emarginação do meropodito do terceiro maxilípode seja bastante tênue em alguns indivíduos de *Gecarcinus lateralis* (Freminville), este e *Gecarcinus quadratus* Sausure podem ser separados facilmente, uma vez que nos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça, o comprimento do primeiro gonópode sobrepassa a segunda sutura esternal visível em *lateralis* e não alcança a segunda sutura esternal visível em *quadratus*.

O gênero *Ucides* Rathbun não compartilha nenhuma das sinapomorfias entre Grapsidae e Gecarcinidae e, por esse motivo, deve ser retirado da família Gecarcinidae e incluído em um ramo externo (Ocypodidae) ao grupo monofilético formado por Grapsidae e Gecarcinidae.

A conclusão anterior obriga que os caracteres apomorficos da carapaça compartilhados por *Ucides* e por Gecarcinidae sejam postulados como homoplásicos.

Gecarcinidae é um grupo monofilético irmão de Grapsidae.

A filogenia dos Gecarcinidae bem como o atual padrão de distribuição geográfica apresentado pelo grupo sugere a

existência de pelo menos três eventos de extinção na história da família, sendo que os dois primeiros atingiram ramos inteiros da filogenia enquanto que o último evento extinguiu espécies atuais apenas localmente.

As espécies de Gecarcinidae têm distribuição circun-tropical e são encontradas preferencialmente em ilhas.

A análise do padrão de distribuição geográfica apresentado pelos Gecarcinidae, à luz da biogeografia por vicariância, certamente apontará novos caminhos para a formulação de modelos biogeográficos principalmente para a região do Caribe. Estes aspectos serão estudados em detalhe futuramente.

7. Resumo

O presente trabalho teve por objetivos primordiais montar uma hipótese filogenética para a família Gecarcinidae e para as espécies de *Gecarcinus*, esclarecer as relações entre o gênero *Ucides* e os Gecarcinidae e, ainda, a partir das informações de parentesco, corrigir incongruências na classificação atualmente aceita para o grupo.

Sessenta e seis caracteres foram selecionados da morfologia externa e analisados de acordo com a metodologia da sistemática filogenética; quarenta e seis a nível de gêneros e vinte para as espécies de *Gecarcinus*. Para a determinação dos estados apomórficos, foram escolhidas seis espécies da família Grapsidae para atuarem como grupo-externo. As decisões entre hipóteses conflitantes foram tomadas com base no princípio da parcimônia.

A parte descritiva inclui, além de duas chaves, uma para os gêneros de Gecarcinidae e outra para as espécies de *Gecarcinus*, observações taxonômicas e nomenclaturais e descrições morfológicas das espécies de *Gecarcinus*. Vinte e uma figuras e cinco mapas ilustram os caracteres da morfologia externa e a distribuição geográfica dos Gecarcinidae respectivamente.

A família Gecarcinidae contém, atualmente, dezoito espécies distribuídas entre os gêneros *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* e *Gecarcinus*. O gênero *Ucides* foi retirado da fa-

mília Gecarcinidae e admitido como Ocypodidae. Os subgêneros *Geocarcinus* e *Johngarthia* foram rejeitados e *Gecarcinus late_ralis* revalidada. Gecarcinidae foi aceito como grupo monofilético e considerado grupo-irmão de Grapsidae. Com base na filogenia e no atual padrão de distribuição geográfica dos Gecarcinidae, discutiu-se a provável existência de eventos que levaram parte dos Gecarcinidae à extinção.

8. Abstract

This paper deals with the phylogenetic systematics of land crabs of the family Gecarcinidae. It includes the recognition and description of the gecarcinid genera as well species of *Gecarcinus*. Emphasis is placed on the reconstruction of their phylogeny.

Sixty-six morphological characters were selected and analysed for the phylogenetic reconstructions. The out-group comparison method was used for distinguishing plesiomorphic and apomorphic character states. The family Grapsidae was selected as out-group.

The worldwide family Gecarcinidae includes the following genera: *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* and *Gecarcinus*. The genus *Ucides* has in the past been included in the Gecarcinidae, but has now been transferred to the family Ocypodidae. Gecarcinidae and Grapsidae prove to be sister-groups. The subgenera *Gecarcinus* and *Johngarthia* are rejected and *Gecarcinus quadratus* resurrected from the synonymy of *Gecarcinus lateralis*. Extinction events in the history of the gecarcinids are discussed.

9. Resume

Les objectifs premiers de ce travail ont été monter une hypothèse philogénétique concernant la famille Gecarcinidae et les espèces de *Gecarcinus*, éclaircir les relations entre le genre *Ucides* et les Gecarcinidae et encore, à partir des informations de parenté, corriger des incongruités dans la classification du groupe actuellement acceptée.

Soixante-dix caractères de la morphologie extérieure ont été sélectionnés et analysés d'accord avec la systématique philogénétique, dont quarante-six ayant trait aux genres et vingt aux espèces de *Gecarcinus*. Pour la détermination des états apomorphiques et pour agir en tant que groupes extérieurs, six espèces de la famille Grapsidae ont été choisies. Les décisions entre des hypothèses conflictantes se sont basées sur principe de parcimonie.

La partie descriptive comprend, ainsi que deux clefs, l'une pour les genres de Gecarcinidae et l'autre pour les espèces de *Gecarcinus*, des observations taxonomiques et de nomenclature et des descriptions morphologiques des espèces de *Gecarcinus*. Les caractères de la morphologie extérieure et la distribution géographique des Gecarcinidae sont illustrés, respectivement, par vingt-et-une figures et cinq cartes.

La famille Gecarcinidae contient, actuellement, dix-huit espèces, distribuées entre les genres *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea* et *Gecarcinus*. Le genre *Ucides* a été sous-

trait à la famille Gecarcinidae et admis comme étant Ocypodi-
dae. Les sous-genres *Gecarcinus* et *Johngarthia* ont été reje-
tés et *Gecarcinus lateralis* revalidé. Gecarcinidae a été
accepté comme groupe monophilétique et considéré groupe-frère
de Grapsidae. Sur la base de la phylogénie et de l'actuel mo-
dèle de distribution géographique des Gecarcinidae, l'exis-
tence probable d'événements qui ont mené à l'extinction une
partie des Gecarcinidae a été discutée.

10. Referências bibliográficas

- ABELE, L.G., 1975. The macruran decapod Crustacea of Malpelo Island. *Smithson Contr. Zool.*, 338 : 1-64.
- ABELE, L.G. & KIM, W., 1986. *An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida*. Tallahassee Flórida State University, 760p. (Technical series vol. 8 (1) Part 1,2).
- ADIYODI, R.G. 1988. Reproduction and development. In BURGREN, W. & MCMAHON, B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 139-185.
- AGASSIZ, L. 1846. *Nomenclator zoologicus index universalis, continens nomina systematica classium, ordinum, familiarum et generum animalium annuum, tam viventium quam fossilium, secundum ordinem alphabeticum unicum disposita, adjectis homonymiis plantarum, nec non variis adnotationibus et emendationibus*. Solothurn, 393 p.
- AMORIM, D.S., 1982a. Classificação por seqüenciação: uma proposta para a denominação de ramos retardados. *Revta. bras. Zool.*, 1(1) : 1-9.
- AMORIM, D.S., 1982b. *Sistemática filogenética dos Scatopsidae (Diptera, Oligoneura, Bibionomorpha)*. São Paulo, Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, 171p.
- BARNARD, K.H., 1950. Descriptive catalogue of South African decapod Crustacea (crabs and shrimps). *Ann. South. Afr. Mus.*, 38 : 1-837.
- BARTH, R., 1958. Observações biológicas e meteorológicas feitas na Ilha de Trindade. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 56(1) : 261-279.
- BLISS, D.E.; VAN MONTFRANS, J.; VAN MONTFRANS, M & BOYER J.R., 1978. Behavior and growth of the land crab *Gecarcinus lateralis* (Fremenville) in Southern Florida. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 160 : 111-152.

- BOTT, R., 1955. Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 2. Littorale Dekapoden ausser *Uca Senckenberg. biol.*, 36 : 45-70.
- BOUVIER, E.L., 1895. Sur une collection de crustacés décapodes recueillis en Basse - Californie par M. Diguët . *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 1 : 6-9.
- BOUVIER, E.L., 1898. Sur quelques crustacés anomoures et brachyoures recueillis par M. Diguët en Basse - Californie. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 4 : 371-384.
- BOUVIER, E.L., 1906. Sur une petite collection de crustacés (décapodes et stomatopodes) recueillis par M. Ch. Gravier à l'île San Thomé (Afrique occidentale). *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 12 : 491-498.
- BOUVIER, E.L., 1921. Crustacés III. Decapoda. *Rés. sci. Voyage Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-12)*, p. 23-62.
- BOWMAN, T.E. & ABELE, L.W., 1982. Classification of the recent Crustacea. In ABELE, L.W. (Ed.) *The biology of Crustacea 1. Systematics, the fossil record, and biogeography*. New York, Academic Press, p. 1-27.
- BRADY, R.H., 1983: Parsimony, hierarchy, and biological implications. In PLATNICK, N. & FUNK, V. (Eds.) *Advances in Cladistics* Vol. 2. New York, Columbia University Press , p. 49-60.
- BRIGHT, D.B., 1966. The land crabs of Costa Rica. *Rev. biol. Trop.* 14 : 183-203.
- BRIGHT, D.B., & HOUGE, C.L., 1972. A synopsis of the burrowing land crabs of the world and list of their arthropod symbionts and burrow associates. *Contrib. in Sci.*, 220 : 1-58.

- BRITTON, J.C., 1976. Additional reports of *Gecarcinus lateralis* (Freminville) (Gecarcinidae) from the Texas coast. *Southwestern Naturalist.*, 21 : 251-252.
- BROCCHI, M., 1875. Recherches sur les organes gēnitaux males des crustacēs dēcapodes. *Ann. Sci. nat.* 2(3-6) : 1-132.
- BROOKS, D.R.; CAIRA, J.N.; PLATT, T.R. & PRITCHARD, M.R. .; 1984. *Principles and methods of phylogenetic systematics: a cladistics workbook*. Kansas, University of Kansas Publications, 92 p. (Special Publication No. 12).
- BURGGREN, W.W. & MCMAHON, B.R., 1988. Biology of the land crabs: an introduction. In BURGGREN, W. & MCMAHON, B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 1-5.
- CALMAN, W.T., 1909. On decapod Crustacea from Christmas Island, collected by Dr. C.W. Andrews. *Proc. zool. Soc. London*, 1909 : 703-713.
- CATESBY, M., 1734. *The natural history of Carolina, Florida, and the Bahama islands : containing the figures of birds beasts, fishes, serpents, insects, and plants : particularely the forest - trees, shrubs, and other plants, not hitherto described, or very incorrecly figured by the authors. Together with their description in english and french. To which are added, observations on the air, soil, and waters: with remarks upon agriculture , grain, pulse, roots.* 2, p. 1-40.
- CHACE, F.A., Jr. & HOLTHUIS, L.B., 1948. Land and freshwater Crustacea from the Leeward Group and northern South America. *Stud. Fauna Curaçao Aruba, Bonaire, Venezuelan Islds.*, 12 : 21-28.

- CHACE, F.A., Jr. & HOBBS, H.H., 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West-Indies, with special reference to Dominica. *Bull. U.S. natn. Mus.*, 292 : 1-258.
- COELHO, P.A., 1963-1964. Distribuição dos crustáceos decápodes na área de Barra das Jangadas. *Trabls. Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, 516 : 159-173.
- COELHO, P.A., 1965-1966. Os crustáceos decápodos de alguns manguezais pernambucanos. *Trabls. Inst. Oceanogr. Univ. Fed. Pernambuco*, 718 : 71-90.
- COELHO, P.A., 1970. Estuários e lagunas do nordeste. In VAS CONCELOS SOBRINHO, J. *As regiões naturais do nordeste o meio e a civilização* Recife, Conselho de Desenvolvimento de Pernambuco.
- COELHO, P.A.; KOENING, M.L. & RAMOS, M.A., 1970. A macrofauna bêntica dos estuários de Pernambuco e da Paraíba. *Act. IV Congr. Latin. Zool.*, 2 : 497-528.
- COELHO, P.A. & RAMOS, M.A., 1972. A constituição e a distribuição da fauna de decápodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes de 50°N e 39°S. *Trabls. Oceanogr. Univ. Fed. Pernambuco*, 13 : 133-236.
- DANA, J.D., 1851. *Conspectus crustaceorum quae in orbis terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Republicae Foederatae Duce, lexit et descripsit.* *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 5 : 247-254.
- DANA, J.D., 1852. Crustacea, Part 1. In *United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the Command of Charles Wilkes, U.S.N.* Philadelphia. Vol. 13 685 p. Atlas (1855), p. 1-27.
- DARLINGTON, P.J., Jr., 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals.* New York, John Wiley & Sons, 675 p.

- DE MAN, J.G., 1879. On some new or imperfectly known podophtalmous Crustacea of the Leyden Museum. *Notes Leyd. Mus.*, 1 : 53-73.
- DE SAINT-LAURENT, M., 1980a. Sur la classification et la phylogénie des crustacés décapodes brachyours. I. Podotremata Guinot, 1977, et Eubrachyura sect. nov. *C.R. Seanc. Acad. Sci.* 290 : 1265-1268.
- DE SAINT-LAURENT, M., 1980b. Sur la classification et la phylogénie des crustacés décapodes brachyours. II. Heterotremata et Thoracotremata Guinot, 1977. *C.R. hebdom. Seanc. Acad. Sci.* 290 : 1317-1320.
- DIAZ, H. & RODRIGUEZ, G., 1977. The branchial chamber in terrestrial crabs: A comparative study. *Biol. Bull.*, 153 : 485-504.
- DOFLEIN, F., 1904. Brachyura. In *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899*. Vol. 6, 314 p. Atlas, Abb. 1-58.
- DREW, S.B., 1876. On a land-crab. *Proc. zool. Soc. London*, 1876 : 464-465.
- DUNHAM, D.W. & GILCHRIST, S.L., 1988. Behavior. In BURGREN, W & MCMAHON, B. (Eds). *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 97-138.
- EDMONDSON, C.H., 1962. Hawaiian Crustacea: Goneplacidae, Pinnotheridae, Cymopoliidae, Ocypodidae and Gecarcinidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop. Mus.*, 23(1): 1-27.
- ELDREDGE, N. & CRACRAFT, J., 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. Columbia University Press, New York, 349 p.

- FARIAS, M.C.Q., 1980. Crustáceos decápodos da Ilha da Restinga. *Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo*, 29(2) : 169-172.
- FARRIS, J.S., 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In PLATNICK, N. & FUNK, V. (Eds.) *Advances in Cladistics* vol. 2. New York, Columbia University Press, p. 7-36.
- FAUSTO FILHO, J., 1966. Primeira contribuição ao inventário dos crustáceos decápodos marinhos do nordeste brasileiro. *Arq. Est. Biol. Mar. Univ. Fed. Ceará*, 6(1) : 31-37.
- FAUSTO FILHO, J., 1974. Stomatopod and decapod crustaceans of the archipelago of Fernando de Noronha, Northeast Brazil. *Arq. Ciên. Mar*, 14(1) : 1-35.
- FAXON, W., 1883. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos by the "Albatross". VI. Preliminary descriptions of new species of Crustacea. *Bull. Mus. Harvard*, 2⁴(1) : 149-220.
- FAXON, W., 1895. The stalk-eyed Crustacea. *Mem. Mus. comp. Zool.*, 18 : 1-292.
- FIMPEL, E., 1975. Phaenomene der Landadaptation bei terrestrischen und semiterrestrischen Brachyura der Brasilianischen Kueste (Malacostraca, Decapoda). *Zool. Jahrb. Syst.*, 102 : 173-214.
- FOREST, J. & GUINOT, D., 1966. Campagne de la "Calypso" dans le Golfe de Guinée et aux Îles Principe, São Tomé et Annobon (1956), 16. Crustacés decapodes: brachyours. *Ann. Inst. Oceanogr.*, (N.S.) 44 : 23-124.
- FREMINVILLE, M., 1835. Notice sur les tourlouraux ou crabes de terre des Antilles. *Ann. Sci. nat.*, 3 (2) : 213-224.
- GARTH, J.S., 1948. The Brachyura of the Askoy Expedition. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 92 : 1-66.

- GARTH, J.S., 1965. The brachyuran decapod Crustacea of Clipperton Island. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 33 : 1-46.
- GARTH, J.S., 1978. Marine biological investigations in the Bahamas. 19. Decapod Brachyura. *Sarsia*, 63 : 317-333.
- GIFFORD, C.A., 1962. Some observations on the general biology of the land crab *Cardisoma guanhumi* (Latreille) in South Florida. *Biol. Bull.* 97 : 207-223.
- GILCHRIST, S.L., 1988. Appendix: Natural history of selected terrestrial crabs. In BURGGREN, W. & MCMAHON, B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 382-390.
- GRAN ATLAS AGUILAR; 1970. Madrid, Ed., Aguilar, 3 Vols., ils.
- GRAVIER, C., 1906. Observations biologiques sur les crabes terrestres de l'île San Thomé. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 12: 499-500.
- GREEFF, R., 1882. Die Land-und SüßwasserKrebse der Insel S. Thomé und Rolas. *S.B. Ges. Naturwiss. Marburg.*, 1882: 25-40.
- GREEFF, R., 1884. Die Fauna der Guinea - Insel S. Thomé und Rolas. *S.B. Ges. Naturwiss. Marburg*, 1884 : 41-79.
- GREENAWAY, P., 1988. Ion and water balance. In BURGGREN, W. & MCMAHON, B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 211-248.
- GUINOT, D. & RIBEIRO, A., 1962. Sur une collection de crustacés brachyours des îles du Cap-Vert et de l'Angola. *Mem. Junta. Invest. Ultram.* 40(2) : 8-89.
- HARTNOLL, R.G., 1988. Evolution, systematics, and geographical distribution. In BRUGGREN, W. & MCMAHON B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 6-54.

- HELLER, C., 1862. Neue crustaceen gesammelt während der Weltumseglung der K.K. Fregatte Novara. *Verh. zool. bot. Ges. in Wien*, 12 : 519-528.
- HELLER, C., 1865. Crustaceen. *Novara (Zool.)*, 2(3) : 1-280.
- HENDRICKX, M.E., 1984. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, México. II. The decapod crustaceans of Estero el Verde. *An. Inst. Cienc. del. Mar y Limnol Univ. Nat. Auton. México*, 11(1) : 23-48.
- HENNIG, W., 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*; traducción de Horstpeter H.G.J. Ulbrich. Rivadavia, Editorial Universitaria de Buenos Aires, 353 p.
- HERBST, J.F.W., 1783. *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse, nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten*. Vol. 1, p. 87-182.
- HERBST, J.F.W., 1790. *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse, nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten*. Vol. 1, p. 239-274.
- HERBST, J.F.W., 1796. *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse, nebst eine Systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten*. Vol. 2, p. 163-226.
- HERBST, J.F.W., 1799. *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse, nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten*. Vol. 3, p. 1-66.
- HERKLOTS, J.A., 1851. *Additamenta ad faunam Carcinologicam Africae Occidentalis, sive descriptiones specierum novarum e crustaceorum ordine, quas in Guinea collegit vir strenuus H.S. Pel, praefectus residentis in littore Guineae*. Leiden, Lugduni-Batavorum, 28 p.
- HERREID, C.F. & FULL, R.J., 1988. Energetics and Locomotion: In BURGGREN W. & MCMAHON, B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 333-377.

- HICKS, J.W., 1985. The breeding behavior and migrations of the terrestrial crab *Gecarcoidea natalis* (Decapoda : Brachyura). *Austral. J. Zool.*, 33 : 127-142.
- HICKS, J.; RUMPF, H. & YORKSTON, H., 1984. *Christmas crabs*. (Christmas Island Natural History Association).
- HILGENDORF, F., 1888. Bemerkungen über die Morphologie der Augenhöhle von *Gecarcinus* und über eine neue verwandte Gattung *Mystacocarcinus*. *Sitz. ber. Ges. naturf. Freunde Berlin* 1888 : 26-29.
- HOGUE, C.L. & BRIGHT, D.B., 1971. Observations on the biology of land crabs and their burrow associates on the Kenya Coast. *Contrib. Sci.*, 210 : 1-10.
- HOLTHUIS, L.B., 1953. Enumeration of the decapod and stomatopod Crustacea from Pacific coral islands. *Atoll. Res. Bull.* 24 : 1-66.
- HOLTHUIS, L.B., 1959. The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). *Zool. Verh. Leiden*, 44 : 1-296.
- HOLTHUIS, L.B., 1969. ALBERTUS SEBA'S "Locupletissimi rerum naturalium thesauri..." (1734-1756) and the "Planches de Seba" (1827-1831). *Zool. Meded.*, 43(19) : 239-252.
- HOLTHUIS, L.B., 1977. The Grapsidae, Gecarcinidae and Paliidae (Crustacea : Decapoda : Brachyura) of the Red Sea. *Israel J. Zool.*, 26 : 141-192.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985. *International Code of Zool. Nomenclature*. International Trust. Zool. Nomenclature, London 338p.
- KENSLEY, B. 1981. On the zoogeography of Southern African decapod Crustacea, with a distributional checklist of species. *Smithson. Contr. Zool.*, 338 : 1-64.

KLAASSEN, F., 1975. Oekologische und ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Gecarcinus lateralis* (Decapoda, Brachyura). *Forma et Functio*, 8 : 101-174.

LAMARCK, J.B.P.A., 1838. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie* 2^e Ed., vol. 5, 612 p.

LATREILLE, P.A., 1803. *Histoire naturelle, générale et particulière, des crustacés et des insectes*. Vol. 6, 391 p.

LATREILLE, P.A., 1806. *Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata*, Paris.

((LATREILLE, P.A., 1817. Les crustacés, les arachnides et les insectes. In CUVIER, G. (Ed.) *Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et introduction à l'anatomie comparée*, Paris, Vol. 3, 653 p. xxix+)

((LATREILLE, P.A., 1819. *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle*. Paris, Vol. 5, 570 p.

LATREILLE, P.A., 1828. Entomologie, ou histoire naturelle des crustacés, des arachnides et des insectes. *Encycl. meth. Hist. nat.*, 10 : 1-832.

→ 1. LEACH, W.E., 1814. *Crustaceology*. In: BREWSTER, D. *The Edinburg Encyclopedia*, 7 : 383-437, pl. 221.

1. LATREILLE, P.A., 1829. Les Crustacés, les Arachnides et les insectes, distribués en familles naturelles. Paris, Vol. 1. 584 pp.

(*) *Crustaceology* (n^o italico)

- LEACH, W.E., 1815. A tabular view of the external characters of four classes of animals, which LINNE arranged under Insecta. *Trans. linn. Soc. London (Zool.)*, 11 : 306-400.
- LEMAITRE, R., 1981. Shallow-water crabs (Decapoda Brachyura) collected in the Southern Caribbean near Cartagena, Colombia. *Bull. Mar. Sci.*, 31(2) : 234-266.
- LEMOS DE CASTRO, A., 1962. Sobre os crustáceos referidos por Marcgrave em sua "Historia naturalis Brasiliae" (1648). *Arq. Mus. nacion.*, 52 : 37-51.
- LEONE, C.A., 1950. Serological relationships among common brachyuran crustacea of Europe. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 22 : 273-282.
- LEONE, C.A., 1951. A serological analysis of the systematic relationship of the brachyuran crab *Geryon quinque-dens*. *Biol. Bull.*, 100 : 44-48.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Holmiae Ed. 10. Vol. 1. 824 p.
- LINNAEUS, C., 1761. *Fauna Suecica sistens animalia sueciae Regni: mammalia, aves, amphibia, pisces, insecta, vermes. Distributa per classes & ordines, genera & species cum differentiis specierum, synonymis hectorum, nominibus incolarum, locis natalium, descriptionibus insectorum*, 578 p.
- (*)
- LINNAEUS, C., 1763. ~~Centuria insectorum. Amoen. Acad.~~, 6 : 414.
- LOBO, B., 1919. Ilha da Trindade. *Arch. Mus. Nac.*, 22 : 105-158.

(*) *Centuria insectorum, Quatuor, Praesidae J.D. Car von Linne, Proposuit Boas Johansson, Calmariensis. In: LINNAEUS, C., Amoenitates Academicae; seu Dissertationes variae, physicae, medicae, botanicae Antehac seorsim editae, nunc collectae & auctae, vol. 6, p. 384-415.*

- LUEDERWALDT, H., 1919. Lista dos crustaceos superiores (Thoracostraca) do Museu Paulista que foram encontrados no Estado de S. Paulo. *Revta, Mus, Paul.*, 11 : 427-435..
- LUTZ, A., 1912. Contribuição ao estudo das Ceratopogoninas hematophagas. *Mem. Inst. Osw, Cruz*, 4 : 1-32.
- MACLEAY, W.S., 1838. On the brachyurous decapod Crustacea brought from the Cape by Dr. Smith. In *Illustrations of the annulosa of South Africa, being a portion of the objects of natural history chiefly collected during an expedition into the interior of South Africa, under the direction of Dr. Andrew Smith, in the years 1834, 1835, and 1836; Fitted out by "The Cape of Good Hope Association for Exploring Central Africa"*, London, p. 53-71.
- MANNING, R.B. & HOLTHUIS, L.B., 1981. West African brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda). *Smithson. Contr. Zool.*, 338 : 1-64.
- 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 illis incolis. Cum appendice de Tapuyis, et Chilensibus. In: PISD, G. & MARCGRAVE, G.; *Historia Naturalis Brasiliae, Auspicio et Beneficio Illustriss. I. Mauritii Com Nassau illius Provinciae et Maris summi Praefecti adornata, in qua non tantum plantae et animalia, sed et indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et iconibus supra quingentas illustrantur*, pt. 2, 293 p.
- f Figs.
- MAYR, E., 1965. The nature of colonization in birds. In BAKER, H.G. & STEBBINS, G.L. (Orgs.) *The Genetics of colonizing species*. New York, Academic Press.

- MAYR, E., 1977. *Populações espécies e evolução*; tradução de Hans Reichardt. São Paulo, Ed. Nacional, 485 p.
- MCCMAHON, B.R. & BURGGREN, W.W., 1988. Respiration. In BURGGREN, W. & MCCMAHON, B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 249-297.
- MELLO, G.A.S., 1985. *Taxonomia e padrões distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustacea : Decapoda) do litoral sudeste do Brasil*. São Paulo, Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, 215 p.
- MIERS, E.J., 1886. Report on the Brachyura collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-76. *Rep. Sci. Res. Voy. H.M.S. Challenger, (Zool.) 17* : 1-362.
- MILNE EDWARDS, H., 1837. Histoire naturelle des crustacés comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. Vol. 2, 532 p. *Atlas*,
- MILNE EDWARDS, H., 1853. Mémoire sur la famille des ocyropodiens. *Ann. Sci. nat.*, 20(3/4) : 163-228.
- MILNE EDWARDS, H., 1855. Crustacés nouveaux ou peu connus. *Arch. Mus. Hist. nat.*, 7 : 185.
- MILNE-EDWARDS, A., 1867. Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés Brachyours. *Ann. Soc. entom. France*, 7(4) : 263-288.
- MILNE-EDWARDS, A., 1890. Note sur les crustacés du genre *Pelocarcinus*. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris*, 2(3) : 169-176.
- MONOD, T., 1927. Contribution à l'étude de la faune du Cameroun. IV. Decapoda (excl. Palaemonidae, Atyidae et Potamonidae). *Faune Colon. Franc.* 1 : 593-624.
- MONOD, T., 1956. Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mém. Inst. franc. Afr. Noire*, 45 : 1-674.

- MOREIRA, C., 1901. Crustaceos do Brazil. Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. *Archo. Mus. nac.*, 11: 1-151.
- MOREIRA, C., 1920. Faune carcinologique de l'île de la Trindade. *Bul. Soc. Zool. France*, 45 : 125-132.
- MOTTELER; L.S., 1986. *Pacific island names. A map and name to the new Pacific*. Honolulu, Bishop Museum (Miscellaneous Publication 34). 91 p.
- NELSON, G. & PLATNICK, N.I., 1981. *Systematics and biogeography; cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press, 567 p.
- OLIVEIRA, L.P.H., 1946. Estudos ecológicos dos crustáceos comestíveis ucã e guaiamũ, *Cardisoma guanhumi* Latreille e *Ucides cordatus* (L). Gecarcinidae: Brachyura. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 44 (2) : 295-322.
- OLIVEIRA, L.P.H., 1951. Nota prēvia sobre a fauna e flora marinha bentônica da Ilha da Trindade. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 49 : 443-456.
- ORTMANN, A.E., 1894. Die DekapodenKrebse des Strassburger Museums. VIII. Theil. Abtheilung: Brachyura III. Unterabtheilung: Cancroidea, 2. Section: Cancrinae, 2. Gruppe : Catametopa. *Zool. Jb. (Syst.)*, 7 : 683-772.
- ORTMANN, A.E., 1897. Carcinologische Studien. *Zool. Jb. (Syst.)*, 10 : 258-372.
- OSÓRIO, B., 1885. Liste des crustacēs des iles du Cap Vert. *J. Sci. Math. Phys. Nat.*, 1885 : 187.
- OSÓRIO, B., 1889. Nouvelle contribution pour la connaissance de la faune carcinologique des îles Saint Thomē et du Prince. *J. Sci. Math. Phys. Nat.*, (2) 1 (2): 129-139.

- OSÓRIO., 1890. Note sur quelques espèces de Crustacés de l'Îles S. Thomé du Prince et Ilheo das Rolas. *J. Sci. Math. Phys. Nat.*, (2) 2 (5) : 45-49.
- OSÓRIO, B., 1895a. Crustaceos da Africa occidental Portuguesa. *J. Sci. Math. Phys. Nat.* (2) 4 (13) : 54.
- OSÓRIO, B., 1895b. Peixes e crustaceos da Ilha de Fernão do Pô e de Elobey. *J. Sci. Math. Phys. Nat.* (2) 4 (13) : 55-58.
- POCOCK, R.I., 1888. On the arachnida, myriopoda, and land-Crustacea of Christmas Island. *Proc. zool. Soc. London*, 1888 : 556-564.
- POWERS, L.W., 1977. Crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contr. Mar. Sci.* (Supl.), 20 : 1-190.
- PREGIL, G.K.; STEADMAN, D.W.; OLSON, S.L. & GRADY, F.V., 1988. Late holocene fossil vertebrates from Burma Quarry, Antiqua, Lesser Antilles. *Smithson. Contr. Zool.*, 463 : 1-27.
- QUOY & GAIMARD, J.P., 1824. Zoologie. In DE FREYCINET, S. *Voyage autour du monde sur les Corvettes l'Uranie et la Physicienne sedant les années 1817-1820*, 3(2) : 1-712.
- RATHBUN, M.J., 1897. A revision of the nomenclature of the Brachyura. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 11 : 149-151.
- RATHBUN, M.J., 1899. Notes on the Crustacea of the Tres Marias Islands. *North. Amer. Fauna. U.S. Dept. Agricult.*, 14 : 73-75.
- RATHBUN, M.J., 1900. The decapod crustaceans of West Africa. *Proc. U.S. nation. Mus.* 22 : 271-316.
- RATHBUN, M.J., 1900. The decapod crustaceans of West Africa. *Proc. U.S. nation. Mus.* 22 : 271-316.

- RATHBUN, M.J., 1906. The Brachyura and Macrura of the Hawaiian Islands. *Bull. U.S. fish. Common.*, 23(3): 827-930.
- RATHBUN, M.J., 1918. The grapsoid crabs of America. *Bull. U.S. nation. Mus.*, 97 : 1-445.
- RATHBUN, M.J., 1921. The brachyuran crabs collected by the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, 43 : 397-468.
- RATHBUN, M.J., 1935. Scientific results of an expedition to rain forest regions in East Africa. II. Crustacea. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, 79 : 23-28.
- RAZ-GUZMAN, A.M., SÁNCHEZ, A.J.; SOTO, L.A. & ALVAREZ, F., 1986. Catalogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros de Laguna de Terminos, Campeche (Crustacea: Brachyura, Anomura) *An. Inst. Biol. Univ. Val. Autón. Méx.*, 57. Sér. Zool. (2): 343-384.
- RICE, A.L., 1981. Crabzoeae and brachyuran classification : a reappraisal. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 40 : 287-296.
- RODRIGUEZ, G., 1980. *Los crustáceos decapodos de Venezuela*. Caracas. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. 494 p.
- RODRIGUES, M.D. 1982. *Desenvolvimento pós-embriônico : de Ucides cordatus Linnaeus, 1763) (Crustacea: Decapoda : Gecarcinidae)*. Rio Claro. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho" . 101 p.
- ROSA, D. 1931. *L'ologenèse: nouvelle théorie de l'évolution et de la distribution géographique des êtres vivants*. Paris. F. Alcan, 368 p.

- ROSSIGNOL, M., 1957. Crustacés Décapodes marins de la région de Pointe-Noire. In J. Collignon, M. Rossignol, and Ch. Roux. *Mollusques, crustacés, poissons marins des côtes d' A.E.F. en collection au Centre d'Océanographie de l'Institut d'Études Centrafricaines de Pointe-Noire*, Paris : 71-136.
- ROUX, J., 1927. Note sur une collection de Crustacés Décapodes du Gabon. *Bull. Soc. vand. Sci. nat.*, 56 : 237-244.
- SALMON, M., 1983. Courtship, mating systems, and sexual selection in decapods. In REBACH, S. & DUNHAM, D. (Eds) *Studies in adaptation: The behavior of higher Crustacea*. New York, Wiley, p. 143-169.
- SAKAI, T., 1936. Report on the Brachyura collected by Mr. F. Hiro at Palao Islands. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku*, 2(3) : 155-177.
- SAKAI, T., 1976. *Crabs of Japan and the Adjacent Seas*. Tokyo, Kodansha Ltd., 3 vols., 773 pp. Figs. 1-379.
- SAUSSURE, M.H. de, 1853. Description de quelques crustacés nouveaux de la côte occidentale du Mexique. *Revue Mag. Zool.*, 8 : 1-15.
- SAVAZZI, E., 1985. Functional morphology of the cuticular terraces in burrowing terrestrial brachyuran decapods. *Lethaia*, 18 : 147-154.
- SAWAYA, P., 1942. *Comentários sobre os crustáceos, moluscos e equinodermas*. Caps. XIX-XXII do livro IV da *Historia Naturalis Brasiliae* de Jorge Marcgrave (Separata da "Historia Natural do Brasil", tradução brasileira, pgs. 61-65).
- SEBA, A., 1759. *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconibus artificiosissimis expressio per universam Physices⁴ historiam*. Amsterdam & Leiden. Vol. 3, 212 p., pls. 1-116

- SENDER, A., 1912. ZehnfussKrebse aus dem Wiesbadener naturhistorischen Museum *Jb. nassau. Ver. Naturk., Wiesb.*, 65 : 189-207.
- SENDER, A., 1923. Die Decapoden und Stomatopoden der Hanseatischen Südsee - Expedition. *Abh. senckenb. naturf. Ges.*, 38 : 21-47.
- SHERBORN, C.D. & WOODWARD, B.B., 1899. On the Dates of the "Encyclopédie Méthodique" : Additional Note. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1899 : 595.
- SLOANE, H., 1725. *A Voyage to the Islands Modera, Barbadoes, Nieves, St. Aristophers, and Jamaica with the Natural History of the herbs, trees, four-footed beasts, fishes, birds, insects, reptiles, & c. of the last of those islands. To which is prefix'd, and introduction, wherein is an account of the inhabitants air, waters, diseases, trade, & C. of that Place; with some relations concerning the neighbouring continent, and islands of America* London, Vol. 2, 499 p.
- SMITH, S.I., 1870. Notes on American Crustacea. NoI. Ocopoidea. *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.*, 2 : 113-176.
- SOBER, E.R., 1983. Parsimony methods in systematics. In PLATNICK, N. & FUNK, V. (Eds.) *Advances in Cladistics* (Vol. 2. New York, Columbia University Press, p. 37-47.
- SOUZA, G.S., 1987. *Tratado descritivo do Brasil em 1587*; edição castigada pelo estudo e exame de muitos códices manuscritos existentes no Brasil em Portugal, Espanha e França, e acrescentada de alguns comentários por Francisco Adolfo de Varnhagen. 5a. ed., São Paulo Editora Nacional. 389 p.
- STEBBING, T.R.R., 1910. General catalogue of South African Crustacea. *Ann. South Afr. Mus.*, 6 : 281-593.
- STEBBING, T.R.R., 1917. The Malacostraca of Durban Bay. *Ann. Durban Mus.*, 1 : 435-450.

- STIMPSON, W., 1858. Prodrömus descriptionis animalium evertebratorum, quae in expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a repüblica Federata missa, C. Ringgoed et J. Rodgers ducibus, observavit et descript. Pars V. Crustacea Ocyphodoidea. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 10 : 93-110.
- STIMPSON, W., 1862. Notes on North American Crustacea, in the Museum of the Smithsonian Institution. NoII. *Ann. Lyc. Natur. Hist.*, 7 : 176-246.
- STIMPSON, W., 1907. Report on the Crustacea (Brachyura and Anomura) collected by the North Pacific Exploring Expedition, 1853-1856. *Smithson. misc. Collns*, 49 : 1-240.
- TESCH, J.J., 1918. The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocyphodidae, Grapsidae, and Gecarcinidae. *Siboga Exp.*, 39c : 1-148.
- TÜRKAY, M., 1970. Die Gecarcinidae Amerikas mit einem Anhang über *Ucides* Rathbun. *Senckenberg: biol.*, 51 (5/6) : 333-354.
- TÜRKAY, M., 1973a. Die Gecarcinidae Afrikas. *Senckenberg biol.*, 54 (1/3) : 81-103.
- TÜRKAY, M., 1973b. Zur Synonymie von *Epigrapsus notatus* und *Cardisoma carnifex* (Crustacea : Decapoda). *Senckenberg biol.* 54(1/3) : 105-110.
- TÜRKAY, M., 1973c. Bemerkungen zu einigen Landkrabben (Crustacea, Decapoda) *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 39 s̄er, 106 : 969-978.
- TÜRKAY, M., 1974. Die Gecarcinidae Asiens und Oceaniens (Crustacea : Decapoda) *Senckenberg. biol.* 55(4/6) : 223-259.
- TÜRKAY, M., 1977. Die Identität von *Mystacocarcinus crenidens* und *Perigrapsus excelsus* (Crustacea, Decapoda, Gecarcinidae) *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 53(1) : 157-159.

- TÜRKAY, M., 1983. On the systematic position of an Australian mangrove crabs *Heloeceus cordiformis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Mem. austral. Mus.*, 18: 117-111.
- TÜRKAY, M., 1987. LandKrabben *Natur und Museum*, 117(5) : 143-150.
- TÜRKAY, M. & SAKAI, T., 1976. Die Gecarcinidae von Japan (Crustacea, Decapoda). *Researches Crust.*, 7 : 11-22.
- VON PRAHL, H., 1983a. Intertidal and terrestrial crabs (Decapoda : Brachyura) of San Andres Island, Colombia. *Carib. J. Sci.*, 19(3/4) : 23-26.
- VON-PRAHL, H., 1983b. Primer registro de *Gecarcinus (John-garthia) planatus* Stimpson, 1860 (Crustacea : Gecarcinidae) para Colombia y notas sobre su zoogeografía en el Pacífico Americano. *An. Just. Inv. Mar. Punta de Betín* , 13 : 143-148.
- VON PRAHL, H. & MANJARRES, G., 1983. Cangrejos gecarcinidos (Crustacea : Gecarcinidae) de la Isla de Providencia, Colombia. *Carib. J. Sci.*, 19(1/2) : 31-34.
- VON PRAHL, H. & MANJARRES, G., 1984a. Cangrejos Gecarcinidae (Crustacea : Gecarcinidae) de Colombia. *Caldasia* , 14(66) : 149-168.
- VON PRAHL, H. & MANJARRES, G., 1984b Terrestrial crabs (Crustacea : Brachyura) of Providencia Island, Colombia. *Mitt. zool. Mus. Berl.*, 60(1) : 3-8.
- WATROUS, L.E. & WHEELER, Q.D., 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, 30 : 1-11.
- WILEY, E.O., 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons . 439 p.

- WOLCOTT, T.G., 1988. Ecology. In BURGGREN, W. & MCMAHON, B. (Eds.) *Biology of the land crabs*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 55-96.
- WOOD-MASON, J., 1873. On a new genus and species (*Hylaeocarcinus humei*) of landcrabs from the Nicobar Island. *J. asiat. Soc. Bengal*, 42 : 258-262.
- WOOD-MASON, J., 1874. On a new genus and species (*Hylaeocarcinus humei*) of landcrabs from the Nicobar Islands. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 14(4) : 187-191.
- YALDWIN, J.C., 1970. Remarks, In ANONYMUS. Stamp research leads to discovery. *Philat. Bull. N.Z. Post Office*, 1970 (5) : 2.

11. Tabelas e Figuras

Tabela I - Lista dos caracteres plesiomórficos (0) e apomórficos (1) dos gêneros de Gecarcinidae.

1. Carapaça
 0. subquadrada
 1. transversalmente ovalada

2. Frontorbital: largura do bordo
 0. muito mais da metade da largura de carapaça
 1. menos da metade da largura da carapaça

3. Fronte
 0. com um entalhe para receber o septo interantenuar
 1. com um septo, ao invés de um entalhe

4. Região hepática
 0. não intumescida
 1. nitidamente entumescida

5. Região branquial
 0. não entumescida
 1. nitidamente entumescida

6. Órbita
 0. aberta
 1. fechada

7. Órbita: margem superior
 0. um dente conspícuo no ângulo externo
 1. dente ausente

8. Órbita: margem inferior
 0. não interrompida
 1. interrompida
9. Órbita: margem inferior
 0. não rebaixada
 1. fortemente rebaixada
10. Órbita: comprimento da margem inferior
 0. não sobrepassando a margem superior
 1. sobrepassando em muito a margem superior
11. Órbita: sulco iniciando no ângulo externo e se dirigindo para a região pterigostomial
 0. conspícuo
 1. inconspícuo ou ausente
12. Órbita: sulco mencionado anteriormente
 0. inconspícuo
 1. ausente
13. Dente orbital interno
 0. de tamanho moderado
 1. fortemente saliente
14. Dente orbital interno
 0. posicionado dentro da cavidade orbital
 1. posicionado na margem inferior da órbita

15. Pedúnculo ocular

- 0. aproximadamente reto
- 1. recurvado para cima

16. Antena

- 0. incluída na órbita
- 1. excluída da órbita

17. Antena

- 0. maior que o dente orbital interno da margem inferior da órbita
- 1. nitidamente menor que o dente orbital interno da margem inferior da órbita

18. Antênuas

- 0. afastadas em relação à largura da frente
- 1. próximas em relação à largura da frente

19. Septo interantenuar

- 0. proeminente
- 1. não proeminente

20. Septo interantenuar

- 0. largo
- 1. estreito

21. Região suborbital: carena transversal que se dirige para a região sub-hepática

- 0. ausente
- 1. presente

22. Região pterigostomial
- 0. levemente pilosa
 - 1. densamente pilosa
23. Região pterigostomial: distribuição dos pelos
- 0. regular
 - 1. irregular
24. Linha epimeral: término
- 0. entre o 4º e o 5º par de pereópodes
 - 1. entre o 3º e o 4º par de pereópodes
25. 3º maxilípede (mxp.): recobre as margens laterais do quadro bucal
- 0. parcialmente
 - 1. totalmente
26. 3º mxp.: mero e isquiopodito
- 0. subiguais em tamanho
 - 1. mero reduzido em relação ao isquiopodito
27. 3º mxp.: margem externa do meropodito
- 0. chanfrada para receber o exopodito
 - 1. não chanfrada
28. 3º msp.: articulação do palpo
- 0. junto ao ângulo antero-externo do meropodito
 - 1. na face interna do meropodito

29. 3º mxp.: palpo
0. desenvolvido
1. reduzido
30. 3º mxp.: cerdação do palpo
0. cerdas longas e flexíveis
1. cerdas curtas e espinhosas
31. 3º mxp.: palpo
0. exposto
1. oculto
32. 3º mxp.: exopodito
0. desenvolvido
1. reduzido
33. 3º mxp.: exopodito
0. exposto
1. oculto
34. 3º mxp.: pilosidade sobre a face externa do exopodito
0. escassa
1. densa
35. 3º mxp.: cerdas longas nas margens do exopodito
0. ausente
1. presente

36. 3º mxp.: exopodito
- 0. com flagelo desenvolvido
 - 1. com flagelo reduzido ou sem flagelo
37. 3º mxp.: exopodito
- 0. com flagelo desenvolvido ou reduzido
 - 1. sem flagelo
38. 2º mxp.: exopodito
- 0. com flagelo desenvolvido
 - 1. com flagelo reduzido ou sem flagelo
39. 2º mxp.: exopodito
- 0. com flagelo desenvolvido ou reduzido
 - 1. sem flagelo
40. 1º mxp.: exopodito
- 0. com flagelo desenvolvido
 - 1. com flagelo reduzido ou sem flagelo
41. 1º mxp.: exopodito
- 0. com flagelo desenvolvido ou reduzido
 - 1. sem flagelo
42. Opérculo da glândula excretora
- 0. aproximadamente na mesma altura da margem inferior da órbita
 - 1. posicionado abaixo da margem inferior da órbita

43. Pereópodes: dactílos
- 0. não armados com fileiras de espinhos
 - 1. armados com fileiras de espinhos
44. Pereópodes: tufo de cerdas entre a coxa do 3º e 4º
- 0. ausente
 - 1. presente
45. Abdômen da fêmea: pilosidade das margens
- 0. fortemente desenvolvida
 - 1. levemente desenvolvida
46. Primeiro gonópode masculino: abertura distal
- 0. na extremidade do apêndice terminal córneo
 - 1. antes da extremidade do apêndice terminal córneo

Tabela II - Distribuição dos caracteres plesiomórficos (0) e apomórficos (1) entre os gêneros de Gecarcinidae.

Carãter	<i>Cardiosoma</i>	<i>Epigrapsus</i>	<i>Gecarcoides</i>	<i>Gecarcinus</i>
1	1	1	1	1
2	0	0	1	1
3	0	0	1	1
4	1	1	1	1
5	1	1	1	1
6	0	0	0	1
7	0	0	1	1
8	0	0	1	1
9	0	1	0	0
10	0	1	0	0
11	1	1	1	1
12	0	1	1	1
13	0	0	1	1
14	0	0	1	1
15	0	1	1	1
16	0	0	0	1
17	0	0	1	1
18	0	0	1	1
19	0	0	1	1
20	0	0	1	1
21	0	0	1	1
22	1	1	0	0
23	0	0	1	1
24	0	1	1	1
25	0	0	1	1
26	0	0	1	0
27	0	0	1	1
28	0	0	1	1

Tabela II (Cont.) - Distribuição dos caracteres plesiomórficos (0) e apomórficos (1) entre os gêneros de Gecarcinidae.

Caráter	<i>Cardiosoma</i>	<i>Epiograpsus</i>	<i>Gecarcoides</i>	<i>Gecarcinus</i>
29	0	0	1	1
30	0	0	1	1
31	0	0	0	1
32	0	0	1	1
33	0	0	1	1
34	1	0	0	1
35	0	0	1	1
36	0	1	1	1
37	0	0	1	1
38	0	1	1	1
39	0	0	1	1
40	0	1	1	1
41	0	0	1	1
42	0	0	1	1
43	1	1	1	1
44	0	1	0	0
45	0	0	1	1
46	0	1	1	1

Tabela III - Lista dos caracteres plesiomórficos (0) e apomórficos (1) das espécies de *Gecarcinus*

1. Órbita: margem inferior da órbita dos exemplares com menos de 25 milímetros de largura da carapaça.
 0. ornada com tubérculos discretos
 1. ornada com tubérculos agudos e proeminentes.

2. Terceiro maxilípode (mxp.): meropodito dos exemplares com 30 milímetros ou mais de largura da carapaça.
 0. não alcança o epistômio
 1. alcança o epistômio ou a antênula.

3. 3º mxp.: meropodito dos exemplares com 30 milímetros ou mais de largura da carapaça.
 0. alcança ou não o epistômio
 1. alcança as antênulas.

4. 3º mxp.: emarginação do meropodito.
 0. alargada
 1. estreita ou ausente.

5. 3º mxp.: emarginação do meropodito.
 0. presente
 1. ausente.

6. 3º mxp.: emarginação do meropodito.
 0. não como um V.
 1. como um V.

7. 3º mxp.: emarginação do meropodito.
 0. não como uma fissura.
 1. como uma fissura.

8. 3º mxp.: emarginação do meropodito.
 0. localizada no bordo anterior ou ausente.
 1. localizada no bordo antero-interno ou interno.

9. 3º mxp.: emarginação do meropodito.
 0. localizada no bordo anterior, antero-interno ou ausente.
 1. localizada no bordo interno.

10. 3º mxp.: cerdas curtas e espinhosas sobre a face interna do meropodito.
 0. pouco numerosas e de distribuição irregular.
 1. numerosas e regularmente distribuídas.

11. 3º mxp.: exopodito (cerdas incluídas)
 0. não sobrepassando a articulação isquio-meral.
 1. sobrepassando a articulação isquio-meral.

12. 3º mxp.: margem distal do meropodito
 0. arredondada.
 1. fortemente achatada.

13. Quelípode: margem interna do corpo.
 0. não armada ou com espinhos reduzidos.
 1. armada com espinhos fortes e proeminentes.

14. Pereópodes: fileiras de espinhos nos dactilos dos exemplares com 50 milímetros ou mais de largura da carapaça.
- 0. quatro
 - 1. seis.
15. Primeiro gonópode masculino: margens laterais do apêndice terminal córneo.
- 0. recurvadas para baixo em relação ao seu eixo longitudinal
 - 1. recurvadas ou completamente dobradas para cima.
16. Primeiro gonópode masculino: margens laterais do apêndice terminal córneo.
- 0. recurvadas para baixo ou para cima em relação ao seu eixo longitudinal.
 - 1. completamente dobradas para cima.
17. Primeiro gonópode masculino: pelos basais.
- 0. sobrepassam em comprimento o apêndice terminal córneo.
 - 1. não sobrepassam em comprimento o apêndice terminal córneo.
18. Primeiro gonópode masculino: palpo.
- 0. curto.
 - 1. longo.

19. Primeiro gonópode masculino: segunda sutura esternal dos exemplares com aproximadamente 25 milímetros de largura da carapaça.

0. não alcança

1. sobrepassa.

20. Primeiro gonópode masculino: apêndice terminal córneo.

0. curto.

1. longo

Tabela IV (Cont.) - Distribuição dos caracteres plesiomórficos (0) e apomórficos (1) entre as espécies de *Gecarcinus*

Caráter	<i>malpiliensis</i>	<i>planatus</i>	<i>weileri</i>	<i>lagostoma</i>	<i>lateralis</i>	<i>quadratus</i>	<i>nuricola</i>
11	1	1	1	1	0	0	0
12	1	0	0	0	0	0	0
13	0	0	1	0	0	0	0
14	1	1	1	1	0	0	1
15	0	0	0	0	1	1	1
16	0	0	0	0	0	0	1
17	0	0	0	0	1	1	1
18	0	0	0	0	1	1	1
19	0	0	0	0	1	0	0
20	0	0	0	0	1	1	1

Tabela IV - Distribuição dos caracteres plesiomórficos (0) e apomórficos (1) entre as espécies de *Gecarcinus*.

Caráter	<i>malpiliensis</i>	<i>planatus</i>	<i>weileri</i>	<i>lagostoma</i>	<i>lateralis</i>	<i>quadratus</i>	<i>ruricola</i>
1	0	0	0	0	0	1	0
2	0	1	1	1	1	1	1
3	0	0	0	1	0	0	1
4	0	1	1	1	1	1	1
5	0	0	0	0	0	1	1
6	0	1	0	0	0	0	0
7	0	0	1	1	0	0	0
8	0	0	1	1	0	0	0
9	0	0	0	1	0	0	0
10	0	0	1	1	0	0	0

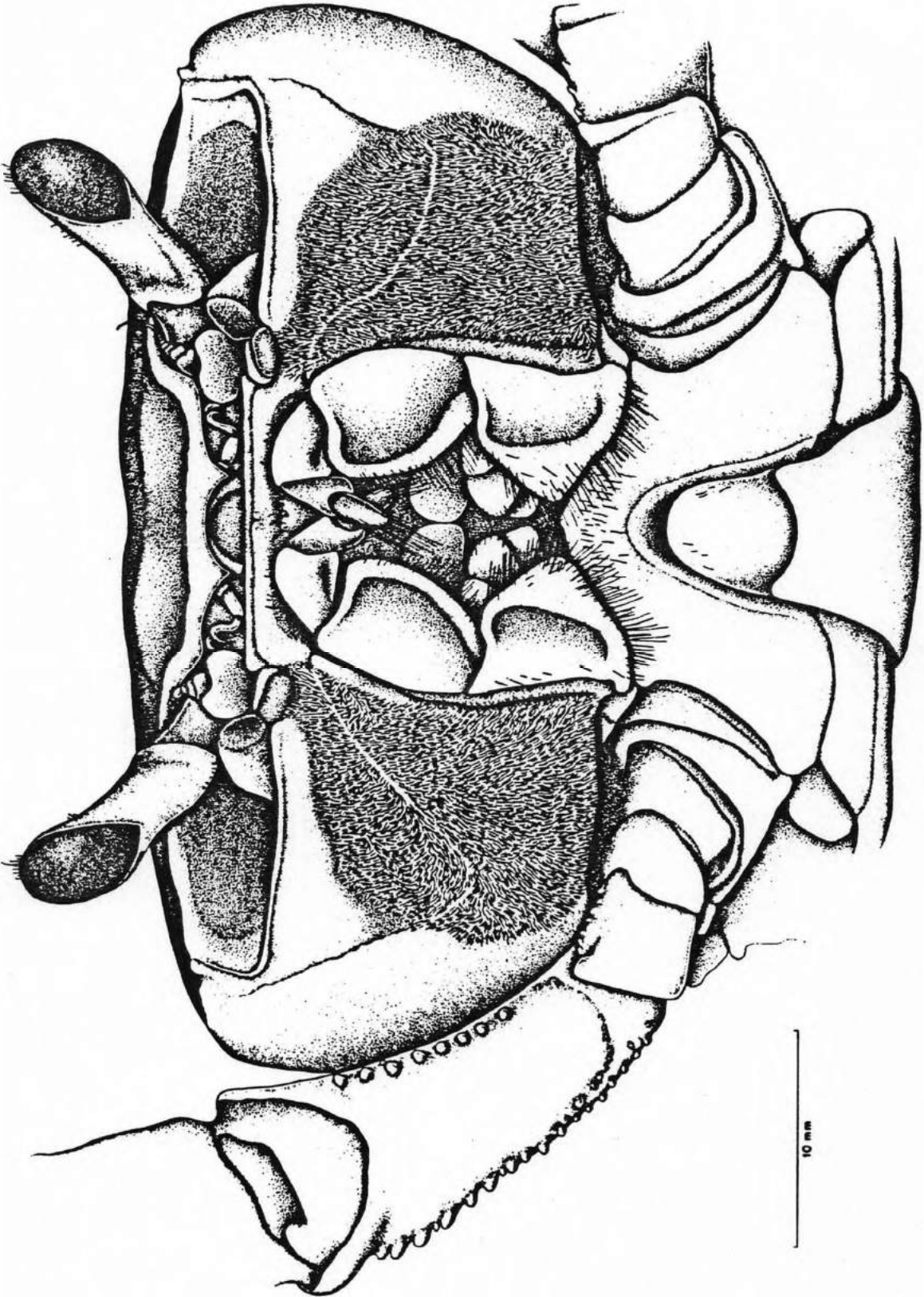


Fig. 3. *Cardisoma guanhumí* (USU-295)

Vista frontal da carapaça.

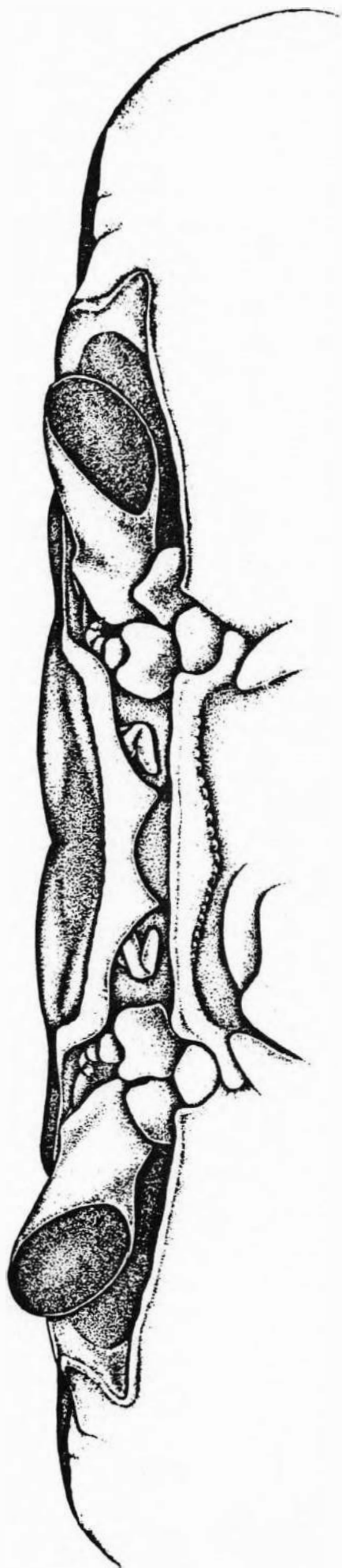


Fig. 4. *Cardisoma hirtipes* (USU-272).
Vista frontal.

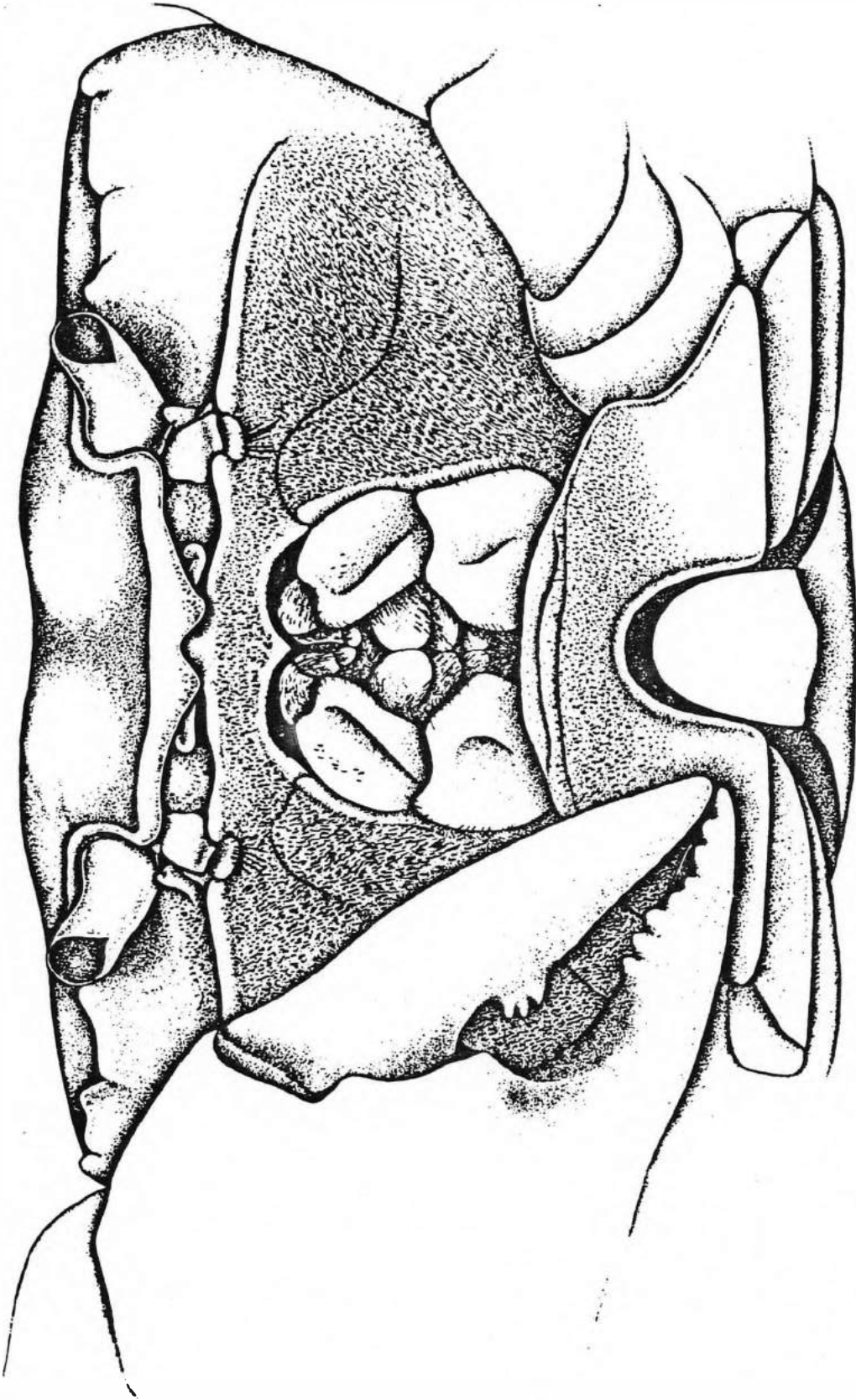


Fig. 5. *Epigrapsus notatus* (RMNH-2131).

Vista frontal da carapaça.

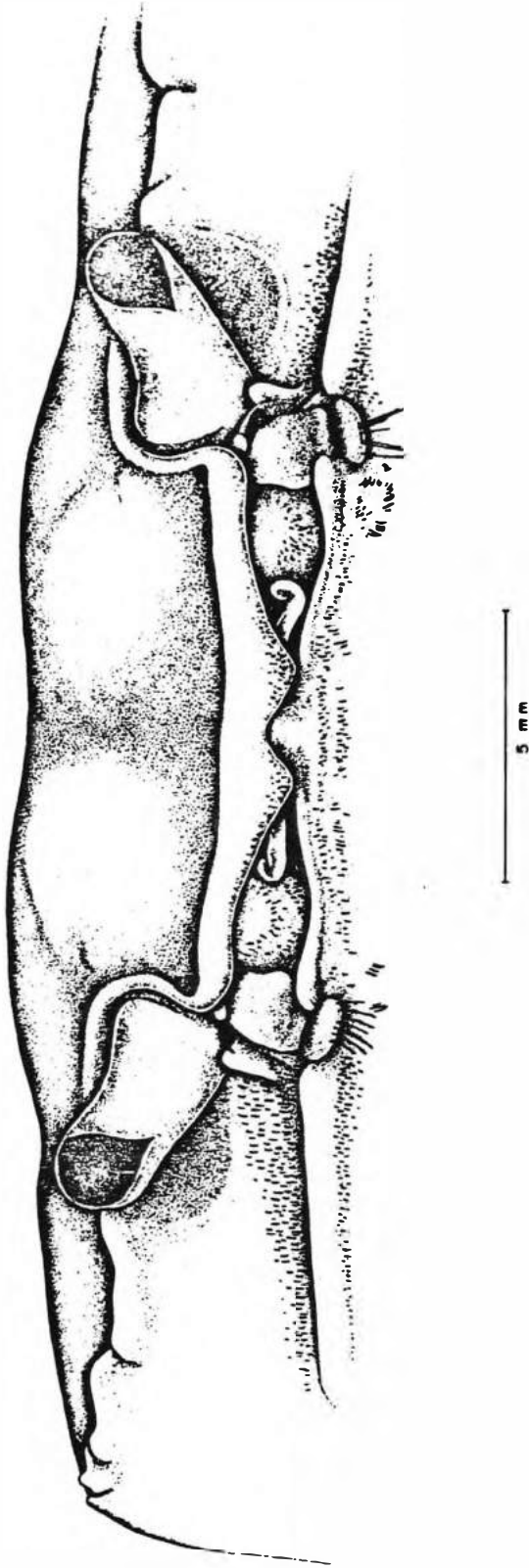


Fig. 6. *Epiograpsus notatus* (RMNH-2131).

Vista frontal.

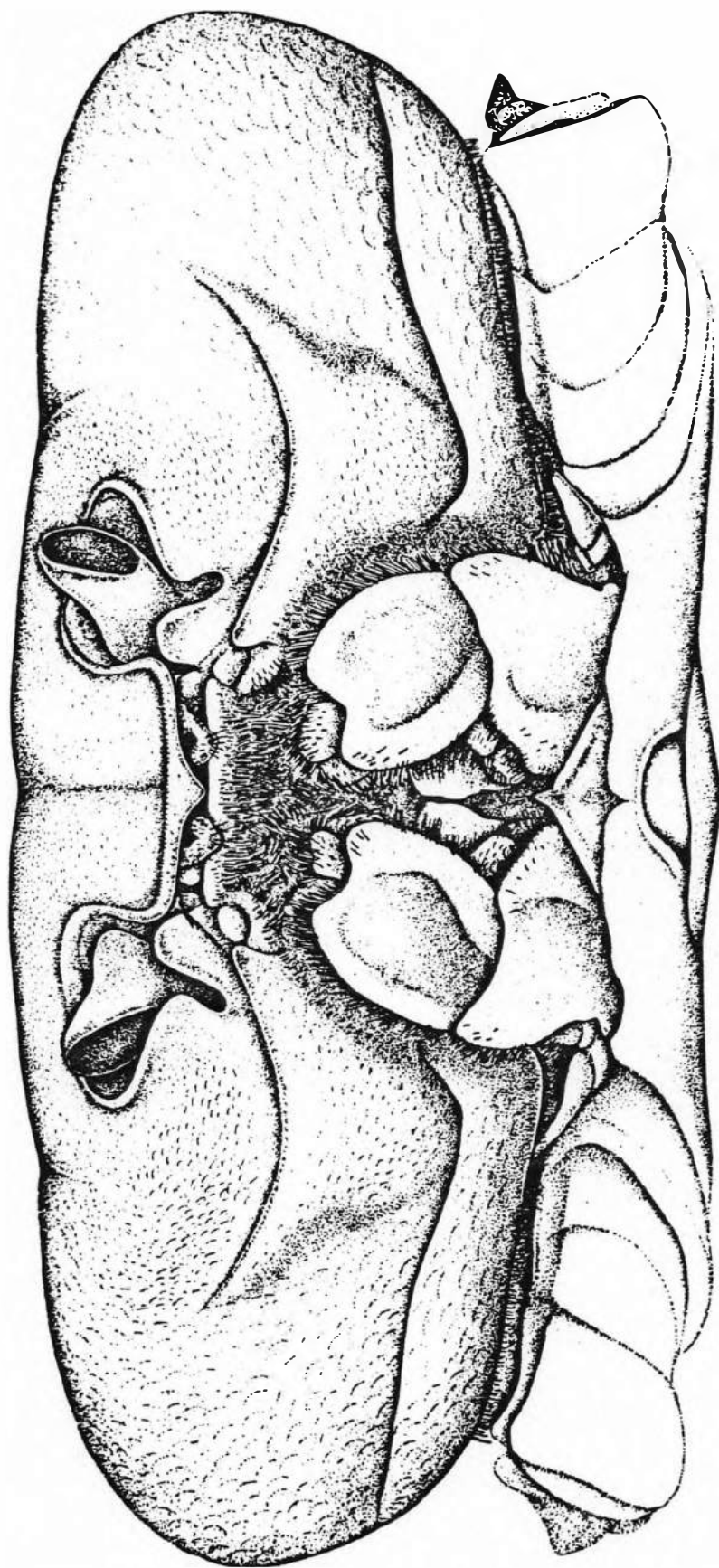
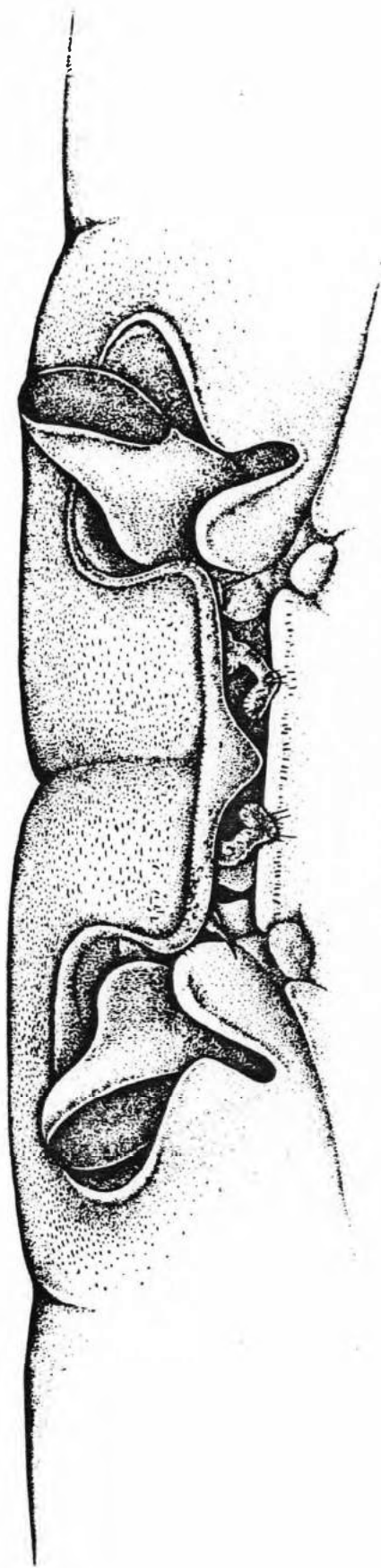


Fig. 7. *Gecarcoidea lalandii* (AMS-P11710).

Vista frontal da carapaça.



10 mm

Fig. 8. *Gecarcoidea lalandii* (AMS-P11710).

Vista frontal.

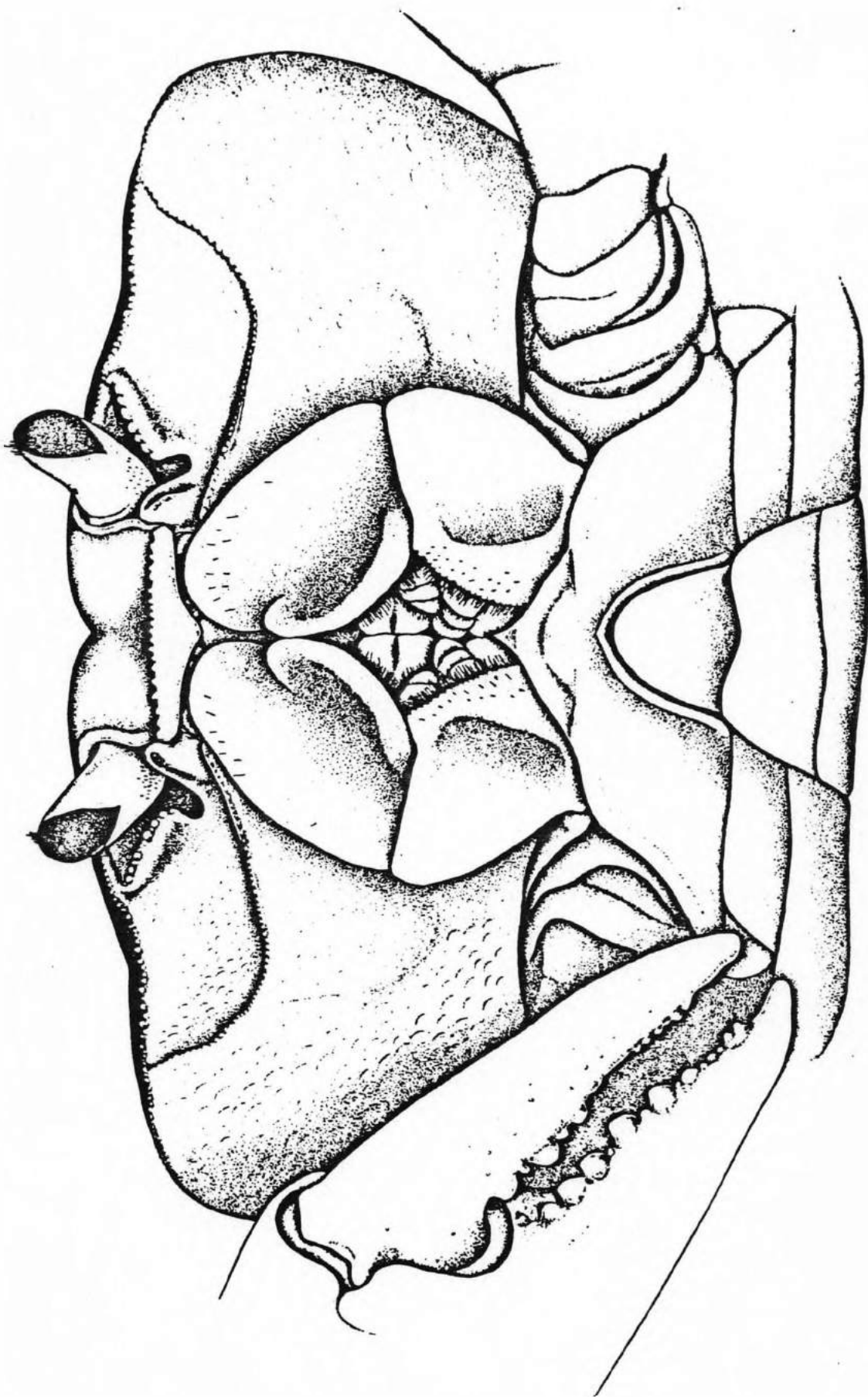


Fig. 9. *Gecarcinus lagostoma* (MZUSP-9583)

Vista frontal da carapaça.

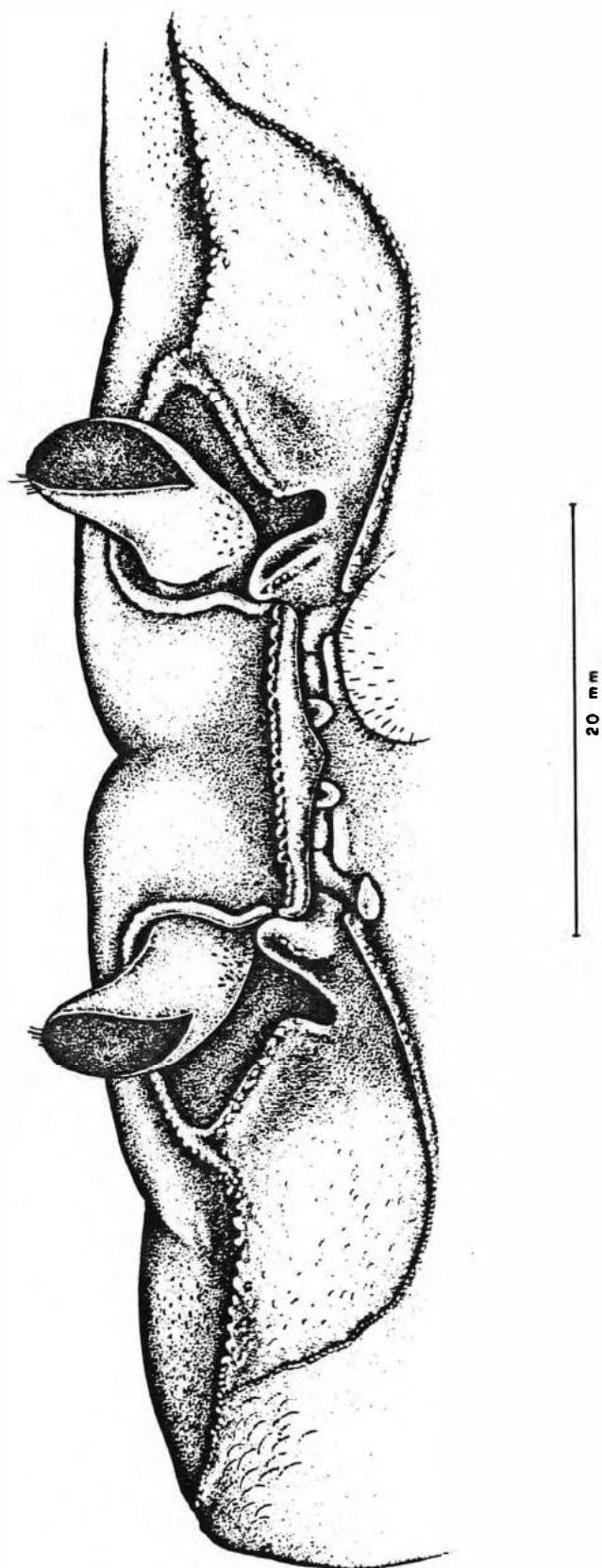


Fig. 10. *Gecarcinus lagostoma* (MZUSP-9583).

Vista frontal.

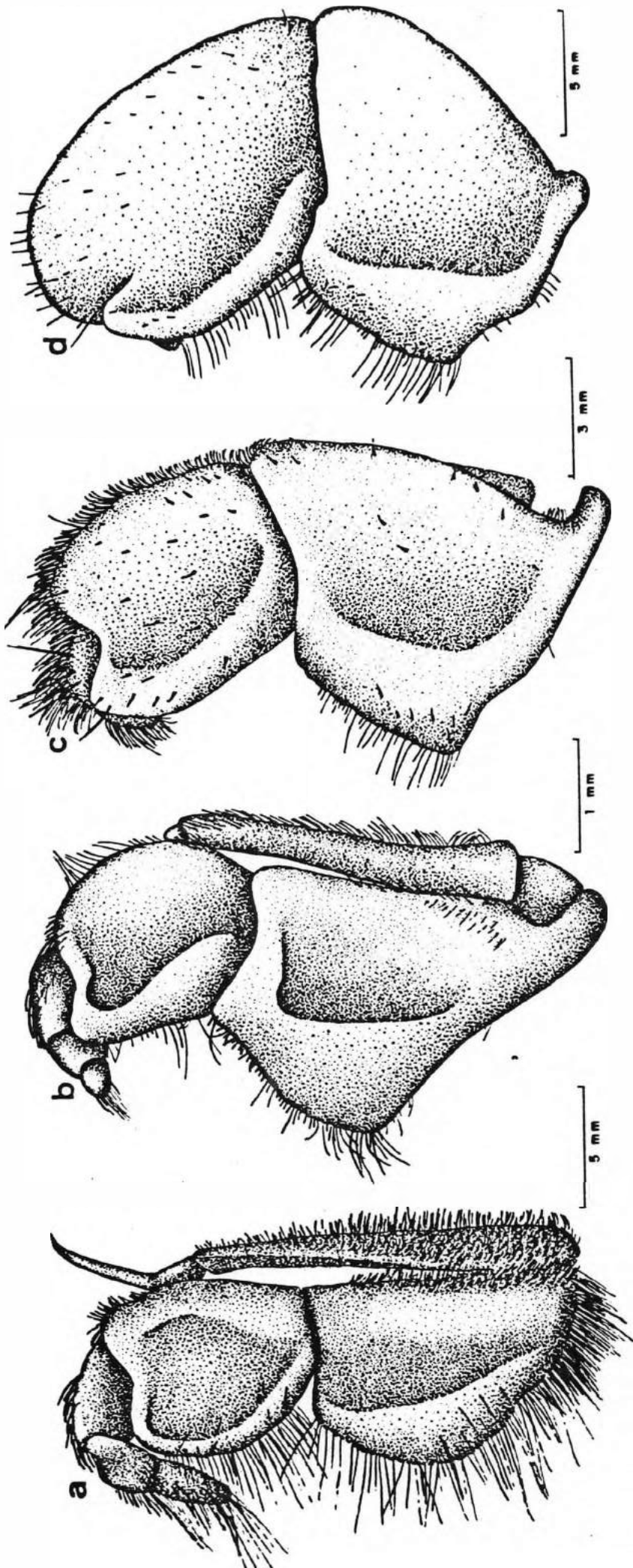


Fig. 11. Vista dorsal do terceiro maxilípode. a, *Cardisoma guanhumí* (USU-294); b, *Epiigrapsus notatus* (MHa-K-5715); c, *Gecarcoidea natalis* (USU-273); d, *Gecarcinus lagostoma* (USU-266).

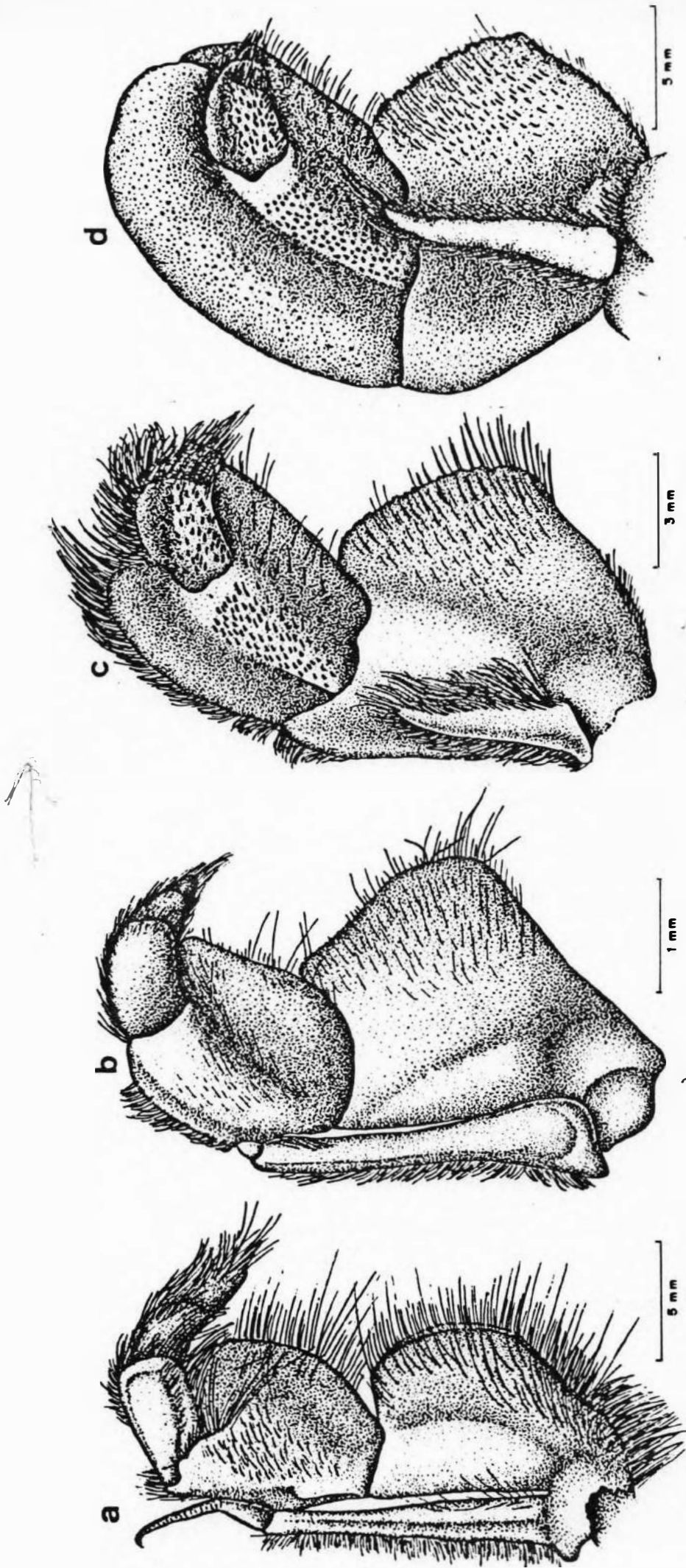


Fig. 12. Vista ventral do terceiro maxilípode. a, *Cardisoma guanhumi* (USU-294); b, *Epigrapsus notatus* (MHa-K-5715); c, *Gecarcoidea natalis* (USU-273); d, *Gecarcinus lagostoma* (USU-266).

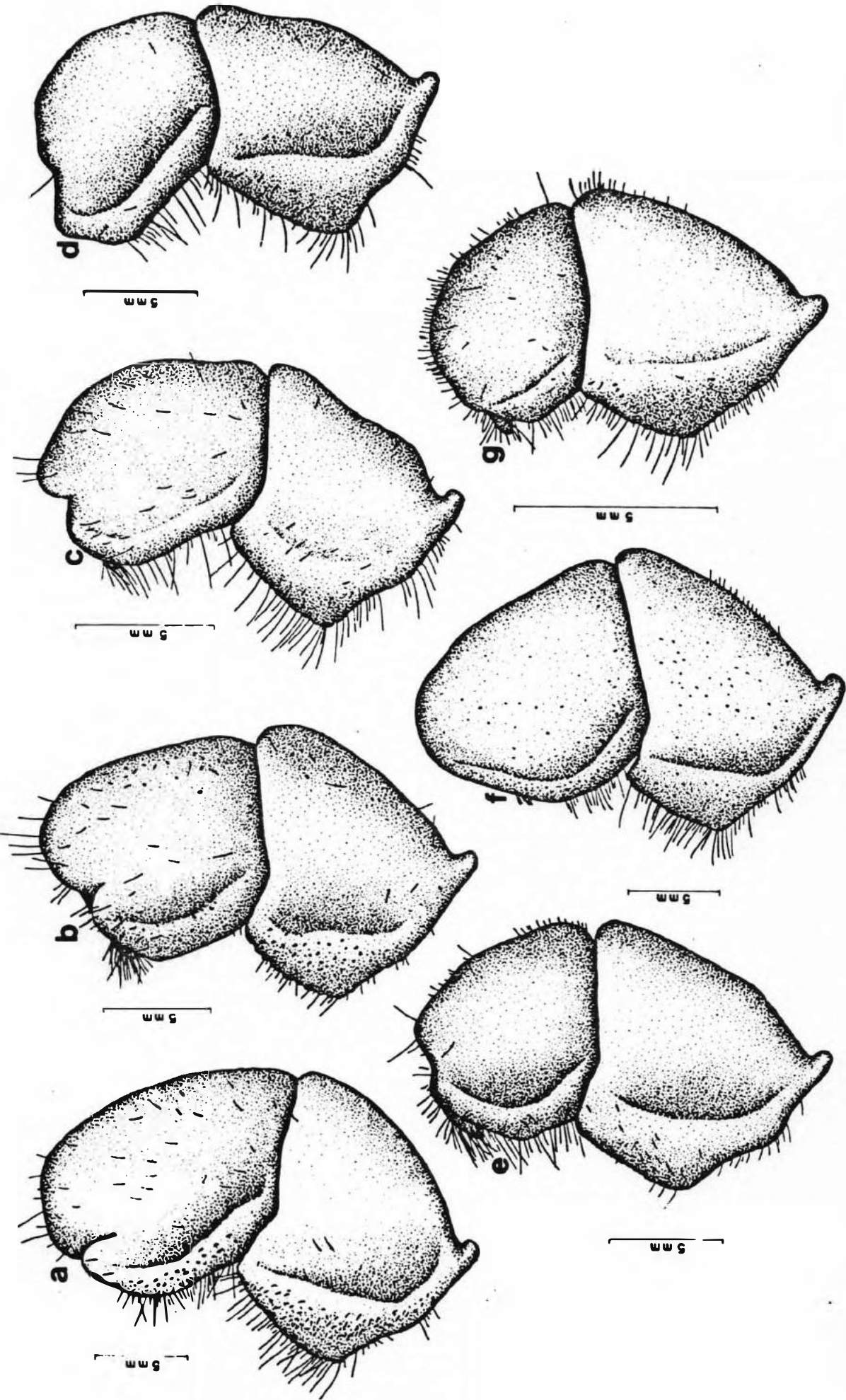


Fig. 13. Vista dorsal do terceiro maxilípode. a, *Gecarcinus lagostoma* (USU-266); b, *Gecarcinus weileri* (USU-280); c, *Gecarcinus plantatus* (AHF); d, *Gecarcinus malpiliensis* (USU-284); e, *Gecarcinus lateralis* (USU-281); f, *Gecarcinus ruricola* (USU-279); g, *Gecarcinus quadratus* (AHF).

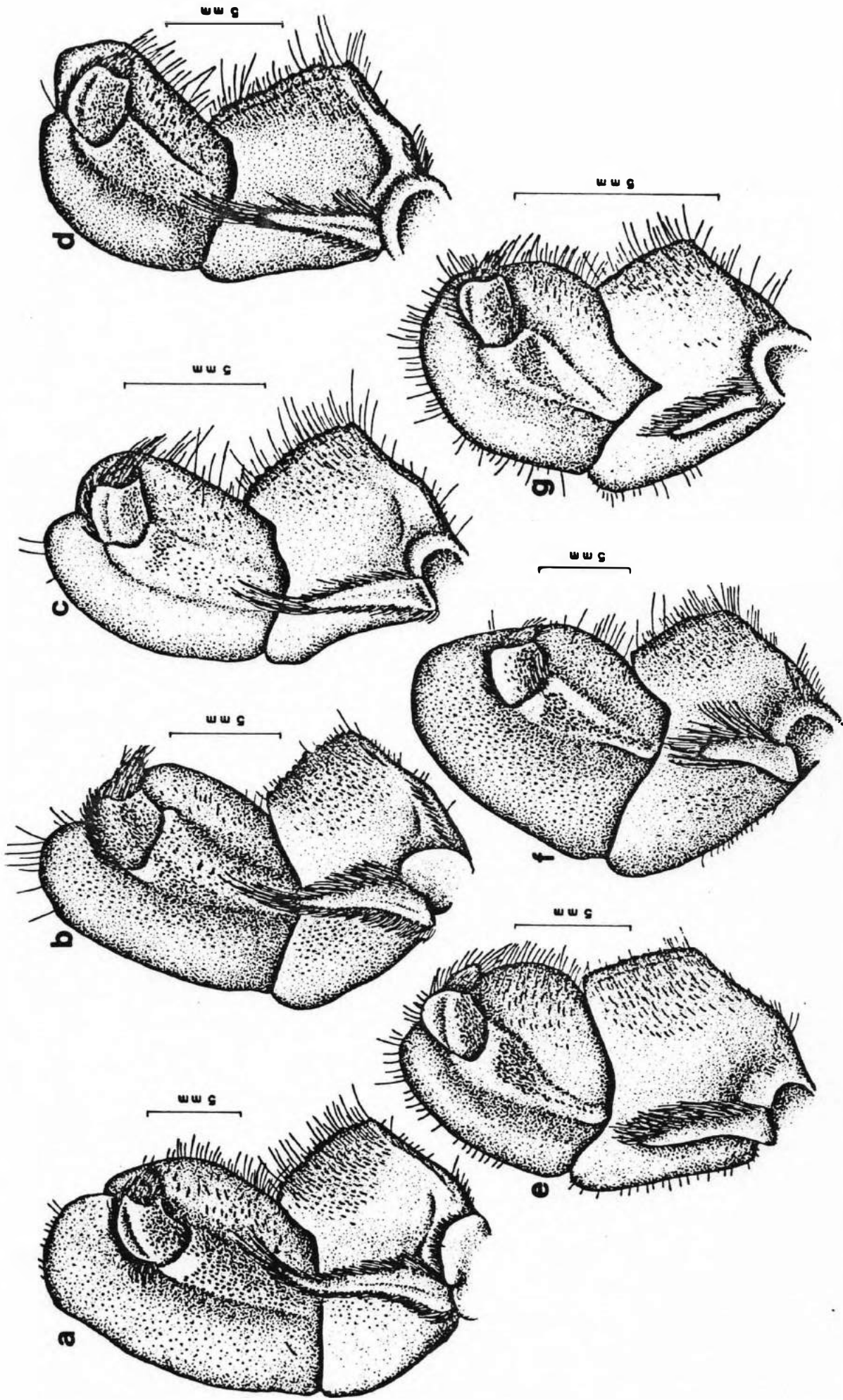


Fig. 14. Vista ventral do terceiro maxilípode. a, *Gecarcinus lagostoma* (USU-266); b, *Gecarcinus weileri* (USU-280); c, *Gecarcinus planatus* (AHF); d, *Gecarcinus malpiliensis* (USU-284); e, *Gecarcinus lateralis* (USU-281); f, *Gecarcinus ruricola* (USU-279); g, *Gecarcinus quadratus* (AHF).

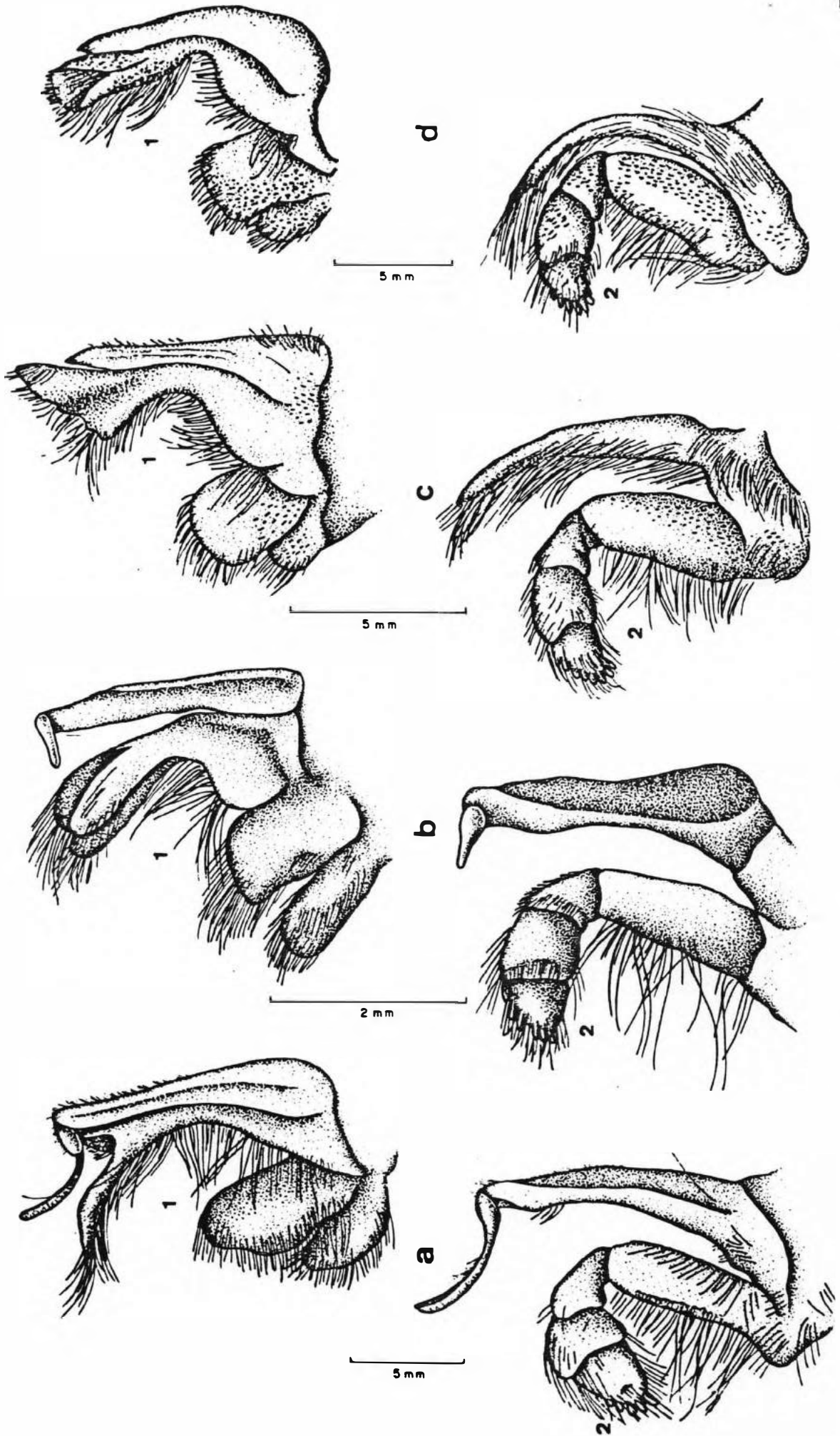


Fig. 15. Vista dorsal do primeiro (1) e segundo (2) maxilípedes. a, *Cardisoma guanhumi* (USU-294); b, *Epiograpsus notatus* (MHa-K-5715); c, *Gecarcoidea natalis* (USU-273); d, *Gecarcoidea natalis* (USU-273).

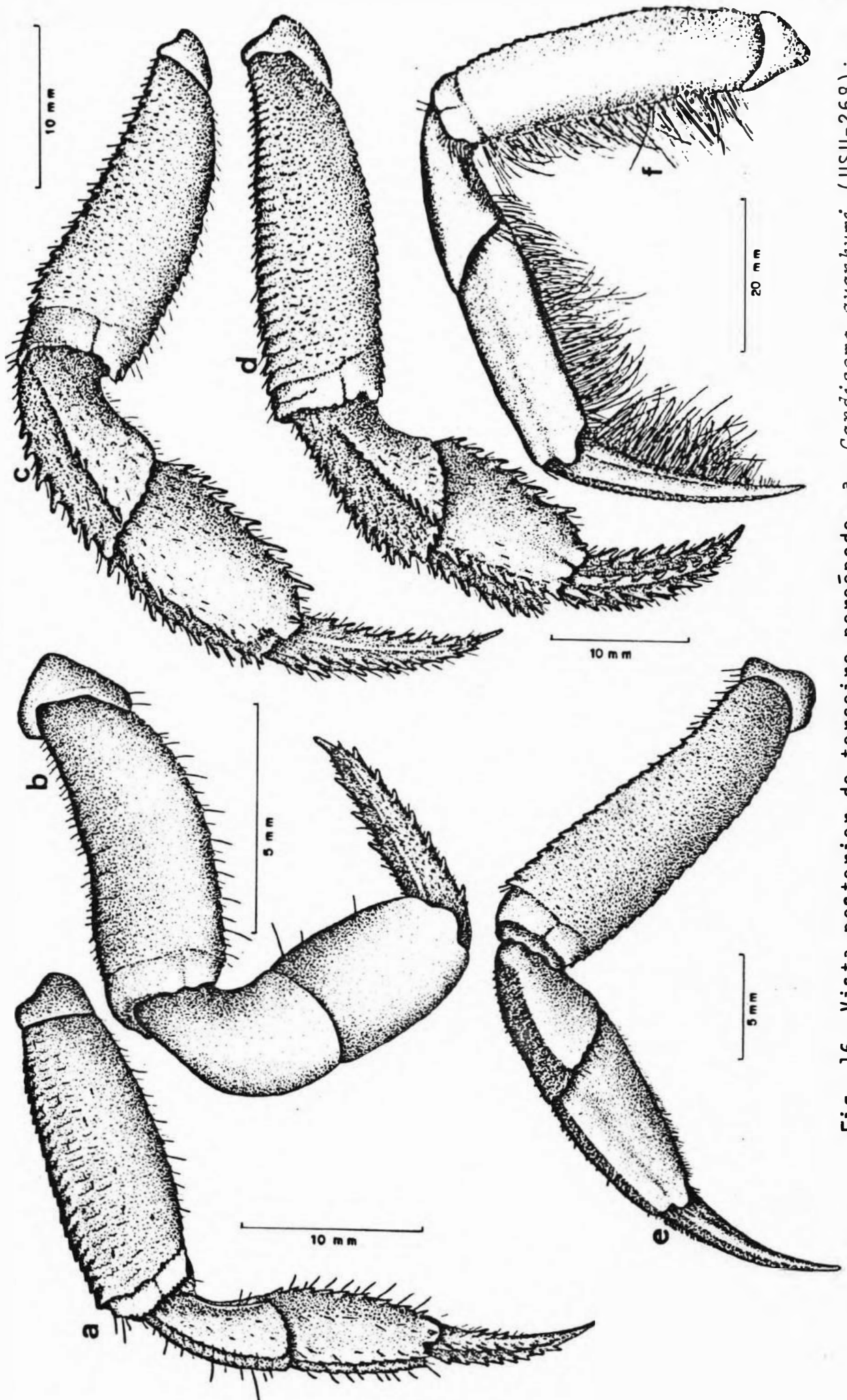


Fig. 16. Vista posterior do terceiro pereópode. a, *Cardisoma guanhumí* (USU-268); b, *Epigrapsus politus* (NHMW-1825); c, *Gecarcoidea natalis* (USU-273); d, *Gecarcinus lagostoma* (MZUSP-9583); e, *Chasmagnathus granulata* (USU-

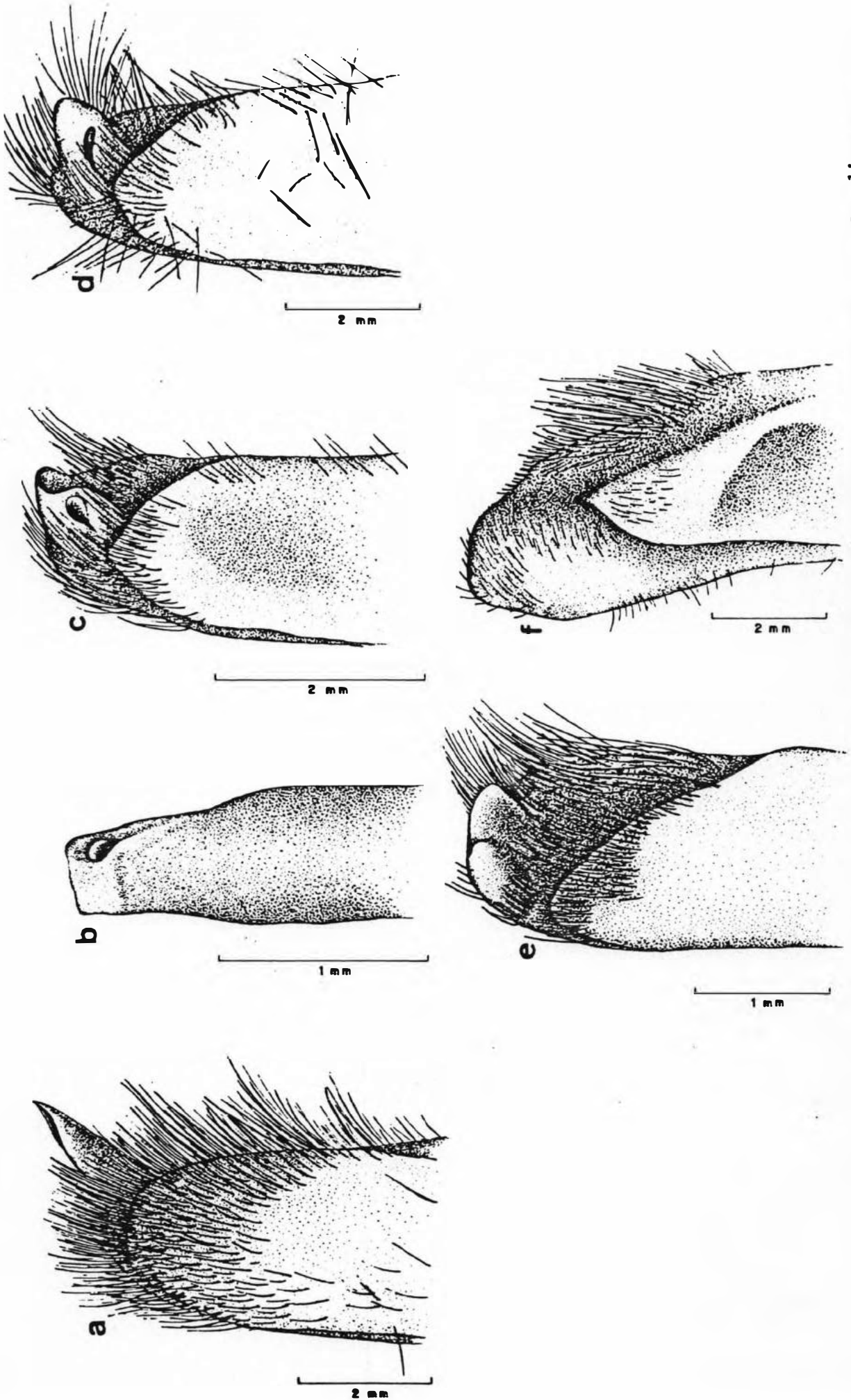


Fig. 17. Vista anterior do primeiro gonópode masculino esquerdo. a, *Cardisoma* (ZSM-1421/1); b, *Epigrapsus politus* (NHMW-1825); c, *Gecarcoidea carmifer* (USU-273); d, *Gecarcinus lagostoma* (USU-266); e, *Gecarcinus cordatus* (USU-291); f, *Chasmagnathus natalis* (USU-291).

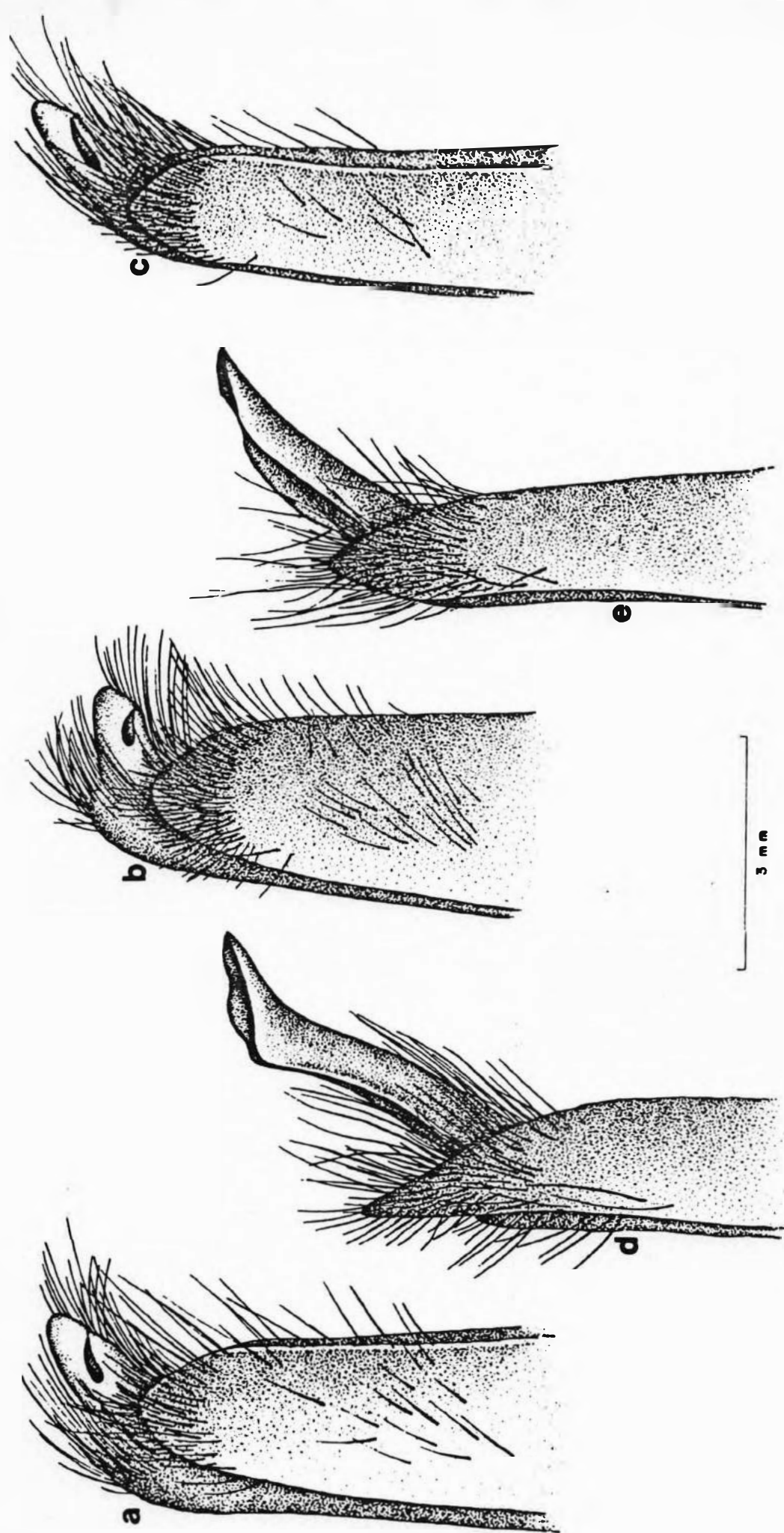


Fig. 18. Vista anterior do primeiro gonópole masculino esquerdo. a, *Gecarcinus lagostoma* (USU-266); b, *Gecarcinus planatus* (USU-277); c, *Gecarcinus malpilensis* (USU-284); d, *Gecarcinus ruricola* (USU-279); e, *Gecarcinus lateralis* (USU-281).

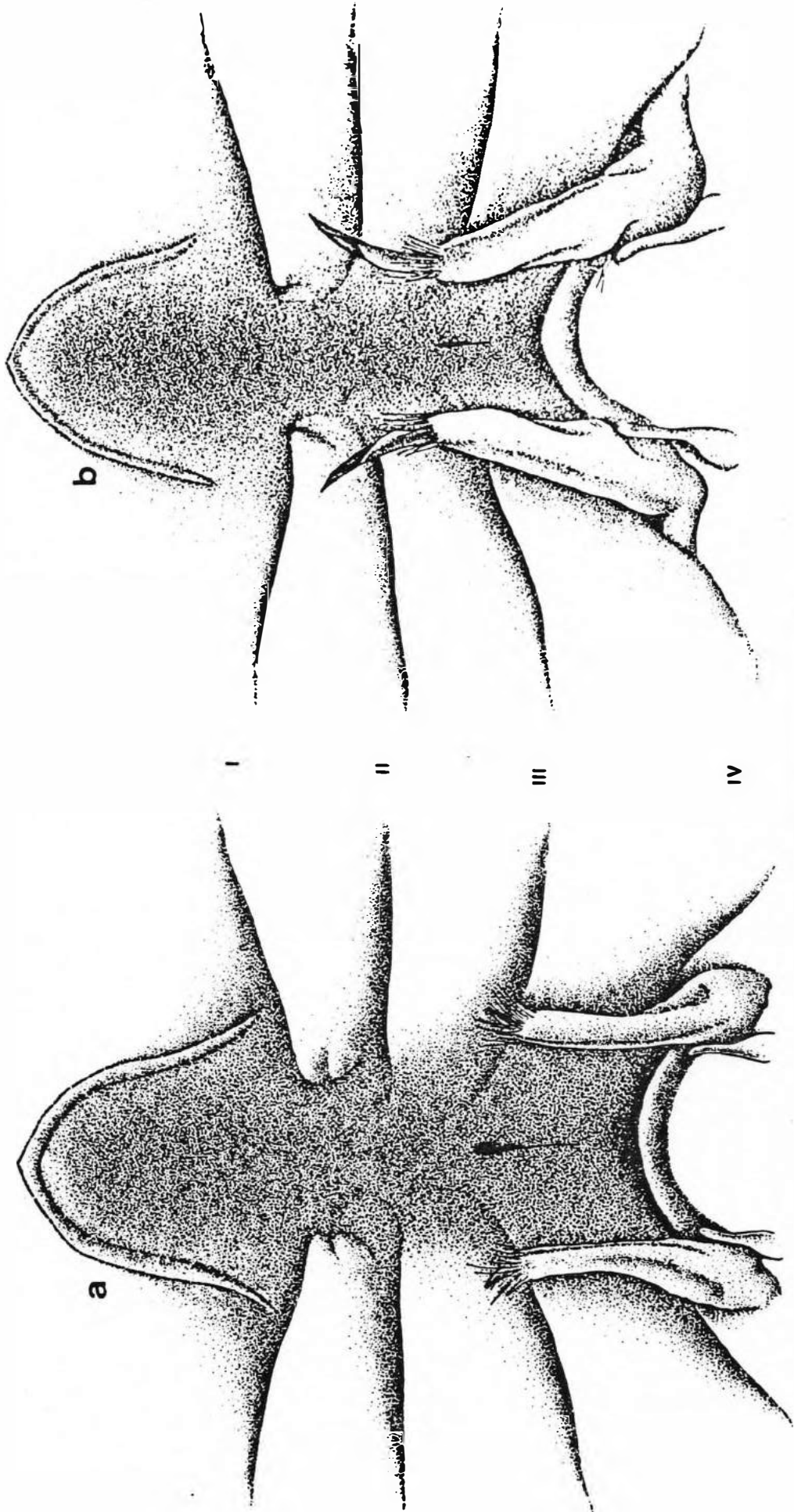


Fig. 19. Primeiro gonópode masculino. a, *Gecarcinus quadratus* (AHF); b, *Gecarcinus lateralis* (ZSM-1425/2). Os algarismo romanos correspondem I, primeira sutura external visível; II, segunda sutura external visível; III, terceira sutura external visível; IV, quarta sutura external visível.

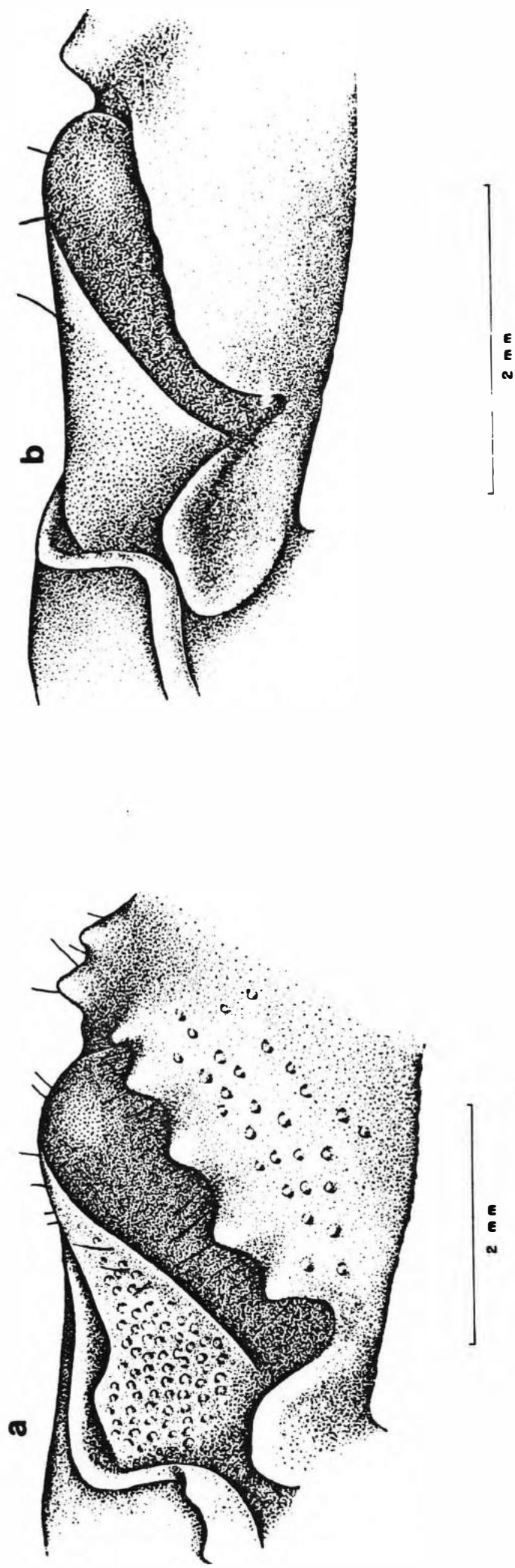


Fig. 20. Região orbital.

a, *Gecarcinus quadratus* (AHF).

b, *Gecarcinus ruricola* (USU-278).

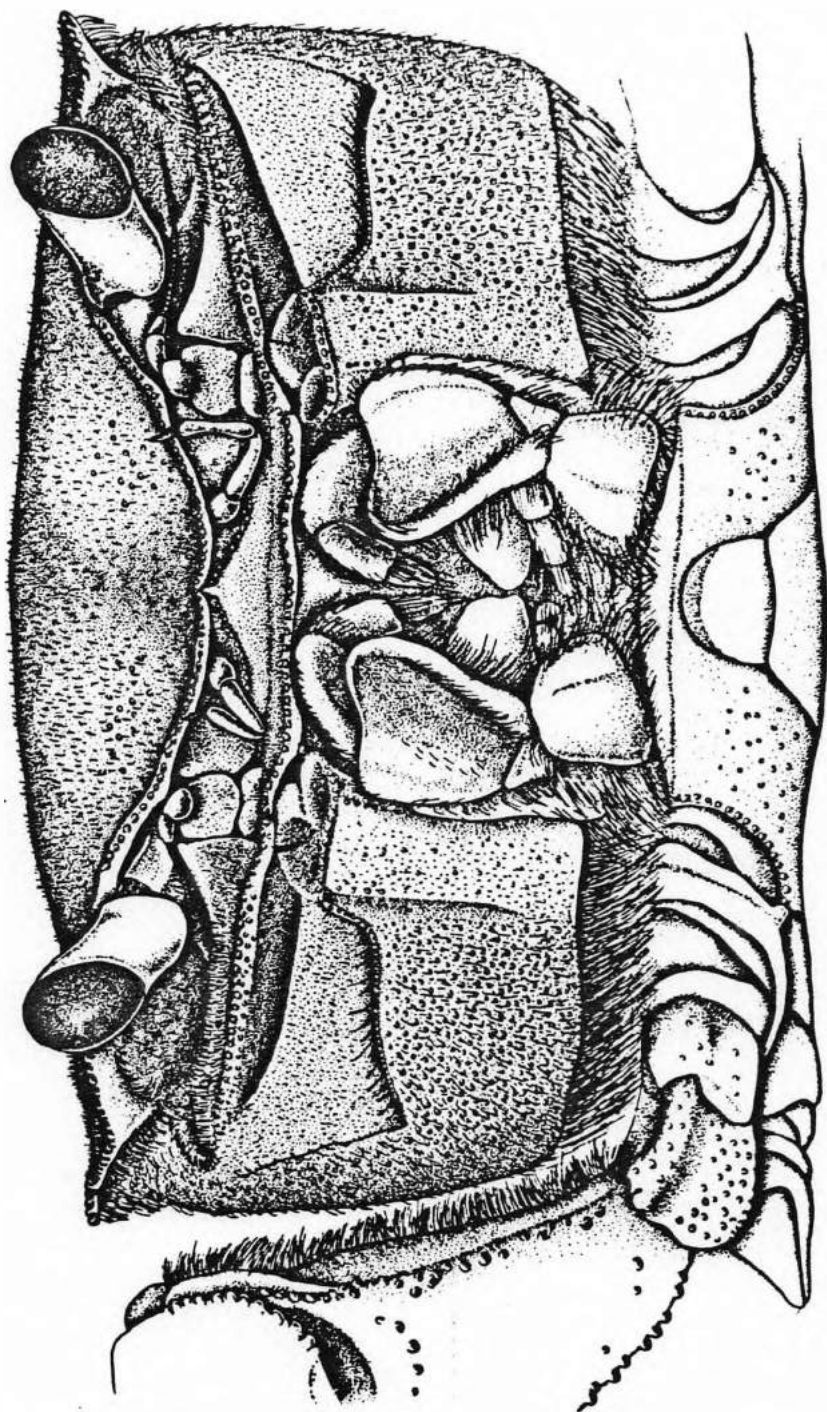


Fig. 21. *Chasmagnathus granulatus* (USU-287)

Vista frontal da carapaça.

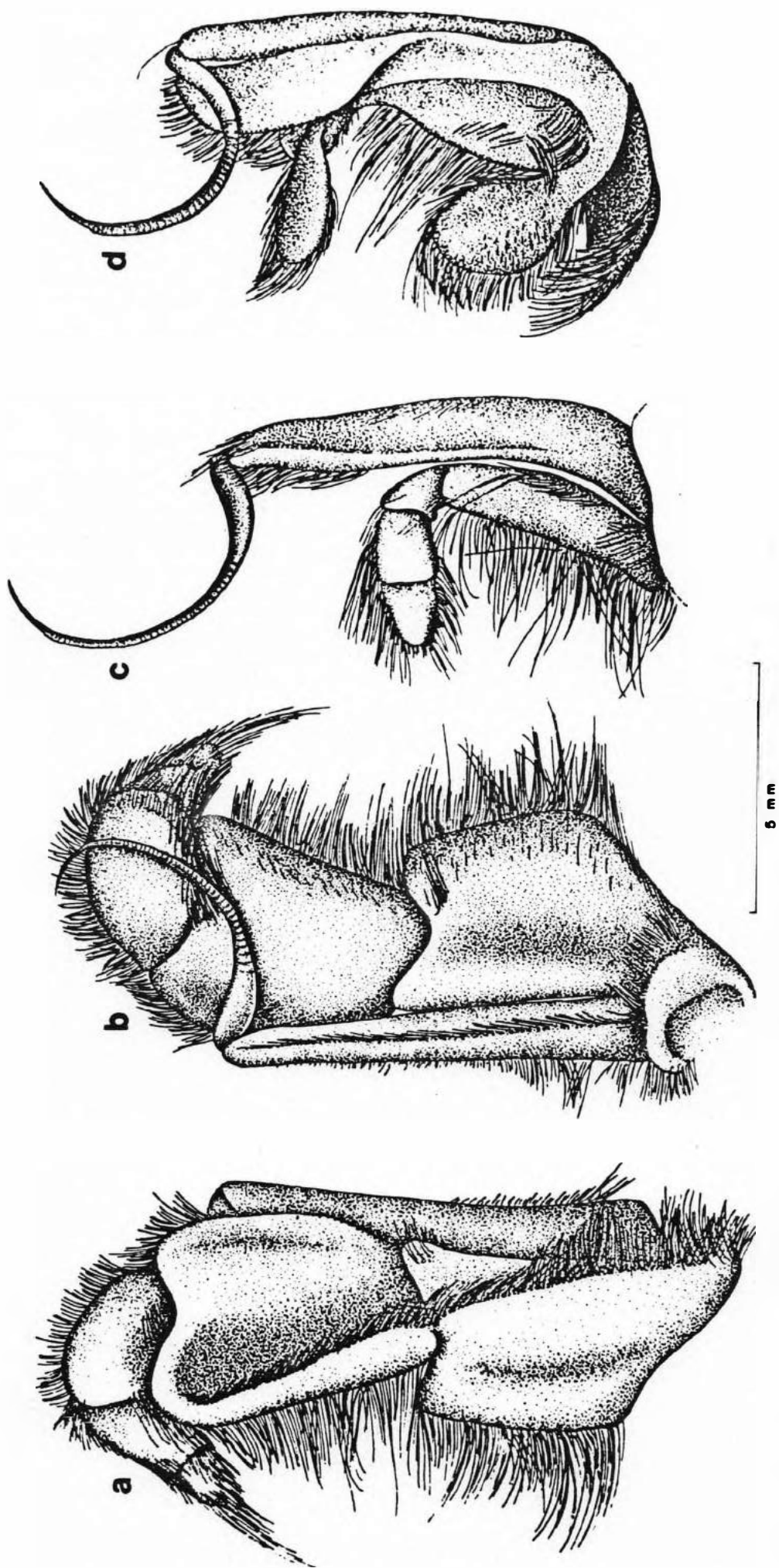


Fig. 22. *Chasmagnathus granulatus* (USU-287). a, vista dorsal do terceiro maxilípode; b, vista dorsal do segundo maxilípode; c, vista dorsal do terceiro maxilípode; d, vista dorsal do primeiro maxilípode.

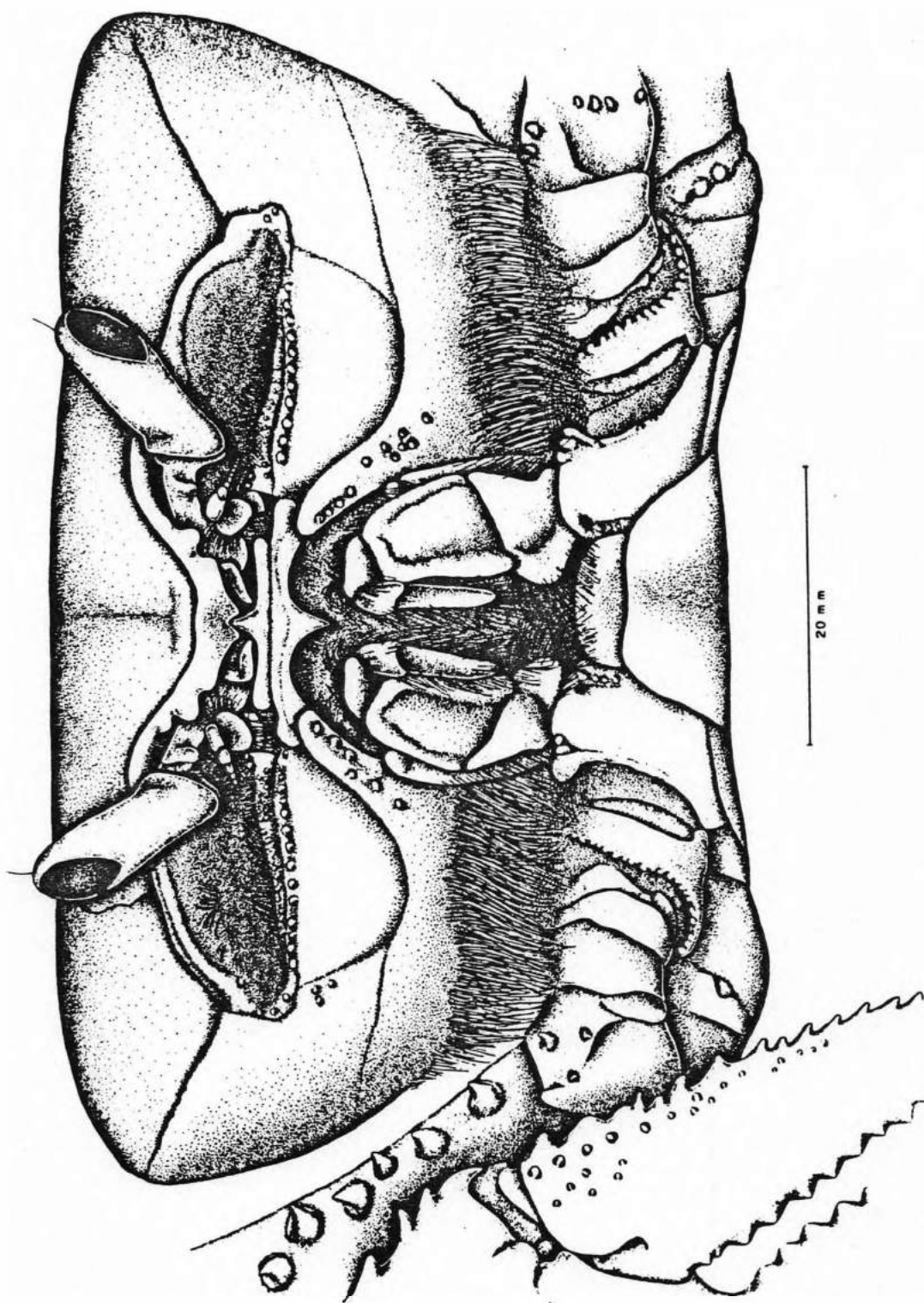


Fig. 23. *Ucides cordatus* (USU-291).

Vista frontal da carapaça.

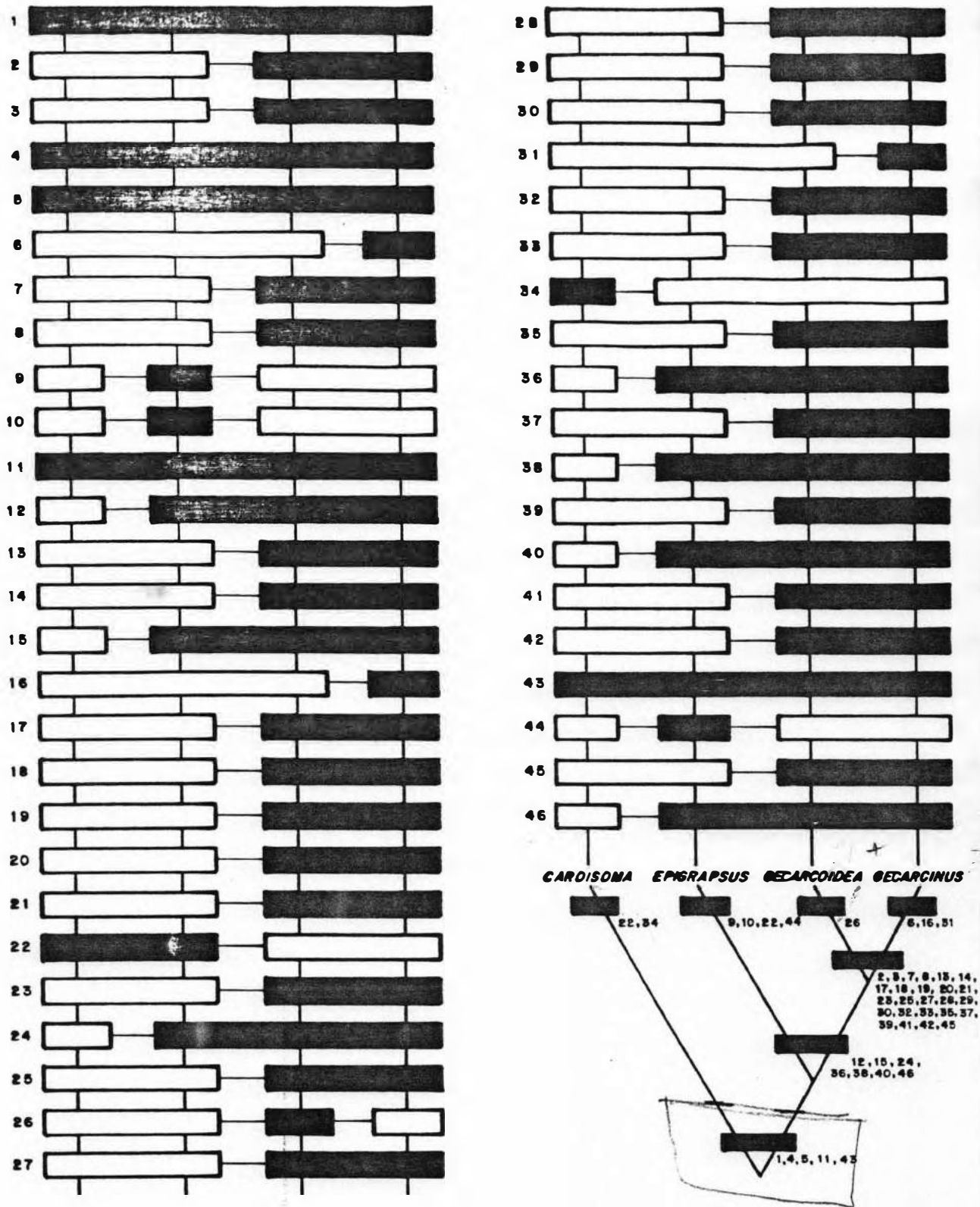


FIG.24. - RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE OS GÊNEROS DE GECARCINIDAE. CARACTERES LISTADOS NA TABELA . BARRAS CLARAS INDICAM OS ESTADOS PLESIOMÓRFICOS, BARRAS ESCURAS INDICAM OS ESTADOS APOMÓRFICOS.

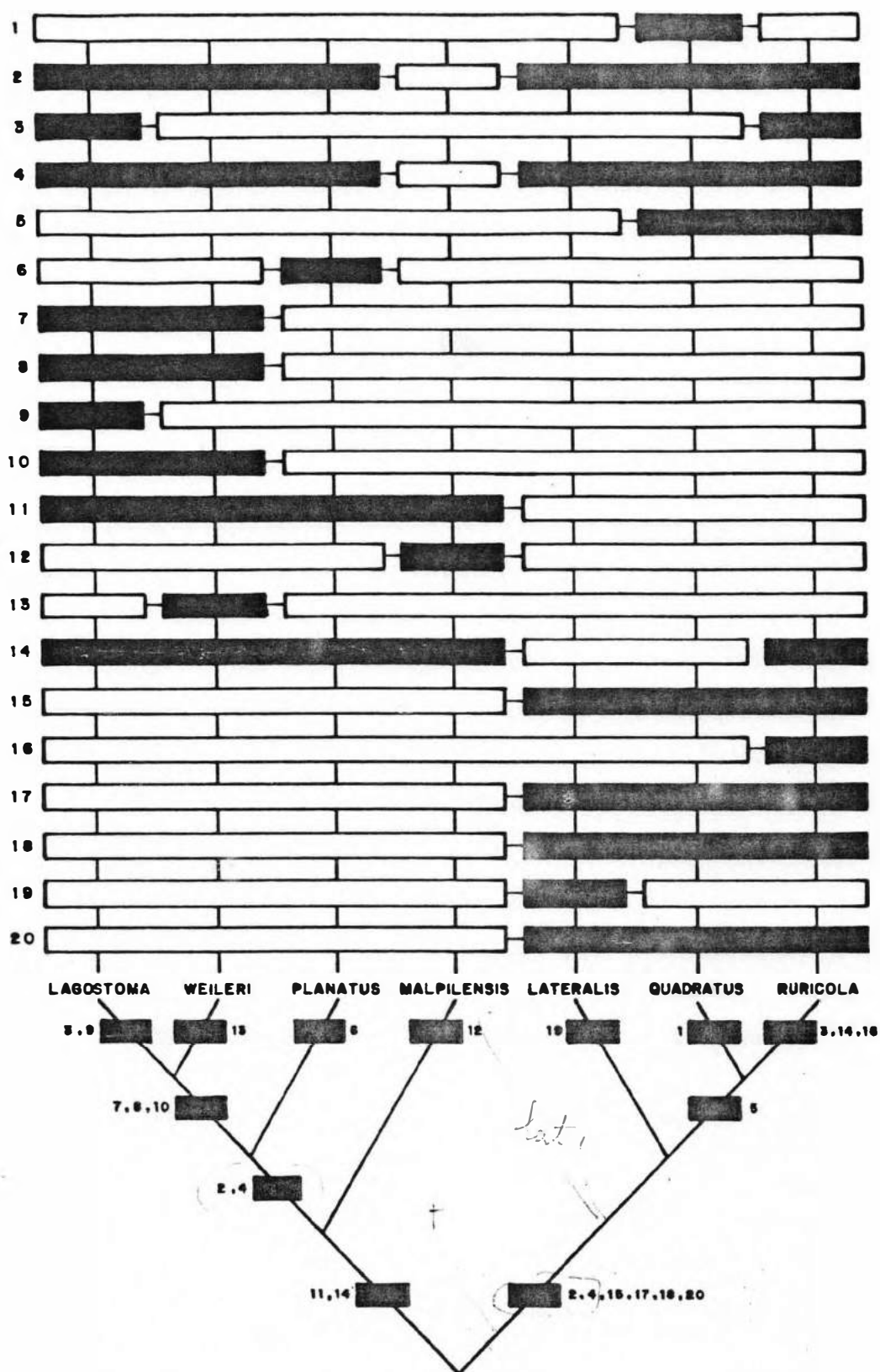


FIG.25. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE AS ESPÉCIES DE *GECARCINUS*. CARACTERES LISTADOS NA TABELA BARRAS CLARAS INDICAM OS ESTADOS PLESIOMÓRFICOS, BARRAS ESCURAS INDICAM OS ESTADOS APOMÓRFICOS.

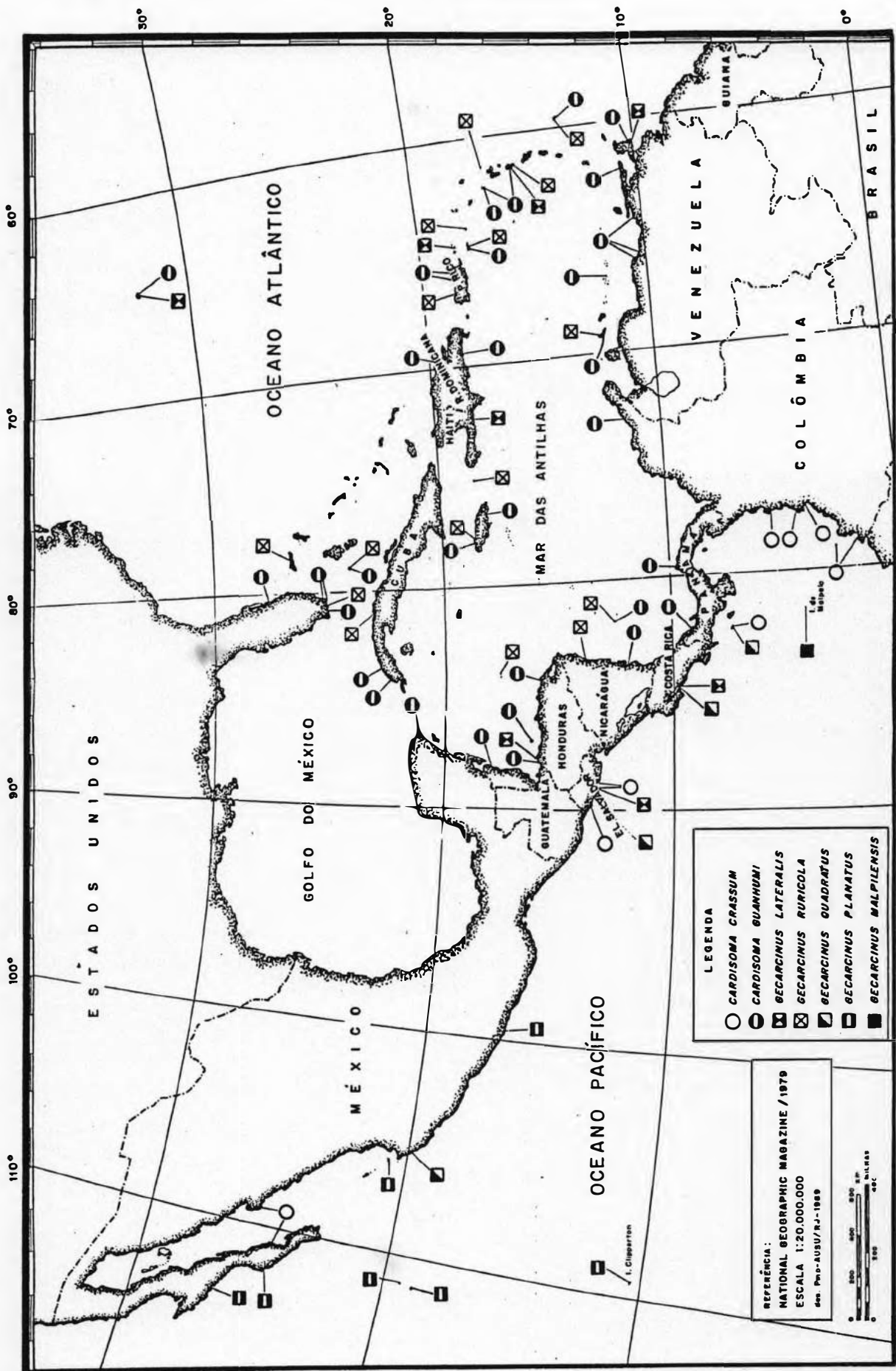


FIG. 26. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES AMERICANAS E CARIBENHAS DE GECARCINIDAE

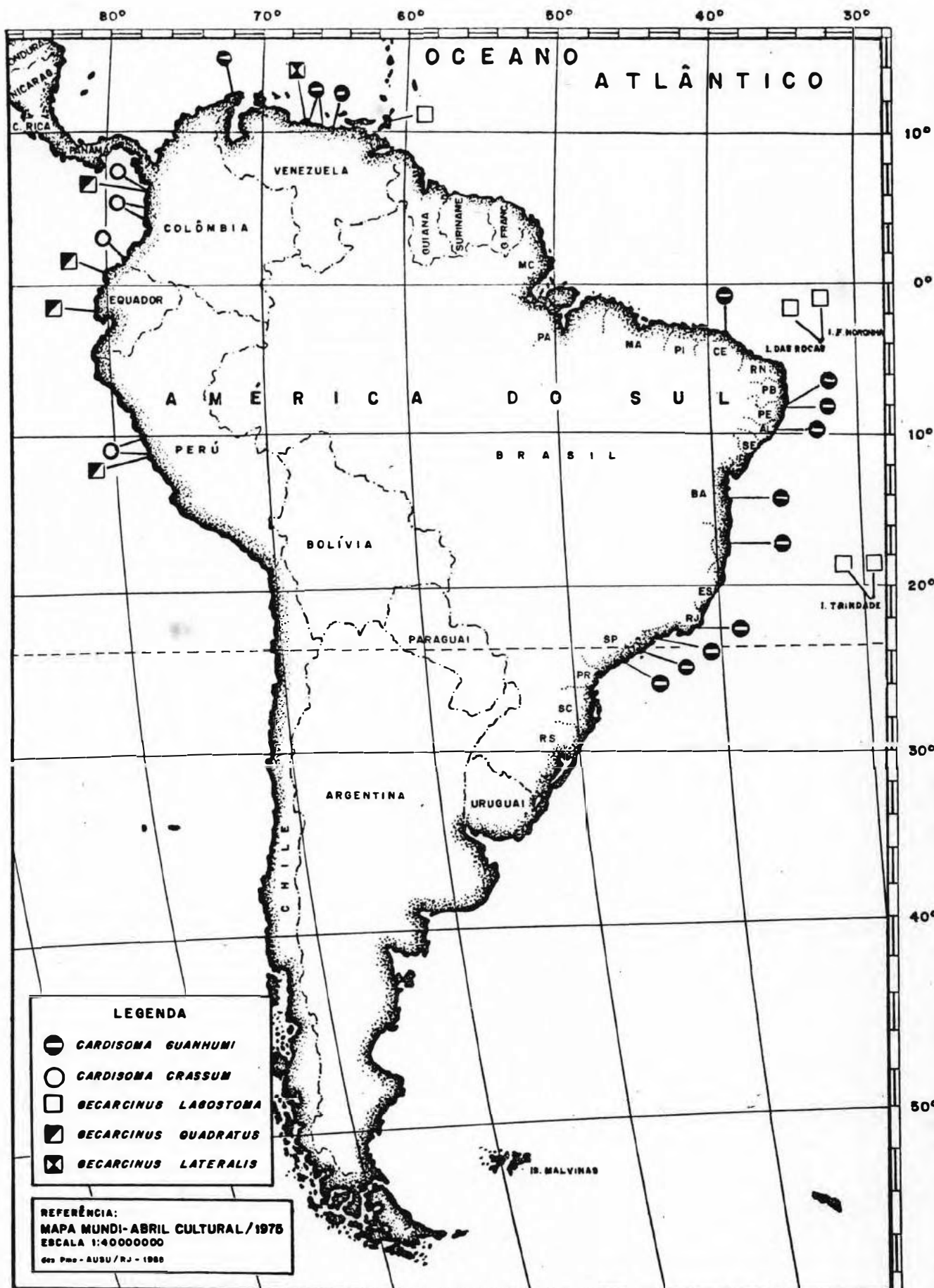
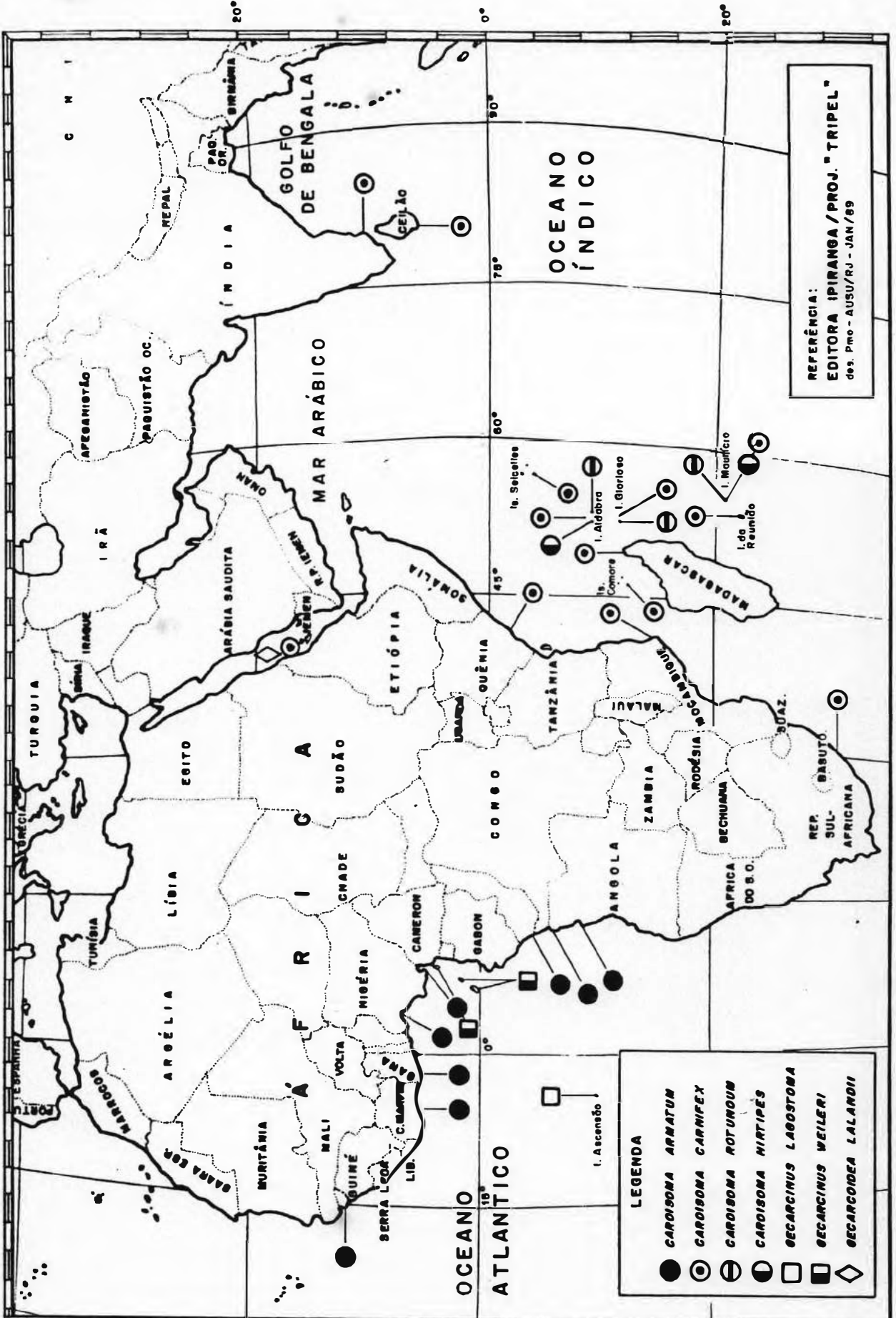


FIG. 27. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES SUL AMERICANAS DE GECARCINIDAE.



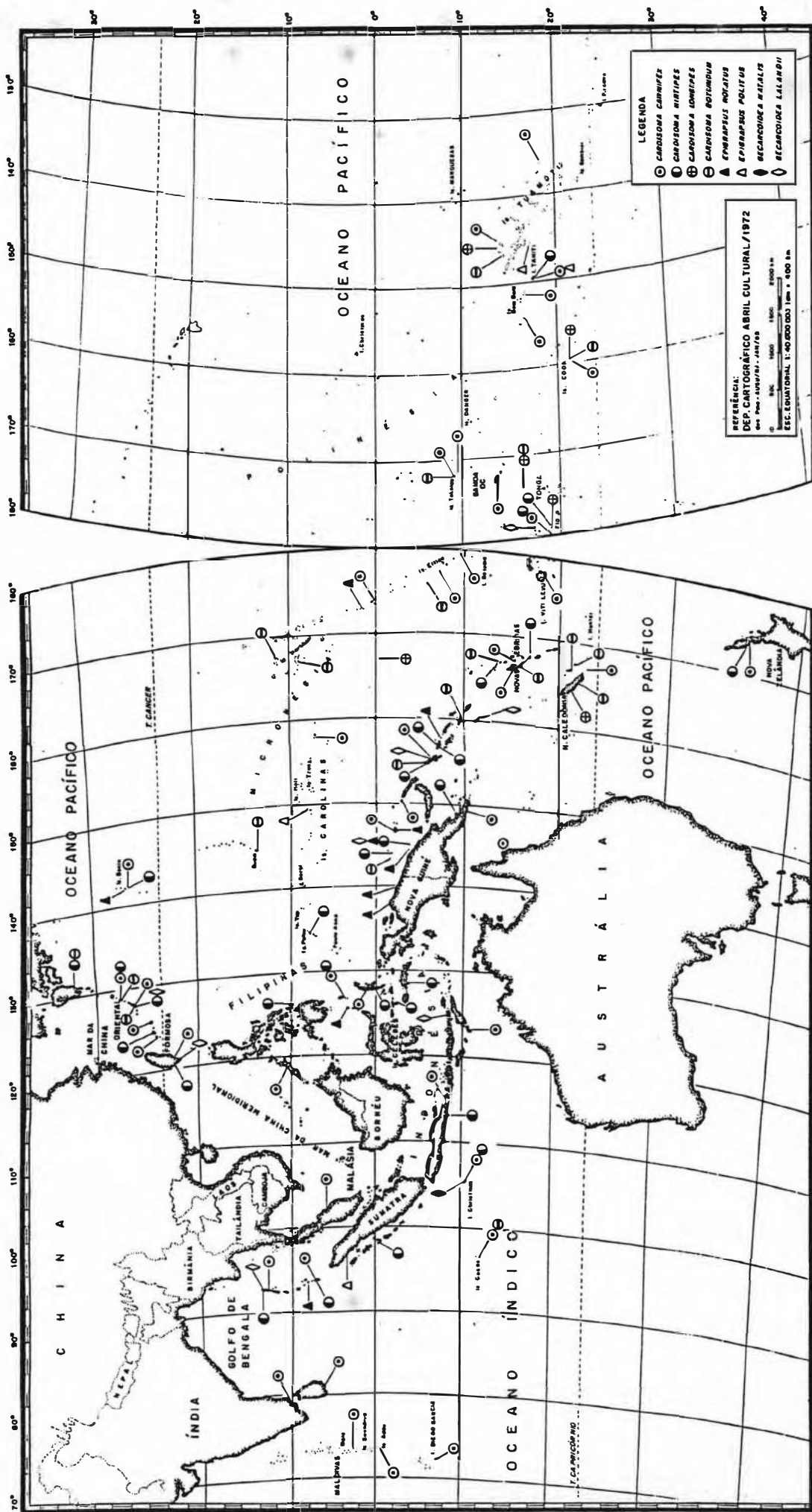


FIG. 29 GEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES DE GEARCINIDAE DA ÁSIA E OCEANIA.