

**MUSEU DE ZOOLOGIA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA, TAXONOMIA ANIMAL
E BIODIVERSIDADE**

**“Morfologia do esqueleto gástrico em Lithodidae Samouelle, 1819
(Crustacea: Decapoda: Anomura): implicações filogenéticas”**

Nicole Alice Olguín Campillay

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor.

São Paulo - SP

2016

RESUMO

Os caranguejos anomuros da família Lithodidae são exclusivamente marinhos, habitantes predominantemente de águas frias vivendo, geralmente, em águas profundas. Via de regra são animais de grande tamanho, sendo que das 124 espécies atualmente conhecidas (distribuídas em 10 gêneros), algumas são de grande importância comercial.

O monofiletismo da família Lithodidae e dos gêneros que a compõe, assim como as relações filogenéticas em Lithodidae ainda são obscuros e têm recebido muito pouca atenção. Diante da complexidade do esqueleto gástrico nos crustáceos Decapoda, neste trabalho nós investigamos em detalhe as características morfológicas dos ossículos do esqueleto gástrico em Lithodidae com vistas a sua descrição, interpretação e como fonte de dados morfológicos para servir de base a uma análise filogenética de Lithodidae, cujo objetivo precípuo foi testar a hipótese de monofiletismo de Lithodidae e acessar as relações internas na família.

A partir do estudo de 185 estômagos foi descrita e ilustrada a morfologia dos ossículos do esqueleto gástrico de 66 espécies: 52 espécies (dos 10 gêneros de Lithodidae), 8 espécies (dos 5 gêneros de Hapalogastridae) e 6 espécies de outros Decapoda representantes do grupo externo (*Birgus latro*, *Petrochirus diogenes*, *Pagurus bernhardus*, *Homarus americanus*, *Neprhops novegicus* e *Thalassina anomala*). A análise cladística de Lithodidae foi realizada no programa TNT. Foram utilizados 126 caracteres binários e 63 caracteres multiestado obtidos da morfologia do esqueleto gástrico, relacionados com o tamanho, forma, grau de calcificação, grau de fusão de ossículos e morfologia dos dentes gástricos.

O esqueleto gástrico em Lithodidae está composto por 44 ossículos. Um novo ossículo foi reconhecido, o para-pterocardiaco, associado com o ossículo pterocardiaco. A maioria dos ossículos exibem um padrão uniforme com variações menores e elementos morfológicos característicos. Nossa análise cladística resultou em 10 árvores igualmente parcimoniosas com 1802 passos. Nosso estudo mostra que a superfamília Lithodoidea é monofilética, porém o monofiletismo de Lithodidae e Hapalogastridae não pode ser recuperado. Os gêneros de *Lithodidae*, *Cryptolithodes* e *Lopholithodes* são monofiléticos, enquanto que *Lithodes*, *Neolithodes*, e *Paralomis* são polifiléticos. *Paralithodes* é parafilético. Os gêneros monoespecíficos de Lithodidae (*Glyptolithodes*, *Phyllolithodes*, *Rhinolithodes* e *Sculptolithodes*) são bem caracterizados por autapomorfias. Em consequência de nossos resultados, alterações na classificação interna de Lithodoidea são necessárias, afim de refletir as relações evolutivas.

Palavras Chaves: 1. Lithodidae. 2. Esqueleto gástrico. 3. Taxonomia. 4. Filogenia.

ABSTRACT

The king crabs of the family Lithodidae (Anomura) are all marine and inhabit predominantly cold, deep waters. The lithodids currently comprise 124 species, some of which attain large sizes and are of great commercial importance.

The interrelationships of the lithodids and even its monophyly and that of its constituent genera are yet to be solved. The great complexity of the decapod gastric mill prompted us to study the morphology of the gastric ossicles in the Lithodidae as a source of characters to assess its phylogenetic interrelationships and its monophyletic status as well as that of its constituent genera.

We described and illustrated herein the morphology of the gastric ossicles from 66 species. A total of 186 stomachs were obtained as follows: 52 lithodid species (from all the 10 genera currently included in Lithodidae), 8 hapalocarcinid species (from all the 5 genera of Hapalogastridae) and 6 species from other groups of decapods representing the outgroup (*Birgus latro*, *Petrochirus diogenes*, *Pagurus bernhardus*, *Homarus americanus*, *Nephraps novesticus* e *Thalassina anomala*). In the cladistic analysis of the Lithodoidea, performed with the program TNT. 126 binary and 63 multistate characters from the morphology of the gastric ossicles related to size, shape, degree of calcification and fusion between ossicles were used.

The stomach of the lithodids consists of 44 ossicles. A new ossicle is recognized herein, the para-pterocardiac, associated with pterocardiac ossicle. Most of the ossicles are conservative in shape, with few variations and distinctive morphological elements. The cladistic analysis resulted in 10 equally parsimonious trees with 1802 steps. Our study show that the superfamily Lithodoidea is monophyletic, whereas the lithodids and hapalogastrids were not recovered as monophyletic groups. The lithodid genera *Cryptolithodes* and *Lopholithodes* proved to be monophyletic, while *Lithodes*, *Neolithodes* and *Paralomis* are polyphyletic; *Paralithodes* is paraphyletic. The lithodid monospecific genera are well characterized by a number of autoapomorphies each. As a result, the internal classification of Lithodoidea requires further elaboration in order to reflect evolutionary relationships.

Keywords: 1. Lithodidae. 2. Gastric mill. 3. Taxonomy. 4. Phylogeny.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Generalidades sobre os Lithodidae

Os membros da família Lithodidae Samouelle, 1819 encontram-se entre os Decapoda Latreille, 1802 de maior tamanho, são organismos tipicamente de águas frias profundas e mares polares, havendo registros a partir de 300 metros até mais de 2000 m de profundidade (Ahyong 2010, Stevens 2014).

Os Lithodidae são conhecidos a nível mundial como “king crabs”, nome que se aplica às grandes espécies comerciais contidas neste táxon *e.g.* *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) “red king crab”, *Lithodes aequispinus* (Benedict, 1895) “golden king crab” e *Lithodes santolla* (Molina, 1782) “southern king crab”). O valor econômico como recurso de pesca das populações destas e outras espécies de Lithodidae mantém uma das mais famosas e importantes pescarias a nível mundial, registrando capturas anuais que superam as 10 mil toneladas ao ano entre os dois hemisférios (Navarro *et al.* 2014).

A expansão da atividade de pesca em espécies de Lithodidae, tem exercido uma forte pressão de captura, resultando no declínio do volume de estoque destas espécies. O que junto com as mudanças ambientais tem impactado diretamente na abundância, crescimento e mortalidade das populações naturais de Lithodidae (Zheng & Kruse 2000, Siddeek *et al.* 2002, Stevens *et al.* 2014). Este declínio nas populações de Lithodidae com interesse comercial, suscitou na aplicação de medidas de controle e manejo das capturas. Em *Paralithodes camtschaticus* e *P. platypus* (Brandt, 1850) por exemplo, as capturas tem sido reguladas e em alguns casos proibidas por períodos determinados de tempo, visando a recuperação dos estoques e o aumento no recrutamento, o mesmo tem acontecido com as pescarias de *Lithodes santolla* e *Paralomis granulosa* (Hombron & Jacquinet, 1846) no Hemisfério sul (Vinuesa *et al.* 1996, Lovrich 1997, Lovrich & Vinuesa 1999, Chilton *et al.* 2011).

Embora a atividade pesqueira em espécies seletas de Lithodidae tem sido desempenhada desde inícios da década de 1960, existem muitas outras espécies que não atingem tamanho grande nem a abundância suficiente para serem comercializadas.

Por outro lado, apesar do reconhecido interesse econômico de alguns representantes de Lithodidae, aspectos biológicos são escassos na literatura. A biologia reprodutiva,

incluindo o desenvolvimento larval é conhecido apenas para algumas poucas espécies, o que equivale a menos do 10% das 124 espécies reconhecidas hoje, sendo *Paralithodes camtschaticus* uma das espécies melhor estudada.

1.1.1. Origem e Distribuição de Lithodidae

As espécies da família Lithodidae são típicas de altas latitudes, com um elevado número de espécies reportadas em águas polares e sub-antárticas (Thatje & Arntz 2004, Ayhong 2010, Stevens 2014), incluindo representantes ocupando ambientes hidrotermais (e.g. *Lithodes manningi* Macpherson 1988, *Lopholithodes foraminatus* (Stimpson, 1859) e *Paralomis arethusa* Macpherson, 1994) (Macpherson 1994, Chevaldonne & Olu 1996, de Saint Laurent & Macpherson 1997).

Lithodidae é uma família diversa com dez gêneros (*Cryptolithodes* Brandt, 1848; *Glyptolithodes* Faxon, 1895; *Lithodes* Latreille, 1806; *Lopholithodes* Brandt, 1848; *Neolithodes* A. Milne-Edwards & Bouvier, 1894; *Paralithodes* Brandt, 1848; *Paralomis* White, 1856; *Phyllolithodes* Brandt, 1848; *Rhinolithodes* Brandt, 1848 e *Sculptolithodes* Makarov 1934). Estes dez gêneros congregam 124 espécies nominais distribuídas a nível mundial.

A família Lithodidae tem uma origem recente, Cunningham *et al.* (1992) usando relógio molecular, estimou o surgimento de Lithodidae entre 13-25 milhões de anos atrás no Mioceno. O que coincide com a época datada para o único registro fóssil de Lithodidae *i.e.* *Paralomis debodeorum* Feldmann (1998). O processo de radiação da família aparentemente teria acontecido no Hemisfério norte (Bouvier 1896, Makarov 1938, Hall 2010). Espécies de Lithodidae que habitaram zonas intertidais do oceano Pacífico teriam iniciado a migração para zonas mais frias e profundas, como resultado das mudanças climáticas do Eoceno e Mioceno (Barker & Thomas 2004, Hall 2010). De fato, os dez gêneros de Lithodidae tem representantes distribuídos neste oceano, e mais de 70% das espécies ocorrem no oceano Pacífico, aproximadamente 23% ocorrem no oceano Atlântico e apenas 7% no oceano Índico.

1.1.2. Desenvolvimento larval em Lithodidae

Em Lithodidae é reconhecido um desenvolvimento larval abreviado, com poucas

fases larvais (2-5 zoeas e 1 megalopa), que se prolongam por uns poucos dias ou semanas (Thatje 2004). No entanto, variações no número e duração das fases larvais são reportadas em Lithodidae. Em *Lopholithodes mandtii* Brandt 1848 e *Paralithodes camtschaticus* são reconhecidas entre cinco a quatro zoeas, em *Lithodes aequispinus*, *L. maja* (Linnaeus, 1758) e *L. santolla* o número de zoeas diminui para três fases (Campodonico 1971, Fukuhara 1985, Anger 1996, Crain & McLaughlin 2000, Anger *et al.* 2004), enquanto que em *Paralomis granulosa* e *P. spinosissima* Birstein & Vinogradov, 1972 são reportadas apenas duas zoeas (Campodonico & Guzmán 1981, Anger *et al.* 2003, Watts *et al.* 2006).

Por sua vez, as larvas são planctotróficas em: *Cryptolithodes*, *Lopholithodes*, *Paralithodes* (Paul *et al.* 1989, Kim & Hong 2000, Epelbaum & Borisov 2006). E lecitotróficas em: *Lithodes*, *Paralomis* e possivelmente em *Neolithodes* (Anger 1996, Shirley & Zhou 1997, Anger *et al.* 2003, Watts *et al.* 2006, Thatje & Mestre 2010). Esta última condição está sustentada pela redução das peças bucais observada nas larvas (Kattner *et al.* 2003, Lovrich *et al.* 2003, Anger *et al.* 2003, 2004, Calcagno *et al.* 2004).

1.1.3. Hábitos alimentares dos Lithodidae

Os Lithodidae possuem hábitos alimentares oportunistas (Jewett *et al.* 1990). Estudos em espécies de *Lithodes*, *Paralithodes* e *Paralomis* tem demonstrado o consumo de um amplo espectro de itens alimentares, entre os que se mencionam: algas, briozoos, hidrozoos, foraminíferos, equinodermos, poliquetos, moluscos, crustáceos e peixes (Comoglio & Amin 1999, Vinuesa *et al.* 2013). No entanto, durante as fases zoeas os Lithodidae se alimentam principalmente de microalgas. Já no estado megalopa começa a funcionalidade facultativa das peças bucais (McLaughlin *et al.* 2003). Dessa forma a dieta dos Lithodidae começa aumentar progressivamente, indivíduos juvenis são essencialmente onívoros e macrófagos, com uma média de dez presas consumidas, entre fitoplâncton, protistas e invertebrados (Bright 1967). Enquanto que indivíduos adultos são predadores majoritariamente carnívoros com uma composição alimentar de cerca de 20 grupos (Tarverdieva & Zgurovsky 1985, Comoglio *et al.* 1990, Balzi 1997, Vinuesa *et al.* 2013).

Estudos do conteúdo estomacal em Lithodidae tem mostrado uma alta fragmentação das presas consumidas, resultante da ação física combinada dos quelípodos, peças bucais e o moinho gástrico (Stevens *et al.* 1982, Comoglio & Amin 1999, Falk-Petersen *et al.* 2011, Stevens & Jewett 2014). As partículas alimentares são maceradas e

trituras pelos ossículos do moinho gástrico no estômago cardíaco, para a redução do seu tamanho, e assim, ingressar ao estômago pilórico onde ocorre a digestão, absorção e eliminação das partículas alimentares (Mocquard 1883, Patwardhan 1935a, Felgenhauer & Abele 1989, Felgenhauer 1992, Brösing 2002, 2010, Lima 2010, Lima *et al.* 2016).

1.2. Taxonomia dos Lithodidae

A posição taxonômica de Lithodidae Samouelle, 1819, em Anomura MacLeay, 1838, manteve-se estável por muito tempo, sendo incluída, como membros da superfamília Paguroidea Latreille, 1802. No entanto, McLaughlin *et al.* (2007) sugerem uma reorganização na classificação de Anomura, com base em uma filogenia de caracteres morfológicos externos; sendo que nos resultados, propuseram, que Lithodidae fosse removida de Paguroidea *sensu lato* e elevada à categoria de superfamília.

Desta forma, Lithodoidea *sensu* McLaughlin *et al.* (2007) engloba duas famílias: Hapalogastridae Brandt, 1850 (5 gêneros) e Lithodidae (10 gêneros), totalizando nos dias de hoje 132 espécies nominais (Tabela I). Os membros destas duas famílias podem ser claramente separados pelos tergitos do pleon: terceiro ao quinto tergitos calcificados em Lithodidae, e perda total da calcificação do pleon em Hapalogastridae (Dawson & Yaldwyn 1985, McLaughlin 2014).

A família Hapalogastridae compreende um pequeno grupo taxonômico de nove espécies contidas em 5 gêneros, quadro dos quais monoespecíficos (*Acantholithodes* Holmes, 1895; *Dermaturus* Brandt, 1850; *Oedignathus* Benedict, 1895 e *Placetrion* Schalfeew, 1892). O gênero *Hapalogaster* Brandt, 1850, é composto por quatro espécies. Os hapalogastrídeos são encontrados exclusivamente no oceano Pacífico Norte e habitam entre as zonas intertidal e subtidal até 250 metros de profundidade. Embora com pequeno número de espécies, a taxonomia de Hapalogastridae não está livre de controvérsias, existindo discrepâncias quanto a validade de *Acantholithodes* (possível sinônimo de *Dermaturus*) (Makarov 1938; Dawson & Yaldwyn 1985; Macpherson 1988).

A composição genérica de Lithodidae não tem apresentado mudanças há mais de um século. Na atualidade são reconhecidas 124 espécies, organizadas em 10 gêneros (McLaughlin *et al.* 2010). Nove deles estabelecidos no século XIX *i.e.*, *Cryptolithodes*, *Glyptolithodes*, *Lithodes*, *Lopholithodes*, *Neolithodes*, *Paralithodes*, *Paralomis*,

Phyllolithodes, *Rhinolithodes* e *Sculptolithodes* último gênero a ser estabelecido no século XX por Makarov em 1934.

A maioria das espécies estão atribuídas aos gêneros *Lithodes* (29 espécies) e *Paralomis* (67 espécies) (Zaklan 2002a, b; Macpherson & Chan 2008; Spiridonov *et al.* 2006; De Grave *et al.* 2009; McLaughlin *et al.* 2010), enquanto que quatro gêneros são monoespecíficos *i.e.* *Glyptolithodes*, *Phyllolithodes*, *Rhinolithodes* e *Sculptolithodes*.

Tabela I. Lista de espécies e gêneros válidos da superfamília Lithodoidea Samouelle, 1819.

Superfamília Lithodoidea Samouelle, 1819	
Hapalogastridae Brandt, 1850	
<i>Acantholithodes</i> Holmes, 1895	
<i>Acantholithodes hispidus</i> (Stimpson, 1860)	<i>Lithodes manningi</i> Macpherson, 1988
<i>Dermaturus</i> Brandt, 1850	<i>Lithodes megacantha</i> Macpherson, 1991
<i>Dermaturus mandtii</i> Brandt, 1850	<i>Lithodes murrayi</i> Henderson, 1888
<i>Hapalogaster</i> Brandt, 1850	<i>Lithodes nintokuae</i> Sakai, 1976
<i>Hapalogaster cavicauda</i> Stimpson, 1878	<i>Lithodes panamensis</i> Faxon, 1893
<i>Hapalogaster dentata</i> (de Haan, 1849)	<i>Lithodes paulayi</i> Macpherson & Chan, 2008
<i>Hapalogaster grebnitzkii</i> Schalfew, 1852	<i>Lithodes rachelae</i> Ah Yong, 2010
<i>Hapalogaster mertensii</i> Brandt, 1850	<i>Lithodes richeri</i> Macpherson, 1990
<i>Oedignathus</i> Benedict, 1895	<i>Lithodes robertsoni</i> Ah Yong, 2010
<i>Oedignathus gilli</i> Benedict, 1895	<i>Lithodes santolla</i> (Molina, 1782)
<i>Oedignathus inermis</i> (Stimpson, 1860)	<i>Lithodes turkayi</i> Macpherson, 1988a
<i>Placetron</i> Schalfew, 1892	<i>Lithodes turritus</i> Ortmann, 1892
<i>Placetron wosnessenskii</i> Schalfew, 1892	<i>Lithodes unicornis</i> Macpherson, 1984
	<i>Lithodes wiracocha</i> Haig, 1974
Lithodidae Samouelle, 1819	
<i>Cryptolithodes</i> Brandt, 1848	<i>Lopholithodes</i> Brandt, 1848
<i>Cryptolithodes expansus</i> Miers, 1879	<i>Lopholithodes foraminatus</i> (Stimpson, 1859)
<i>Cryptolithodes sitchensis</i> Brandt, 1853	<i>Lopholithodes mandtii</i> Brandt, 1848
<i>Cryptolithodes typicus</i> Brandt, 1848	<i>Neolithodes</i> A. Milne-Edwards & Bouvier, 1894
<i>Glyptolithodes</i> Faxon, 1895	<i>Neolithodes agassizii</i> (Smith, 1882)
<i>Glyptolithodes cristatipes</i> (Faxon, 1893)	<i>Neolithodes asperrimus</i> Barnard, 1947
<i>Lithodes</i> Latreille, 1806	<i>Neolithodes brodiei</i> Dawson & Yaldwyn, 1970
<i>Lithodes aequispinus</i> Benedict, 1895	<i>Neolithodes bronwynae</i> Ah Yong, 2010
<i>Lithodes aotearoa</i> Ah Yong, 2010	<i>Neolithodes capensis</i> Stebbing, 1905
<i>Lithodes australiensis</i> Ah Yong, 2010	<i>Neolithodes diomedea</i> (Benedict, 1895)
<i>Lithodes ceramensis</i> Takeda & Nagai, 2004	<i>Neolithodes duhameli</i> Macpherson, 2004
<i>Lithodes chaddertoni</i> Ah Yong, 2010	<i>Neolithodes flindersi</i> Ah Yong, 2010
<i>Lithodes confundens</i> Macpherson, 1988a	<i>Neolithodes grimaldii</i> (A. Milne-Edwards & Bouvier, 1894)
<i>Lithodes couesi</i> Benedict, 1895	<i>Neolithodes nipponensis</i> Sakai, 1971
<i>Lithodes ferox</i> Filhol, 1885	<i>Neolithodes vinogradov</i> Macpherson, 1988
<i>Lithodes formosae</i> Ah Yong & Chan, 2010	<i>Neolithodes yaldwyni</i> Ah Yong & Dawson, 2006
<i>Lithodes galapagensis</i> Hall & Thatje, 2009	<i>Paralithodes</i> Brandt, 1848
<i>Lithodes jessica</i> Ah Yong, 2010	<i>Paralithodes brevipes</i> (H. Milne Edwards & Lucas, 1841)
<i>Lithodes longispina</i> Sakai, 1971	<i>Paralithodes californiensis</i> (Benedict, 1895)
<i>Lithodes macquariae</i> Ah Yong, 2010	<i>Paralithodes camtschaticus</i> (Tilesius, 1815)
<i>Lithodes maja</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Paralithodes platypus</i> (Brandt, 1850)
<i>Lithodes mamillifer</i> Macpherson, 1988	<i>Paralithodes rathbuni</i> (Benedict, 1895)

Tabela I. Continuação.

Lithodidae Samouelle, 1819 (continuação)***Paralomis* White, 1856**

<i>Paralomis aculeata</i> Henderson, 1888	<i>Paralomis macphersoni</i> Muñoz & García-Isarch, 2013
<i>Paralomis africana</i> Macpherson, 1982	<i>Paralomis makarovi</i> Hall & Thatje, 2009
<i>Paralomis alcockiana</i> Hall & Thatje, 2009	<i>Paralomis manningi</i> Williams, Smith & Baco, 2000
<i>Paralomis anamerae</i> Macpherson, 1988	<i>Paralomis medipacifica</i> Takeda, 1974
<i>Paralomis arae</i> Macpherson, 2001	<i>Paralomis mendagnai</i> Macpherson, 2003
<i>Paralomis arethusa</i> Macpherson, 1994	<i>Paralomis microps</i> Filhol, 1884
<i>Paralomis aspera</i> Faxon, 1893	<i>Paralomis multispina</i> (Benedict, 1895)
<i>Paralomis birsteini</i> Macpherson, 1988b	<i>Paralomis nivosa</i> Hall & Thatje, 2009
<i>Paralomis bouvieri</i> Hansen, 1908	<i>Paralomis ochthodes</i> Macpherson, 1988
<i>Paralomis ceres</i> Macpherson, 1989	<i>Paralomis odawarai</i> (Sakai, 1980)
<i>Paralomis chilensis</i> Andrade, 1980	<i>Paralomis otsuae</i> Wilson, 1990
<i>Paralomis cristata</i> Takeda & Ohta, 1979	<i>Paralomis pacifica</i> Sakai, 1978
<i>Paralomis cristulata</i> Macpherson, 1988	<i>Paralomis papillata</i> (Benedict, 1895)
<i>Paralomis cubensis</i> Chace, 1939	<i>Paralomis pectinata</i> Macpherson, 1988
<i>Paralomis danida</i> Takeda & Bussarawit, 2007	<i>Paralomis phrixa</i> Macpherson, 1992
<i>Paralomis dawsoni</i> Macpherson, 2001	<i>Paralomis poorei</i> Ah Yong, 2010
<i>Paralomis diomedea</i> (Faxon, 1893)	<i>Paralomis roeleveldae</i> Kensley, 1981
<i>Paralomis dofleini</i> Balss, 1911	<i>Paralomis seagranti</i> Eldredge, 1976
<i>Paralomis echidna</i> Ah Yong, 2010	<i>Paralomis serrata</i> Macpherson, 1988
<i>Paralomis elongata</i> Spiridonov, Turkay, Arntz & Thatje, 2006	<i>Paralomis sonne</i> Guzmán, 2009
<i>Paralomis erinacea</i> Macpherson, 1988	<i>Paralomis spectabilis</i> Hansen, 1908
<i>Paralomis formosa</i> Henderson, 1888	<i>Paralomis spinosissima</i> Birstein & Vinogradov, 1972
<i>Paralomis gowlettholmes</i> Ah Yong, 2010	<i>Paralomis staplesi</i> Ah Yong, 2010
<i>Paralomis granulosa</i> (Hombron & Jacquinot, 1846)	<i>Paralomis stella</i> Macpherson, 1988
<i>Paralomis grossmani</i> Macpherson, 1988	<i>Paralomis stevensi</i> Ah Yong & Dawson, 2006
<i>Paralomis haigae</i> Eldredge, 1976	<i>Paralomis taylorae</i> Ah Yong, 2010
<i>Paralomis hirtella</i> de Saint Laurent & Macpherson, 1997	<i>Paralomis truncatispinosa</i> Takeda & Miyake, 1980
<i>Paralomis histrix</i> (De Haan, 1849)	<i>Paralomis tuberipes</i> Macpherson, 1988
<i>Paralomis hystrixoides</i> Sakai, 1980	<i>Paralomis verrilli</i> (Benedict, 1895)
<i>Paralomis inca</i> Haig, 1974	<i>Paralomis webberi</i> Ah Yong, 2010
<i>Paralomis indica</i> Alcock & Anderson, 1899	<i>Paralomis zealandica</i> Dawson & Yaldwyn, 1971
<i>Paralomis investigatoris</i> Alcock & Anderson, 1899	<i>Phylloolithodes</i> Brandt, 1848
<i>Paralomis jamsteci</i> Takeda & Hashimoto, 1990	<i>Phylloolithodes papillosus</i> Brandt, 1848
<i>Paralomis japonicus</i> Balss, 1911	<i>Rhinolithodes</i> Brandt, 1848
<i>Paralomis kyushupalauensis</i> Takeda, 1985	<i>Rhinolithodes wosnessenskii</i> Brandt, 1848
<i>Paralomis longidactylus</i> Birstein & Vinogradov, 1971	<i>Sculptolithodes</i> Makarov, 1934
<i>Paralomis longipes</i> Faxon, 1893	<i>Sculptolithodes derjugini</i> Makarov, 1934

Morfologicamente os Lithodidae são membros da ordem Anomura MacLeay, 1838, com forma de caranguejo, caracterizam-se pela carapaça de forma subtriangular a ovalada, rosto bem desenvolvido, ultrapassando as extremidades das córneas, segundo segmento abdominal com uma, três ou cinco placas, terceiros a quintos segmentos abdominais bem calcificados, composto de placas calcificadas ou nódulos presentes na membrana artrodial, pereiópodos do 2-4 bem desenvolvidos em patas andadoras, pereiópodos quintos reduzidos, usualmente dobrados dentro da câmara branquial. Outras características diagnósticas da família incluem o dimorfismo sexual externo outorgado pela assimetria

abdominal nas fêmeas, simétrico nos machos, perda de urópodes em ambos os sexos, machos com perda total dos pleópodos, enquanto que nas fêmeas existe ausência dos pleópodos 2-5 em uns dos lados (Dawson & Yaldwyn 1985, Macpherson 1988, Ahyong 2010).

Os caracteres morfológicos utilizados atualmente em taxonomia dos Lithodidae são derivados do cefalotórax, especialmente das antenas e ornamentações da carapaça (e.g. espinhos, tubérculos e grânulos), juntamente com as ornamentações e proporções dos quelípodos e dos pereiópodos.

O gênero *Cryptolithodes* foi descrito por Brandt em 1848 junto com outros quatro gêneros da família. Este grupo contém três espécies nominais válidas, sendo *Cryptolithodes typicus* Brandt, 1848 a espécie tipo do gênero. Todas as espécies ocorrem no oceano Pacífico Norte e habitam pequenas profundidades, de no máximo 37 metros. Caracterizam-se pela carapaça lisa e expandida lateralmente, ocultando completamente os pereiópodos quando retraído contra o corpo; rostro largo, comprimido e truncado anteriormente.

Glyptolithodes é o único gênero da família que é endêmico do Pacífico Sul (Zaklan 2002b), foi descrito para reunir a *G. cristatipes* (Faxon, 1893), espécie que previamente tinha sido designada no gênero *Rhinolithodes*. Ocorre principalmente nas costas do Peru e o Chile, em profundidades de 250 a 800 metros.

Lithodes corresponde ao gênero tipo da família e o segundo mais numeroso, com 29 espécies nominais distribuídas entre os oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. Duas de suas espécies constituem um importante recurso pesqueiro (*L. aequispinus* e *L. santolla*). A principal característica morfológica do gênero é, apresentar o segundo somito abdominal composto por três placas (Macpherson 1988, Ahyong 2010).

Lopholithodes contém duas espécies *L. foraminatus* (Stimpson, 1859) e *L. mandtii* Brandt, 1848. Ambas ocorrem no Pacífico Norte, do Alaska até a Califórnia. São caracterizados por apresentar a placa média do terceiro somito abdominal subdividido em três (Macpherson 1988, Ahyong 2010).

Neolithodes constitui, atualmente, um grupo com doze espécies. Cinco espécies são conhecidas do oceano Atlântico, duas ocorrem no oceano Índico e cinco no Pacífico. Caracterizam-se por apresentar os tergitos abdominais (3-5) divididos em numerosos nódulos pouco calcificados, o segundo somito abdominal composto por cinco placas (uma

placa mediana, um par de placas marginais e um par de placas submedianas), e o esternito V com uma forte fissura média (Macpherson 1988, Ayhong 2010).

Paralithodes foi estabelecido por Brandt (1848) como um sub-gênero de *Lithodes*. Atualmente são reconhecidas cinco espécies, todas exclusivas do Pacífico Norte. Pelo menos três espécies, *i.e.* *P. brevipes* (H. Milne Edwards & Lucas, 1841), *P. camtschaticus* e *P. platypus* fazem parte de uma das mais importantes pescarias comerciais realizadas entre o Mar de Bering e o Alaska, desde tempos anteriores à II Guerra Mundial (Makarov 1938, Dawson & Yaldwyn 1985, Zaklan 2002). Se caracterizam por apresentar a superfície dorsal da carapaça espinhosa, segundo segmento abdominal formado por cinco placas, terceiro a quinto segmento abdominal com três placas laterais bem delimitadas, placa media formada por nódulos, placas marginais acessórias bem desenvolvidas (Makarov 1938).

Paralomis foi estabelecido para alocar *P. granulosa* (Hombron & Jacquinot, 1846), espécie das costas do sul da América do Sul. Na atualidade, constitui o gênero com maior número de espécies na família. As 67 espécies reconhecidas ocorrem nos oceanos Atlântico (17 espécies), Índico (9 espécies) e oceano Pacífico (42 espécies). As espécies de *Paralomis* podem ser reconhecidas pelo segundo segmento abdominal inteiro (não subdividido em placas), carapaça pentagonal, região gástrica proeminente, região cardíaca de forma triangular e separada da região gástrica por um sulco profundo (Ahyong 2010). Outras características morfológicas utilizadas para distinguir estas espécies, são as relacionadas com o crescimento de espinhas dorsais na carapaça, cuja forma, tamanho e posição podem evidenciar fortes mudanças ontogenéticas (Hall & Thatje 2010).

Phyllolithodes foi um dos primeiros gêneros monoespecíficos a ser estabelecido. Sua única espécie, *P. papillosus* Brandt, 1848, é conhecida apenas do Pacífico norte, entre o Alaska e a Ilha San Miguel na Califórnia (Jensen 2014). Em *Phyllolithodes* o abdômen, embora coberto de placas duras, difere notavelmente daquele de outros Lithodidae, por apresentar no centro das placas espaços não calcificados, cobertos com nódulos endurecidos (Makarov 1938, Jensen 2014).

Rhinolithodes é monoespecífico. Seu único membro, *R. wosnessenkii* Brandt, 1848, ocorre entre Alaska e a Califórnia. Caracteriza-se pela carapaça triangular com uma depressão semicircular profunda em torno de uma proeminência esférica e lisa (Makarov 1938, Jensen 2014).

Sculptolithodes foi estabelecido na primeira metade do século XX, para única espécie *S. derjugini* Makarov, 1934, do Mar do Japão. Ocorre, principalmente em fundos rochosos, em profundidades entre 20 e 35 m. É caracterizada pelo rostro espatuliforme, arredondado distalmente, regiões gástrica e branquiais fortemente elevadas e superfície lateral da carapaça inclinada; tergitos do quarto e quinto segmentos abdominais com placa mediana irregularmente calcificadas (Makarov 1938, Jensen 2014).

1.3. Lacunas no estudo de Lithodidae

Apesar do reconhecido interesse econômico, de algumas espécies, o estudo dos Lithodidae não está isento de dificuldades. O primeiro a classificar as espécies e gêneros da família foi Brandt, que entre 1848 e 1850 reconheceu 5 gêneros: *Cryptolithodes*, *Lithodes* (subgêneros *Lithodes* e *Paralithodes*), *Lopholithodes*, *Rhinolithodes* e *Phyllolithodes*. No entanto, só a partir dos trabalhos de Bouvier (1895, 1896) obteve-se um real conhecimento do número de espécies e gêneros existentes até então (9 gêneros e 40 espécies). A partir desses trabalhos, uma série de outros surgiram dando início aos estudos taxonômicos do grupo; destacam-se os aportes de Makarov (1934), que fez um amplo estudo da fauna de crustáceos da ex-União Soviética, trabalho no qual, estabeleceu um novo gênero para a família, *Sculptolithodes*. Scelzo (1973) reportou os decápodes Anomura coletados pela expedição “Walter Herwig” para o Atlântico Sul. Kensley (1981) analisou o material de decápodes coletados na África do Sul.

Estes e outros trabalhos, produziram uma série de compilações e novas informações das espécies da família. Entretanto, os trabalhos em questão significaram avanços no conhecimento de uma área geográfica em particular, faltando ainda um trabalho que fosse capaz de oferecer um panorama global da taxonomia de Lithodidae. Dawson & Yaldwyn (1985) fizeram uma revisão preliminar da família a nível mundial, documentando um total de 68 espécies pertencentes a 11 gêneros (incluía *Acantholithus* Stimpson, 1858, atualmente na sinonímia de *Paralomis* White, 1847).

Posteriormente, outro importante estudo com foco exclusivo em Lithodidae foi feito por Macpherson (1988), que fez uma extensa revisão da família para o oceano Atlântico, documentando 30 espécies (dos gêneros: *Lithodes*, *Neolithodes* e *Paralomis*), 10 das quais eram novas espécies. Apesar de todos estes avanços há ainda muitas lacunas

no que se refere à sistemática e sistema genérico de lithodidae.

Já há muitos anos os estudos em Lithodidae vem sendo orientados basicamente para as espécies de interesse comercial do Pacífico Norte, abordando aspectos da sua biologia, reprodução, crescimento, melhoramento e manejo das capturas, etc. (Blau 1986, Paul *et al.* 1989, Stevens 1990, 2014, Zheng *et al.* 1996). Assim, ainda hoje, há um grande desconhecimento sobre a grande maioria das espécies de Lithodidae. O fato de que mais de 90% das espécies ocorrerem em águas profundas (entre 500 e 2000 metros, inclusive superando em alguns casos, os 4000 metros de profundidade, como é o caso de *Paralomis bouvieri* Macpherson, 1988). cria dificuldades adicionais para os avanços no conhecimento da biologia de Lithodidae. Fato este que traz consigo outra dificuldade, já que muitas das espécies são conhecidas por um ou dois espécimes apenas (aproximadamente 53 espécies das 124 espécies conhecidas) (Macpherson 1988, Spiridonov *et al.* 2006, Hall & Thatje 2009a, b).

Outra dificuldade no estudo dos Lithodidae são as grandes variações ontogenéticas de alguns dos caracteres diagnósticos empregados para distinguir entre as espécies, como tamanho, posição e forma das ornamentações dorsais da carapaça, tamanho da projeção do rostro, etc. Caracteres que podem variar, devido às consideráveis alterações alométricas existentes entre os estágios juvenil e adulto, sendo possível observar variações evidentes no tamanho do rostro e espinhos da carapaça, proporcionalmente mais longos em juvenis, tornando-se progressivamente mais curtos com o aumento do tamanho corporal (Macpherson 1988, Ahyong 2010). Além disso, diferenças no tamanho dos espinhos ou ornamentações da carapaça, quelípodos e pereiópodos, podem apresentar variações em seu desenvolvimento, não só entre indivíduos jovens e adultos, mas também entre espécimes do mesmo tamanho (Dawson & Yaldwyn 1985, Macpherson 1988a, Ahyong 2010, Hall & Thatje 2010). Por tal motivo, as diagnoses e descrições de espécies são baseadas em indivíduos adultos.

Junto com o uso de caracteres morfológicos reconhecidamente variáveis, a utilização de caracteres morfométricos tem sido amplamente empregados para diferenciar exemplares a nível específico, principalmente entre os gêneros mais diversos como *Lithodes*, *Neolithodes* e *Paralomis*, onde é frequente o uso de dados morfométricos dos quelípodos e pereiópodos. Porém, o uso de dados morfométricos também suscita polêmicas na medida que, caracteres morfométricos também exibem um grau de

variabilidade entre espécimes de diferentes tamanhos e sexo (Dawson & Yaldwyn 1985; Macpherson 1988a; Ahyong 2010). Por exemplo, os quelípodos e os pereiópodos apresentam uma tendência a serem mais desenvolvidos em machos do que em fêmeas, e inclusive variar dentro de um mesmo sexo e tamanho. O que torna sem dúvida, torna difícil o trabalho de identificação de espécies semelhantes.

A falta de uma nomenclatura padronizada, para fazer referências a algumas estruturas dentro de Lithodidae também constitui barreira ao avanço da taxonomia, e inclusive pode levar a sérios equívocos em seu uso. É o caso da terminologia aplicada nas subdivisões dos tergitos abdominais 3 a 6. Assim, enquanto, alguns autores mencionam a presença de cinco placas, formadas por uma placa média, uma par de placas laterais e um par de placas marginais (Macpherson 1988a, McLaughlin & Lemaitre 2000, McLaughlin 2003), outros autores (Ahyong & Dawson 2006, Ahyong 2010) reconhecem uma placa mediana, duas sub-medianas e duas laterais. Há ainda autores que se referem à presença de placas mediana, lateral e marginal (Ahyong 2010 e Ahyong *et al.* 2010).

Este contexto de lacunas e incertezas faz com que a compreensão da sistemática e filogenia de Lithodidae estejam apenas começando a ser entendidas.

1.4. Sistemática dos Lithodidae

Apesar da importância econômica e o grande interesse científico neste táxon, estudos abordando a história evolutiva dos Lithodidae são muito escassos e o foco das discussões está centrada na análise das relações de parentesco entre os Lithodidae e os ermitões da família Paguridae Latreille, 1802. Caranguejos Lithodidae aparecem muitas vezes como grupo irmão de Paguridae e não de outros táxons mais próximos como Lomisidae Bouvier, 1895 ou Aeglidae Dana, 1852, desencadeando relações filogenéticas pouco compreendidas e instáveis (Ahyong *et al.* 2009; Tsang *et al.* 2011).

A estreita relação evolutiva aparente entre Lithodidae e Paguridae tem sido expressa em termos de duas hipóteses contrapostas conhecidas como: “Hermit to king” e “King to hermit” Cunningham *et al.* (1992). Estas hipóteses, tentam explicar como teria acontecido a evolução dos Lithodidae até obter uma aparência de caranguejo, a partir de um antecessor não caranguejo. Utilizando como referência o processo de carcinização (vide McLaughlin & Lemaitre 1997), que se entende como o processo de mudanças

morfológicas para obter a “forma de caranguejo”, onde existe um encurtamento e alargamento da carapaça, e redução do abdômen ao se dobrar por trás do cefalotórax.

A estreita relação entre os ermitões do gênero *Pagurus* Fabricius 1775 e os litódideos do gênero *Lithodes* foi proposta por H. Milne Edwards (1837). A hipótese “From hermit to king” Cunningham *et al.* (1992) resulta da primeira aplicação de uma análise molecular para a filogenia de ermitões e litódideos. Porém, as primeiras evidências morfológicas para a derivação Paguridae-Lithodidae tinham sido apresentadas por Boas (1880) e por Bouvier (1894, 1895, 1896 e 1897).

Por outro lado, a hipótese “King to hermit”, que recusa a origem dos Lithodidae a partir de um ancestral ermitão, teve um começo não intencional, com a publicação de McLaughlin & Lemaitre, 1997 na qual eles estabeleceram, uma visão geral da carcinização em Anomura. Nesse trabalho os autores discreparam das interpretações anteriores do fenômeno da carcinização (uma evolução da forma de “caranguejo” a partir de um pagurídeo assimétrico habitando conchas). Eles contrariaram a hipótese “Hermit to king”, propondo que o processo aconteceu através da perda de cálcio do tegumento abdominal ao longo do tempo. Dessa forma o pleon calcificado nos Lithodidae evoluiu para o pleon pouco calcificado em Hapalogastridae e em uma última instancia, para o pleon membranoso dos Paguridae (McLaughlin & Lemaitre 1997). Assim há mais de uma década estas duas hipóteses vêm alimentando inúmeras discussões, sem que haja consenso da origem evolutiva de Lithodidae.

Justamente em razão das atenções estarem centradas nessas hipóteses de relacionamento evolutivo, outras questões importantes não têm recebido a devida atenção. De forma paralela os Lithodidae tem sido inseridos em estudos abrangentes no contexto da filogenia de Anomura (McLaughlin & Lemaitre 1997, Morrison *et al.* 2002, McLaughlin *et al.* 2007, Bracken-Grissom *et al.* 2013) ou de Decapoda em geral (Dixon *et al.* 2003, Tsang *et al.* 2011). As diversas filogenias propostas tanto para Decapoda como para Anomura utilizam poucos representantes da família Lithodidae, e em alguns casos só com base em informações da literatura, o que impede ter um conhecimento apurado sobre as relações filogenéticas internas da família.

Por tanto, uma série de questões da filogenia e relações internas de parentesco em Lithodidae não têm recebido a devida atenção e continuam a ser um enigma. Informações filogenéticas para Lithodidae têm sido baseadas em alguns estudos de morfologia externa e

uns poucos dados moleculares (Macpherson 1988, Zaklan 2002, Hall & Thatje 2010, Hall 2010, Anosov *et al.* 2015).

Os únicos trabalhos existentes que abordam o monofiletismo da família e as relações de seus gêneros são os de Zaklan (2002a) e Hall (2010). Zaklan (2002a) realizou uma filogenia com dados de morfologia externa, utilizando 33 táxons terminais, dos quais 21 eram representantes de Lithodidae (10 gêneros e 21 espécies). Seus resultados evidenciaram a monofilia dos gêneros *Cryptolithodes* e *Lopholithodes*, enquanto que *Lithodes* se apresentou como parafilético, *Paralithodes* polifilético e *Paralomis* apresentou politomias não resolvidas.

Hall (2010) realizou um extenso trabalho molecular com 6 genes (mitocondriais e nucleares), utilizando 47 espécies de Lithodidae. As árvores filogenéticas sugerem a monofilia dos gêneros *Lithodes* e *Neolithodes*, enquanto que os outros seriam parafiléticos.

Como se vê, o conhecimento sobre a história filogenética dos Lithodidae está inserido em um cenário de precariedade e pouca consistência. Assim, existe a necessidade de explorar outras fontes de informação morfológica que eventualmente permitam aprofundar as relações de parentesco em Lithodidae. Neste contexto, por sua complexidade estrutural e diversidade de formas o esqueleto gástrico tem sido utilizado como fonte de informações morfológicas para estudos taxonômicos e filogenéticos em diversos grupos de Decapoda.

1.5. Importância do estudo do esqueleto gástrico

Nos crustáceos a presença de um esqueleto gástrico oferece uma oportunidade interessante para analisar comparativamente diferentes grupos, não só para o entendimento do processo digestivo de cada grupo (Patwardhan 1935, Kunze & Anderson 1979 Pinn *et al.* 1999, Brösing *et al.* 2002) mas ao mesmo tempo, pode ser empregado em uma perspectiva filogenética (Scholtz & Richter 1995, De Jong-Moreau & Casanova 2001, Brösing *et al.* 2007).

A importância desta estrutura, não só exhibe utilidade para o entendimento dos hábitos alimentares das espécies em ambientes particulares (Kunze & Anderson 1979, Ngoc-Ho 1984, Martin *et al.* 1998), como também em estudos filogenéticos (Felgenhauer & Abele 1989, Kobusch 1998, Martin *et al.* 1998, Castro & Bond-Buckup 2003, Brösing *et*

al. 2007, Lima 2010). Portanto, nos crustáceos Decapoda, independente do hábito animal, o esqueleto gástrico é desenvolvido, calcificado em graus variáveis e provido de uma série de estruturas de mastigação (Scholtz & Richter 1995, Reimann *et al.* 2011).

1.5.1. Formando as bases no estudo do esqueleto gástrico

O estudo do esqueleto gástrico em crustáceos não é novo e, portanto, tem uma longa história que remonta aos tempos de Aristóteles (343 a.C.) (Livro I-VI *Historia animalium*) (Peck 1970). Aristóteles que foi um dos primeiros a mencionar as características morfológicas particulares dos estômagos nos crustáceos reconhecendo a presença de estruturas calcificadas que denominou de dentes. Posteriormente, uma série de cientistas começaram a se interessar pelo estudo da morfologia dos estômagos nos crustáceos, contribuindo com informações descritivas da forma estrutural dos ossículos (Hesbst 1796, Cuvier, 1805, Brandt 1833, Baer 1834, Meckel 1836). Um dos primeiros a detalhar a anatomia do estômago e suas complexas estruturas nos decápodes foi H. Milne-Edwards (1834) no célebre trabalho “*Histoire naturelle des Crustacés*”. H. Milne-Edwards estabeleceu a primeira nomenclatura para denominar os ossículos amplamente aceita por outros pesquisadores subsequentes. Ele chegou à conclusão de que a organização geral dos ossículos em todos os decápodes é a mesma, porém essas estruturas exibem características diagnosticas ao nível genérico.

Em trabalho de destaque Huxley (1880) fez um estudo comparativo de morfologia, fisiologia e ecologia em decápodes. Descreveu a função dos dentes do estômago e em suas descrições introduziu, pela primeira vez, o termo “moinho gástrico”. Paralelamente Nauck (1880) publicou um extenso trabalho dos estômagos de mais 70 espécies de *Brachyura* Latreille, 1802, e, com na morfologia, sugeriu uma nova classificação para o grupo. Estas e outras contribuições sobre a complexa estrutura gástrica foram formando as bases teóricas dos estudos sobre a morfologia do estômago em crustáceos Decapoda. Papel de destaque deve ser atribuído a Mocquard (1883), cujo extenso trabalho intitulado “*Recherches anatomiques sur l’estomac des crustacés podophthalmiques*” reuniu as bases morfológicas e nomenclaturais ainda hoje utilizadas.

Mocquard (1883) descreveu e ilustrou o esqueleto gástrico de mais de 100 espécies de decápodes. Ele reconheceu um conjunto de 28 ossículos e os organizou em três grupos. Esta proposta juntamente com a nomenclatura dos ossículos foi mantida até começos do

século XX. Com seu estudo, Mocquard demonstrou que o plano estrutural dos estômagos é uniforme nos Decapoda e concluiu que as diferenças encontradas entre as espécies são devidas ao desaparecimento ou fusão de ossículos, ao longo da história evolutiva de cada espécie.

A partir destas contribuições, o interesse na morfologia do estômago dos decápodes aumentou a partir de meados do século XIX, surgindo uma série de trabalhos descritivos das características morfológicas dos esqueletos gástricos em diversos grupos de Decapoda e Malacostraca Latreille, 1802 em geral. Patwardhan (1934, 1935a-f) contribuiu amplamente para o conhecimento da estrutura gástrica e mecanismos de funcionamento em Anomura, Brachyura, Caridea Latreille, 1817, Penaeidae Rafinesque, 1815 e Stenopodidea Bate, 1888. Sugeriu que a presença de estômagos com estruturas gástricas simples estão correlacionados com estruturas de mastigação externas eficientes e especializadas, enquanto que estômagos com esqueletos complexos seriam reflexo de peças bucais menos especializadas.

Kobusch (1998) analisou a importância filogenética do esqueleto gástrico dentro de Mysida Boas, 1883 (Peracarida Calman, 1904), demonstrou que cada estrutura dentro do esqueleto realiza uma ação cooperativa durante o processamento dos alimentos. Comprovou, que apesar das diferenças morfológicas dos estômagos e particulares formas alimentares entre as espécies, todas apresentam um conjunto uniforme de caracteres homólogos.

De Jong-Moreau & Casanova (2001) constataram a presença de características morfológicas ancestrais no estômagos de duas subordens de Mysidae Haworth, 1825 (Peracarida), permitindo identificar uma linha evolutiva de transição que une as linhagens ancestrais e mais derivadas deste táxon.

Os trabalhos de Brösing (2000, 2002, e 2010), Brösing & Türkay (2011) e Brösing *et al.* (2002, 2007), abordaram, amplamente, o conhecimento morfológico desta estrutura, mostraram sua utilidade como fonte de informação para dar resposta a questões filogenéticas em Brachyura, oferecendo a primeira filogenia com bases nos ossículos do esqueleto gástrico em um dos mais diversos taxa de Decapoda. Suas descobertas resultaram na identificação de novos ossículos, modificações na terminologia das estruturas dos esqueletos gástricos e aplicação de um novo método para melhor visualização destas estruturas calcificadas.

Estes e outros trabalhos descreveram a estrutura esquelética do estômago em uma ampla variedade de crustáceos, tanto de forma comparativa entre diferentes táxons como Caine (1975) para caranguejos Hippidae Latreille, 1825 e Porcellanidae Haworth, 1825. Suh & Nemoto (1988) em espécies de Euphausiacea Dana, 1852; Grown & Richardson (1990) em Parastacidae Huxley, 1879; Martin *et al.* (1998) em caranguejos braquíuros de zonas hidrotermais, Alves *et al.* (2010) para caranguejos Pseudohelphusidae Rathbun, 1893 grupo exclusivamente americano de caranguejos de água doce, ou como observações particulares em determinadas espécies incluindo informações de *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 (Huxley 1880), *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) (Younge 1924) *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) (Cochran 1935), Castro & Bond-Buckup (2003) para *Aegla platenses* Schmitt, 1942 espécie exclusiva de bacias e riachos da América do Sul; Lima (2010) para caranguejos Gecarcinidae Macleay, 1838.

1.5.2. Nomenclatura dos ossículos do esqueleto gástrico

A complexa estrutura gástrica dos estômagos de Decapoda possui nomenclatura própria, para a série de ossículos, placas, válvulas e dentes gástricos.

A primeira referência encontrada na literatura sobre nomes específicos para as estruturas calcificadas dos estômagos é de H. Milne-Edwards (1834). Nessa oportunidade, ele identificou e nomeou 19 peças. Anos mais tarde, seu estudante François Mocquard (1883) elaborou um extraordinário trabalho do esqueleto gástrico em Decapoda que resultando na identificação de 35 peças (28 ossículos e 7 outras estruturas do esqueleto) e uma nomenclatura formal para as estruturas dos estômagos em Decapoda. Os trabalhos de H. Milne-Edwards e Mocquard constituíram etapas fundamentais para o desenvolvimento dos estudos sobre a morfologia do estômago em Decapoda e forneceram as bases da terminologia atual.

A nomenclatura estável facilita os estudos morfológicos e permite estabelecer critérios comparativos entre as estruturas. Além disso, a designação de nomes embute hipóteses de homologias primárias entre as partes (*sensu* De Pinna 1991), postulado de homologias que serão confirmadas ou rejeitadas a posteriori.

Nos últimos dois séculos, os ossículos receberam uma série de nomes diferentes, como resultado do reconhecimento individual de ossículos em diversos táxons de

Decapoda. Isto significou uma série de alterações na nomenclatura até então amplamente utilizada. H. Milne-Edwards (1834), Huxley (1880), Mocquard (1883), Patwardhan (1935a-f), entre outros, só utilizavam como identificação o nome e a abreviação dele. Maynard & Dando (1974) propuseram o uso de uma nova e flexível terminologia, que resultou no uso de um número romano associado ao nome de cada ossículo (*e.g.* ossículo mesocárdico, entende-se também (I), ossículo pterocárdico como (II), etc.).

Junto com estas mudanças surgiram novos trabalhos sobre o esqueleto gástrico nos quais novos ossículos foram descritos. De fato, dos 28 ossículos reportados por Mocquard (1883), hoje existem trabalhos que reconhecem mais de 40 ossículos em Anomura, Brachyura ou outros decápodes (Younge 1924, Schaefer 1970, Kobusch 1998, Brösing 2010, Lima 2010, Reimann *et al.* 2011). Alguns trabalhos trazem propostas injustificadas de novos ossículos ou erros de identificação de ossículos (Brösing *et al.* 2002, Reimann *et al.* 2011). Todo este cenário resultou não só na instabilidade da nomenclatura, mas também em dificuldades para comparar estruturas de diferentes grupos taxonômicos.

1.5.3. O estômago em Decapoda

O estômago nos Decapoda está localizado dorsalmente no cefalotórax, especificamente na região gástrica e está rodeado pelo hepatopâncreas. O estômago está dividido em três regiões básicas bem diferenciadas: o esôfago, a câmara cardíaca e a câmara pilórica (Felgenhauer & Abele 1989, Felgenhauer 1992, Lima 2010) (Fig. 1).

O esôfago é um tubo simples e quitinoso que varia em tamanho e comprimento. Sua função é transportar o alimento para a câmara cardíaca, através de movimentos peristálticos.

A câmara cardíaca está limitada anteriormente pelo esôfago e, posteriormente, pela válvula cárdio-pilórica. Está composta pelo saco cardíaco e pelo “moinho gástrico”, conjunto de ossículos e placas do estômago cardíaco. Suas funções são triturar e macerar as partículas alimentares.

A câmara pilórica compreende a porção posterior do estômago, formado por ossículos, canais, válvulas e o filtro pilórico. Sua função é a digestão, absorção e eliminação das partículas alimentares.

Entre a câmara cardíaca e a câmara pilórica existe uma invaginação ventral do estômago que da origem à válvula cárdio-pilórica. A válvula cárdio-pilórica controla o ingresso de material particulado na câmara pilórica, previamente triturado pelo esqueleto

gástrico, na câmara cardíaca (Cochran, 1935).

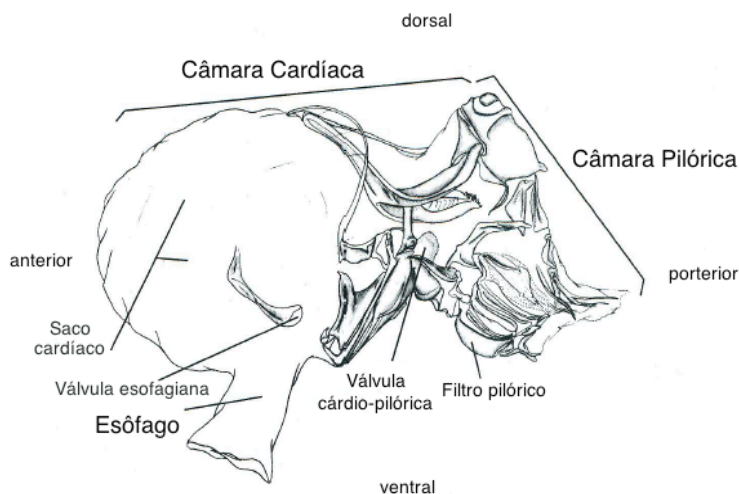


Figura 1. Representação esquemática geral do estômago em Decapoda, mostrando a orientação e divisão interna da estrutura em três regiões básicas: esôfago, câmara cardíaca e câmara pilórica. Anterior, posterior, dorsal e ventral fazem referência à orientação do estômago. Extraído e modificado de Lima (2010).

1.5.4. Morfologia do esqueleto gástrico em Anomura

Em Anomura a estrutura gástrica é bem desenvolvida, situada entre o esôfago e o intestino médio, e constituída por uma série de estruturas calcificadas chamadas ossículos, localizados na parede membranosa. Estes ossículos possuem características morfológicas particulares, variam em forma, número e grau de calcificação entre os diferentes grupos taxonômicos (Fig. 2). Suas funções são variadas, entre as quais se destacam o suporte ao estômago, auxílio no movimento da parede estomacal, fracionamento do alimento ou como aparato filtrador para separar as partículas alimentares (Reimann *et al.* 2011). As funções variadas dos ossículos e sua localização no padrão geral da estrutura, suscitam a sua organização em grupos funcionais.

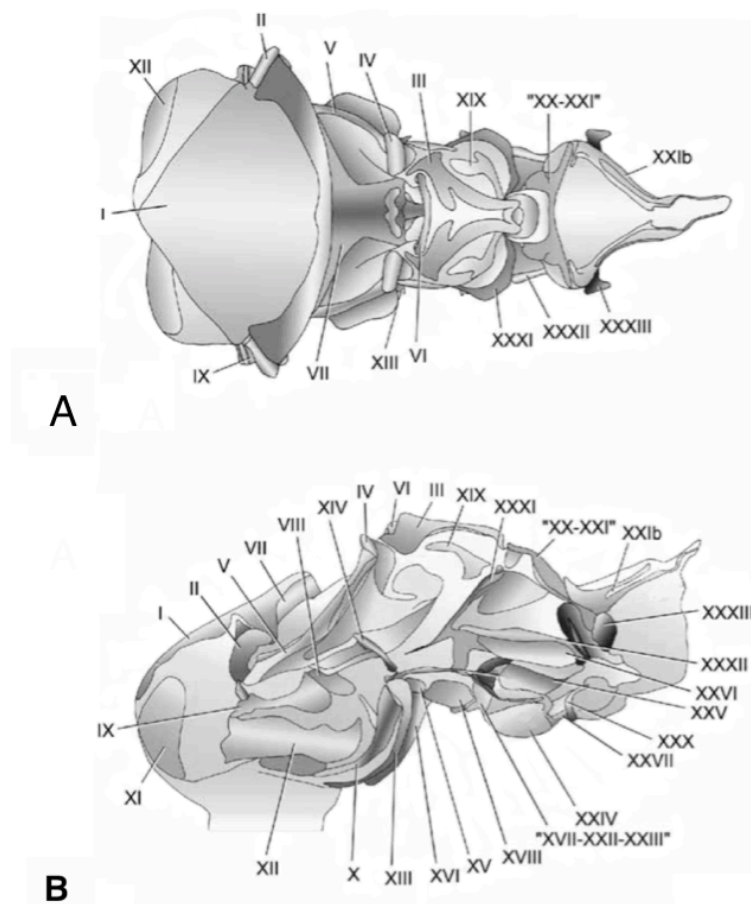


Figura 2. Esquemas generalizados do esqueleto gástrico de Lithodidae, mostrando a orientação e organização dos ossículos. Extraído e modificado de Brösing (2002). A. vista dorsal, indicando a posição dos ossículos dorsais, B. vista ventral, mostrando a posição dos ossículos laterais. Números referem-se às designações dos ossículos.

1.5.5. Grupos funcionais de ossículos

O primeiro a organizar os ossículos do estômago de acordo com sua função foi Mocquard (1883), quem estabeleceu três categorias: armadura estomacal, peças de sustentação e região pilórica. Pouco mais de 50 anos depois Cochran (1935) propôs modificações na organização e nomenclatura utilizada por Mocquard e classificou os ossículos em quatro categorias: ossículos do esqueleto gástrico, ossículos de suporte da câmara cardíaca, ossículos de suporte da câmara pilórica, e ossículos pleuro-pilóricos). Posteriormente Maynard & Dando (1974) reorganizam a distribuição dos ossículos em sete grupos funcionais: ossículos do esqueleto gástrico, ossículos de suporte lateral cardíaco,

ossículos da válvula cárdio-pilórica, ossículos de suporte da porção dorsal da câmara pilórica, ossículos de suporte ventral pilórico e ampulário, ossículos de suporte supra-ampulário e ossículos de suporte lateral pilórico. Esta proposta tem sido amplamente aceita pela maioria dos autores subsequentes (Kunze & Anderson 1974, Ngoc-Ho 1984, Brösing 2002, Brösing *et al.* 2002), e aplicada no estudo da estrutura gástrica de Anomura, Brachyura, entre outros grupos de Decapoda.

1.5.6. Estudos do esqueleto gástrico em Anomura

Dos trabalhos existentes nesta linha de pesquisa, utilizando representantes de Anomura, destaca-se o estudo realizado por Mocquard (1883), quem dentre sua longa lista de espécies de Decapoda, analisou a morfologia do estômago de oito espécies de Anomura, entre elas *Lithodes japonica* De Haan, 1849 (atualmente *Paralithodes camtschaticus*) e *L. verrucosa* Dana, 1852 (atualmente *Paralomis granulosa*). Nessa oportunidade Mocquard identificou 28 ossículos.

Outros estudos do esqueleto gástrico em Anomura incluem o trabalho de Patwardhan (1935c), com sete espécies de Albuneidae Stimpson, 1858; Galatheidae Samouelle, 1819; Hippidae e Paguridae. Nessa oportunidade, Patwardhan identificou 10 ossículos e comentou, que assim como em Brachyura, o esqueleto gástrico dos Anomura é bastante complexo e tem como principal característica distintiva, até então, a forma quitinosa dos dentes da válvula cárdio-pilórica.

Schaefer (1970) estudou a morfologia funcional do esqueleto em três espécies de decápodes, entre eles *Diogenes brevisrostris* Stimpson 1858. Concluiu que a preferência por um tipo particular de dieta na alimentação, reflete-se na morfológicas do esqueleto gástrico, particularmente na forma dos ossículos e na quantidade de cerdas do estômago.

Caine (1975; 1976) examinou as estruturas de mastigação e ossículos do esqueleto gástrico em oito espécies de três famílias de Anomura (Galatheidae, Hippidae e Paguridae). Observou que a forma e as cerdas diferem de acordo com o tipo de alimentação, assim animais que se alimentam principalmente de detritos apresentariam dentes finos e cerdas densas, diferente de organismos que consomem alimentos de maior tamanho, cujos dentes seriam mais fortes e cortantes, e as cerdas mais dispersas.

Posteriormente, Kunze & Anderson (1979) estudando comparativamente as

estruturas bucais e o esqueleto gástrico em quatro espécies de caranguejos ermitões diogenídeos, concluíram que a função geral do esqueleto gástrico é atuar como moinho, função esta comum a todas as espécies. Porém o grau de desenvolvimento das estruturas e dos dentes estaria correlacionada com o hábito alimentar das espécies.

Destacam-se também, os aportes realizados por Meiss & Norman (1977) em um estudo comparativo do sistema gástrico de 7 espécies. Eles reconheceram a presença de 33 ossículos, sugerindo que a organização geral destas estruturas é similar em todas as espécies de Decapoda. Segundo Meiss & Norman a organização geral varia desde simples em “Natantia” (veja também Lima *et al.* 2016) a estruturas complexas em espécies “Reptantia” como Anomura ou Brachyura. Meiss & Norman propuseram que as homologias de alguns elementos podem ser reconhecidas, apesar das grandes variações exibidas em cada táxon.

Outros autores que estudaram as estruturas do esqueleto gástrico em Anomura, fizeram trabalhos restritos a algumas espécies em particular. Ngoc-Ho (1984) analisou a anatomia funcional do esqueleto gástrico de *Porcellana platycheles* (Pennant, 1777) e comparou com exemplares de *Galathea squamifera* Leach, 1814 e *Upogebia deltaura* (Leach, 1815). Ela notou que as estruturas do esqueleto eram semelhantes entre as três espécies, e que as diferenças observadas podiam ser devido a diferenças no tamanho das partículas alimentares consumidas. Abrunhosa *et al.* (1997) estudaram a morfologia do esqueleto gástrico nos estádios larvais e juvenis em três espécies de *Paralithodes*: *P. camtschaticus*, *P. brevipes* e *P. platypus*. Castro & Bon-Buckup (2003) analisaram a morfologia do esqueleto gástrico em *Aegla platensis*, espécie endêmica de regiões subtropicais da América do Sul e consideraram a organização básica dos ossículos idêntica em disposição à encontrada em outros decápodes.

A primeira filogenia de Anomura com base nas características morfológicas dos ossículos do esqueleto gástrico, veio com Reimann *et al.* (2011). Eles analisaram 66 espécies de Anomura, entre elas, três representantes de Lithodidae (*Lithodes maja* Linnaeus, 1758; *Neolithodes agassizii* Schmitt, 1882 e *Paralomis spinosissima* Birstein & Vinogradow, 1972). De acordo com os resultados encontrados os representantes de Lithodidae figuram dentro do mesmo clado de Paguridae.

Desta forma, uma série de trabalhos realizados tanto em Anomura como em outros grupos de crustáceos, tem reforçado a relevância biológica, ecológica e evolutiva do

esqueleto gástrico, que pode ser empregada como uma característica adicional na comparação entre diversos grupos taxonômicos.

De fato, a utilização das características morfológicas dos ossículos do esqueleto gástrico se apresentam como uma boa fonte de informação a ser empregada para elucidar as relações internas de Lithodidae.

6. REFERÊNCIAS

- Abrunhosa F.A. & J. Kittaka. 1997. Functional morphology of the mouthparts and foregut of the last zoea, glaucothoe and first juvenile of king crabs *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* and *P. platypus*. **Fisheries Science**, 63: 923-930.
- Ahyong, S.T. 2010. The Marine Fauna of New Zealand: King Crabs of New Zealand, Australia and the Ross Sea (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). **NIWA Biodiversity Memoir**, 123: 1-196.
- Ahyong S.T. & E.W. Dawson. 2006. Lithodidae from the Ross Sea, Antarctica, with descriptions of two new species (Crustacea: Decapoda: Anomura). **Zootaxa**, 1303: 45-68.
- Ahyong, S.T., Macpherson, E. & T.Y. Chan. 2010. Lithodoidea (King crabs). In: Chan T.Y. (Ed.). **Crustacean fauna of Taiwan: Crab-like anomurans (Hippoidea, Lithodoidea, Porcellanidae)**, National Taiwan Ocean University, Keelung, 42-66.
- Ahyong, S.T. & D.O'Meally. 2004. Phylogeny of the Decapoda reptantia: Resolution using three molecular loci and morphology. **The Raffles Bulletin of Zoology**, 52(2): 673-693.
- Ahyong, S.T., Schnabel, K.E. & E.W. Maas. 2009. Anomuran phylogeny: New insights from molecular data. In: Martin, J.W., Crandall, K.A & Felder, D.L (Eds). **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**. Boca Raton, Florida: Taylor & Francis/CRC Press, Chapter IV: 339-414.
- Alves, S.T.M., Abrunhosa, F.A. & J.F. Lima. 2010. Foregut morphology of Pseudothelphusidae and Trichodactylidae (Decapoda: Brachyura) from northeastern Pará, Brazil. **Zoologia**, 27(2): 228-244.
- Anger, K. 1996. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura). **Marine Biology**, 126: 283-296.
- Anger, K., Lovrich, G.A., Thatje, S. & J.A. Calcagno. 2004. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura:

- Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 306: 217-230.
- Anger, K., Thatje, S., Lovrich, G.A., & J.A. Calcagno. 2003. Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes. **Marine Ecology and Progress Series**, 253: 243-251.
- Anosov, S.E., Spiridonov, V.A., Neretina, T.V., Uryupova, E.F. & D. Schepetov. 2015. King crabs of the western Atlantic sector of Antarctic and adjacent areas: new records, molecular barcode data and distribution (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). **Polar Biology**, 38:231-249
- Arratia, G. & P. Lambers. 1996. The caudal skeleton of pachycormiforms: Parallel evolution?. **Systematics and Paleoecology**, 3:191-218.
- Baer, K.E. 1834. Über die sogenannte Erneuerung des Magens der Krebse und die Bedeutung der Krebssteine. **Archiv Anatomie und Physiologie**, 1: 510-523.
- Balzi, P. 1997. Los hábitos alimenticios de la centolla *Lithodes santolla* (Molina) del Golfo San Jorge. **Naturalia Patagónica, Ciencias Biológicas**, Argentina 5: 67-87.
- Barker, P.F. & E. Thomas. 2004. Origin, signature and palaeoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. **Earth Science Reviews**, 66(1-2): 143-162.
- Bartolino, V. 2005. Skeletal organization of caudal fin in *Syngnathus abaster* (Osteichthyes, Syngnathidae). **Internal Journal of Morphology**, 23(4): 305-308.
- Benedict, J.E. 1895. Descriptions of new genera and species of crabs of the family Lithodidae, with notes on the young of *Lithodes camtschaticus* and *Lithodes brevipes*. Scientific Results of Explorations by The U.S. Fish Commission Steamer Albatross. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 18(1016): 469-488.

- Boas, J.E.V. 1880. "Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold." Videnskabelege Selskap Skrifter 6. **Række naturvidenskabeleg og matematisk**, Afd. I. 2: 25-210.
- Boas, J.E.V. 1924. Die Verwandtschaftliche Stellung der Gattung Lithodes. **Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser**, 4: 1-34.
- Böhm, H., Eitner, P., Messai, E. & H-G. Heinzel. 1997. Das Nervensystem des Flußkrebsmagens. **Biologie in unserer Zeit**, 27(1): 56-64.
- Bouvier, E.L. 1894. Sur la transformation des Paguriens en crabes anomoures de la sous-famille des Lithodines. **Comptes Rendus Hebdomadaires de Séances de l'Académie des Sciences**, Paris, 119: 350-352.
- Bouvier, E.L. 1895. Recherches sur les affinités des *Lithodes* & des *Lomis* avec les Paguridés. **Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Series**, 7(18): 157-210, pls.11-13.
- Bouvier, E.L. 1896. Sur la Classification des *Lithodines* et sur leur Distribution dans les Oceans. **Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Series**, 8(1): 1-46.
- Bouvier, E.L. 1897. La transformation des Bernards l'Ermite en *Lithodes*. **Les Naturaliste** (239): 41-43.
- Blau, F. 1986. Recent decline of red king crab *Paralithodes camtschatica* populations and reproductive conditions around the Kodiak Archipelago, Alaska. In: Jamieson, G.S. & Bourne, N. (Eds.). North Pacific workshop on stock assessment and management of Invertebrates. **Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic**, 92: 360-369.
- Bracken-Grissom, H.D., Cannon, M.E., Cabezas, P., Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Ahyong, S.T., Felder, D.L., Lemaitre, R & K.A. Crandall. 2013. A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). **Evolutionary Biology**, 13(128):1-28.
- Brandt, J.F. 1833. Anatomie des Flusskrebse. Brandt und Ratzenburg. **Medizinische Zoologie**, 2: 58-70.

- Brandt, J.F. 1848. Die Gattung *Lithodes* Latreille nebst vier neuen ihr Verwandten von Wosnessenski entdecken, als Typen einer besondern Unterabtheilung (Tribus Lithodea) der Edwards'schen Anomuren. **Bulletin de la Classe physico-mathématique de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Pétersbourg** 7: 171-175.
- Brandt, J.F. 1850. Vorläufige Bemerkungen über eine aus zwei noch unbeschriebenen Gattungen und Arten gebildete Unterabtheilung (Hapalogastrica) der Tribus Lithodina, begleitet von einer Charakteristik der eben genannten Tribus der Anomuren. **Bulletin de la Classe physico-mathématique de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Pétersbourg** 8: 266-269.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. **Evolution**, 42: 795-803.
- Bright, D.B. 1967. **Life histories of the king crab, *Paralithodes camtschatica*, and the tanner crab, *Chionoecetes bairdi*, in Cook Inlet, Alaska**. Ph.D. Thesis, University of South. California, Los Angeles. 265 pp.
- Brösing, A. 2002. **Die Magenstrukturen der Brachyura (Crustacea, Decapoda): Morphologie und phylogenetische Bedeutung**. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät I. Berlin, Humboldt-Universität zu Berlin: 253 pp.
- Brösing, A. 2010. Recent developments on the morphology of the brachyuran foregut ossicles and gastric teeth. **Zootaxa**, 2510: 1-44.
- Brösing, A., Richter, S. & G. Scholtz. 2002. The foregut-ossicle system of *Dromia wilsoni*, *Dromia personata* and *Lauridromia intermedia* (Decapoda, Brachyura, Dromiidae), studied with a new staining method. **Arthropod Structure and Development**, 30: 329-338.
- Brösing, A., Richter, S. & G. Scholtz. 2007. Phylogenetic analysis of the Brachyura (Crustacea, Decapoda) based on characters of the foregut with establishment of a new taxon. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 45(1): 20-32.

- Brösing A., Scholtz G. & S. Richter. 2000. The foregut-ossicle-system, a new aspect in the phylogeny of podotrematan crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). **Zoology Supplements**, 103(3): 93-100.
- Brösing, A. & M. Türkay. 2011. Gastric teeth of some thoracotreme crabs and their contribution to the Brachyuran phylogeny. **Journal of Morphology**, 272:1109-1115.
- Caine, E.A. 1975. Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 18: 277-301.
- Caine, E.A. 1976. Relationship between diet and the gland filter of the gastric mill in hermit crabs (Decapoda, Paguridea). **Crustaceans**, 31: 312-13.
- Calcagno, J.A., Lovrich, G.A., Anger, K., Thatje, S. & A., Kaffenberger. 2004 Larval development in the Subantarctic king crabs *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jaquinot) reared in the laboratory. **Helgoland Marine Research**, 58:11-14.
- Campodónico, I. 1971. Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antártica* Jacquinot en condiciones de laboratorio (Crustacea, Decapoda, Anomura: Lithodidae). **Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales**, 2: 181-190.
- Campodónico, I. & M. Guzmán. 1981. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions. (Decapoda, Anomura, Lithodidae). **Crustaceana**, 40: 272-285.
- Castro, T.S. & G. Bond-Buckup 2003. The morphology of cardiac and pyloric foregut of *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea: Anomura: Aeglididae). **Memoires of Museum Victoria**, 60(1): 53-57.
- Chevaldonne, P. & K. Olu. 1996. Occurrence of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) in hydrothermal vent and cold-seep communities: a review. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 109(2): 286-298.
- Chilton, E.A., C.E., Armistead & R.J. Foy. 2011. The 2010 Eastern Bering Sea continental shelf bottom trawl survey: results for commercial crab species.

- National Marine Fisheries Service, Alaska Fisheries Science Center, Seattle.
NOAA technical memorandum, NMFS-AFSC-216.
- Cochran, D.M. 1935. The skeletal musculature of the blue crab, *Callinectes spidus* Rathbun. **Smithsonian Miscellaneous Collection**, 92: 1-76.
- Comoglio, L.I. & O.A. Amin. 1999. Feeding habits of the false southern king crab *Paralomis granulosa* (Lithodidae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. **Scientia Marina**, 63(1): 361-366.
- Comoglio, L.I., Lovrich, G.A. & J.H. Vinuesa. 1990. Feeding habits of southern king crab, *Lithodes santolla*, and false king crab, *Paralomis granulosa* in the Beagle Channel. **Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs**. Alaska Sea Grant College Program Report, Anchorage 90(4): 315-325.
- Crain, J.A. & P.A., McLaughlin. 2000. Larval and early juvenile development in the Lithodidae (Decapoda: Anomura: Paguroidea) reared under laboratory conditions. 1. Subfamily Lithodinae: *Lopholithodes mandtii* Brandt, 1848. **Invertebrate Reproduction and Development**, 37: 43-59.
- Crandall, K.A., Harris, D.J. & J.W. Fetzner Jr. 2000. The monophyletic origin of freshwater crayfish estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 267: 1679-1686.
- Cunningham, C.W., Blackstone, N.W. & L.W. Buss. 1992. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors. **Nature**, London, 355: 539-542.
- Cuvier, G. 1805. La première partie des organes de la digestion (Crustacea). Lecons d'anatomie comparée. **Baudoin Imprimeur de l'Institut**, Paris, 299-340.
- Dawson, E.W. 1989. King Crabs of the World (Crustacea: Lithodidae) and their fisheries: a comprehensive bibliography. **New Zealand Oceanographic Institute Miscellaneous Publication**, 101: 1-338.
- Dawson, E.W. & J.C. Yaldwyn. 1985. King crabs of the world or the world of king crabs: An overview of identity and distribution with illustrated diagnostic keys to the genera of the Lithodidae and to the species of *Lithodes*. **Proceedings of the International King Crab Symposium Anchorage**, Alaska: 69-106 pp.

- De Grave, S., Pentcheff, N.D., Ah Yong, S.T., Chan, T.-Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Fransen, C.H.J.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H. & R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology Supplement**, 21: 1-109.
- De Jong-Moreau, L. & J.P. Casanova. 2001. The foreguts of the primitive families of the *Mysida* (Crustacea, Peracarida): a transitional link between those of the Lophogastrida (Crustacea, Mysidacea) and the most evolved *Mysida*. **Acta Zoologica**, 82: 137-147.
- De Saint Laurent, M. & E. Macpherson 1997. *Paralomis* White, 1856, a new species from south west Pacific hydrothermal vents (Crustacea: Decapoda). **Zoosystema**, 19(4): 721-727.
- Dixon, C.J., Ah Yong, S.T. & F.R. Schram 2003. A new hypothesis of decapod phylogeny. **Crustaceana**, 76(8): 935-975.
- Epelbaum, A.B. & R. Borisov 2006. Feeding behaviour and functional morphology of the feeding appendages of red king crab *Paralithodes camtschaticus* larvae. **Marine Biology Research**, 2(2): 77-88.
- Falk-Petersen, J., Renaud, P. & N. Anisimova. 2011. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea. **Journal of Marine Science**, 68(3): 479-488.
- Faxon, W. 1893. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross," during 1891, Lieut.-Commander Z.L. Tanner, U.S.N., commanding. VI. Preliminary descriptions of new species of Crustacea. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College**, 24(7): 149-220.
- Feldmann, R.M. 1998. *Paralomis debodeorum*, a new species of decapod crustacean from the Miocene of New Zealand: first notice of the Lithodidae in the fossil record. **New Zealand Journal of Geology and Geophysics**, 41: 35-38.

- Felgenhauer, B.E. 1992. **Internal anatomy of the Decapoda: An overview**. In: Humes, A.G. (Ed.). *Decapod Crustacea. Microscopic anatomy of invertebrates*. Harrison, F.W. (series Ed.). 10: 45-75.
- Felgenhauer, B.E. & L.G. Abele. 1989. Evolution of the foregut in lower Decapoda. In: Felgenhauer, B.E., Watling, L., & Thistle, A.B. (Eds.). *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea*. **Crustacean Issues**, 6: 205-219.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution**, 39: 783-791.
- Fukuhara, F.M. 1985. Biology and fishery of south-eastern Bering Sea red king crab (*Paralithodes camtschatica*, Tilesius). **NOAA Processed Report**, 85-11.
- Goloboff, P.A., Farris J.S. & K.C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24: 1-13.
- Growns, I.O. & A.M.M. Richardson. 1990. A comparison of the gastric mills of nine species of prastacid crayfish from a range of habitats, using multivariate morphometrics (Decapoda, Astacoidea). **Crustaceana**, 58(1): 33-44.
- Gurney, R. 1942. Larvae of decapod Crustacea. **London, Ray Society**. 306 pp.
- Guzmán, G. 2009. *Paralomis sonne* nueva especie de Litodido (Decapoda, Paguroidea, Lithodidae) en aguas profundas frente a Antofagasta, Chile. **Latin American Journal of Aquatic Research**, 37(2): 1-5.
- Haig, J. 1974. Observations on the lithodid crabs of Peru, with description of two new species. **Bulletin of the Southern California Academy of Science**, 73: 152-164.
- Hall, S. 2010. The evolutionary history and phylogeny of the Lithodinae (Decapoda: Anomura: Lithodidae). Ph. D. Thesis, **University Of Southampton**, 463 pp.
- Hall, S. & S. Thatje. 2009a. Global bottlenecks in the distribution of marine Crustacea: temperature constraints in the family Lithodidae. **Journal of Biogeography**, 36 (11): 2125-2135.

- Hall, S. & S. Thatje. 2009b. Four new species of the family Lithodidae (Decapoda: Anomura) from collections of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. **Zootaxa**, 2302: 31-47.
- Hall, S. & S. Thatje. 2010. King crabs up-close: ontogenetic changes in ornamentation in the family Lithodidae (Crustacea, Decapoda, Anomura), with a focus on the genus *Paralomis*. **Zoosystema**, 32 (3): 495-524.
- Hall, S. & S. Thatje. 2011. Temperature-driven biogeography of the deep-sea family Lithodidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the Southern Ocean. **Polar Biology**, 34: 363-370.
- Haynes, E.B. 1984. Early zoeal stages of *Placetron wosnessenskii* and *Rhinolithodes wosnessenskii* (Decapoda, Anomura, Lithodidae) and review of lithodid larvae of the northern North Pacific Ocean. **Fishery Bulletin**, 82: 315-324.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana, Chicago & London. 263 pp.
- Herbst, J.F.W. 1796. **Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten. Zweyter Theil, dritter Abschnitt Anatomie der Krabben und Krebse**. Bey Gottlieb August Lange, Berlin und Stralsund, 205 pp.
- Holmes, S.J. 1894. Notes on west American Crustacea. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, series 2(4): 563-588.
- Huxley, T.H. 1880. The crayfish: an introduction to the study of zoology. **The International Scientific Series**, 28: 1-371.
- Ingle, R.W. & C. Garrod. 1987. Ornamentation Changes Associated with Growth of Falkland Island Populations of *Paralomis granulosa* (Jacquinot, 1842–1847) (Decapoda, Lithodidae). **Crustaceana**, 52: 220-224.
- Jensen, G.C. 2014. **Crabs and shrimps of the pacific coast. A guide to shallow-water decapods from southeastern Alaska to the mexican border**. MolaMarine, 237 pp.

- Jewett, S.C., Gardner, L.A. & P.M. Rusanowski. 1990. Food and feeding habits of red king crab from Northwestern Norton Sound, Alaska. **Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs**. Alaska Sea Grant College Program Report, Anchorage 90: 219-232.
- Kattner, G., Graeve, M., Calcagno, J.A., Lovrich, G.A., Thatje, S. & K. Anger. 2003. Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jaquinot). **Journal of Experimental and Marine Biology and Ecology**, 292 61-74.
- Kensley, B. 1981. The South African Museum's Meiring Naude cruises. Pt 12: Crustacea Decapoda of the 1977, 1978, 1979 cruises (Description of *Paralomis roelveldae*). **Annals of the South African Museum**, 83: 49-78.
- Kim, M.H. & S.Y. Hong. 2000, Larval development of *Cryptolithodes expansus* Miers (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared in the laboratory. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 113, 54-65.
- Kobusch, W. 1998. The foregut of the (Crustacea, Peracarida) and its phylogenetic relevance. **Philosophical Transactions of the Royal Society London B**, 353: 559-581.
- Kunze, J. & D.T. Anderson. 1979. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in the hermit crabs *Clibanarius taeniatus* (Milne Edwards), *Clibanarius virescens* (Kraus), *Paguristes squamosus* McCulloch and *Dardanus setifer* (Milne Edwards) (Anomura: Paguridae). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, 30: 683-722.
- Lima, F.J. 2010. **Esqueleto gástrico nos Gecarcinidae MacLeay, 1838 (Crustacea: Decapoda: Brachyura): implicações filogenéticas**. Ph. D. Teses, Universidade Federal do Pará, Pará, 169 pp.
- Lima, F.J., Garcia, J.S. & M. Tavares. 2016. Foregut morphology of *Macrobrachium carcinus* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). **Acta Amazonica**, 46(2): 209-218.

- Lovrich, G.A. 1997. La pesquería mixta de centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. **Investigaciones Marinas**, Valparaíso (Chile), 25: 41-57.
- Lovrich, G.A. & J.H. Vinuesa 1999. Reproductive potential of the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomura, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina, *Scientia Marina*, 63(1):1-6.
- Lovrich, G.A., Thatje, S., Calcagno, J.A., Anger, K. & A. Kaffenberger. 2003. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the Southern king crab *Lithodes santolla* (Molina). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 288:65-79.
- Macpherson, E. 1988a. Revision of the Family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the Atlantic Ocean. **Monografias de Zoología Marina** 2: 9- 153.
- Macpherson, E. 1988b. Three new species of *Paralomis* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Lithodidae) from the Pacific and Antarctic Oceans. **Zoologica Scripta**, 17(1): 69-75.
- Macpherson, E. 1994. Occurrence of two lithodid crabs (Crustacea: Decapoda: Lithodidae) in the cold seep zone of the South Barbados accretionary prism. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 107(3): 465-468.
- Macpherson, E. & T.Y. Chan. 2008. Some lithodid crabs (Crustacea: Decapoda: Lithodidae) from Taiwan and adjacent waters, with the description of one new species from Guam. **Zootaxa**, 1924: 43-52.
- Makarov, V.V. 1938. Rakoobrazneyey. Anomura. Crustacés Décápodes anomures. In: Shtakel'berg, A.A (Ed.). Fauna USSR (Crustacea) 16, (10) (3): I-X, 1-324, PLS. 1-5. Academii Nauck, Moscow and Leningrad [English translation, 1962 **Fauna of the USSR. Crustácea, Anomura**]. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1962: 1-283.

- Martin, J.W., Jourharzadeh, P. & P.H. Fitterer. 1998. Description and comparison of major foregut ossicles in hydrothermal vent crabs. **Marine Biology**, 131: 259-267.
- Maynard, D.M. & M.R. Dando. 1974. The structure of the stomatogastric neuromuscular system in *Callinectes sapidus*, *Homarus americanus* and *Panulirus argus* (Decapoda, Crustacea). **Philosophical Transactions of the Royal Society London B**, 268: 161-220.
- McLaughlin, P.A. 1983. Internal anatomy. In: Mantel, L.H. (Ed.). **The Biology of Crustacea. Internal Anatomy and Physiological Regulation**. Academic Press: New York, 5: 1-52.
- McLaughlin, P.A. 2003. Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae. **Memoirs of Museum Victoria**, 60(1): 111-144.
- McLaughlin, P.A. 2014. Systematics of King Crabs. In: Stevens, B.G. (Ed.). **King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management** (pp. 31-46). Boca Raton, FL, USA: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- McLaughlin, P.A. & R. Lemaitre. 1997. Carcinization in the anomura – fact or fiction? I. Evidence from adult morphology. **Contributions to Zoology**, 67(2): 79-123.
- McLaughlin, P.A. & R. Lemaitre. 2000. Aspects of evolution in the anomuran superfamily Paguroidea: one larval prospective. **Invertebrate Reproduction and Development**, 38(3): 159-169.
- McLaughlin, P.A. & R. Lemaitre. 2001. Aspects of evolution in the anomuran superfamily Paguroidea: one larval prospective. **Invertebrate Reproduction and Development**, 38(3): 159-169.
- McLaughlin, P.A., Anger, K., Kaffenberger, A. & G.A. Lovrich. 2003. Larval and early juvenile development in *Paralomis granulosa* (Jacquinot) (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae), with emphasis on abdominal changes in megalopal and crab stages. **Journal of Natural History**, 37: 1433-1452.

- McLaughlin, P.A., Boyko, C.B., Crandall, K.A., Komai, T., Lemaitre, R., Osawa, M. & D.L. Rahayu. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) — Preamble and scope. **The Raffles Bulletin of Zoology Supplement**, 23: 1-4.
- McLaughlin, P.A., Lemaitre, R. & U. Sorhannus. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its "fall-out". **Journal of Crustacean Biology**, 27(1): 97-115.
- McLaughlin, P.A., Lemaitre, R. & C.C. Tudge. 2004. Carcinization in the Anomura— Fact or Fiction? Part II. Evidence from larval, megalopal and early juvenile morphology. **Contributions to Zoology**, 73: 165-205.
- McLaughlin, P.A., Camp, D.K., Eldredge, L.G., Felder, D.L., Goy, J.W., Hobbs, H.H., Kensley, B., Lemaitre, R., & J.W. Martin 2005. Order Decapoda. In: Turgeon, D. (Ed.) Common and Scientific Names of Aquatic Invertebrates of the United States and Canada. Names of Crustaceans Special Publications. American Fisheries Society Special Publication, 31: 209-326.
- Meckel, J.F. 1836. *Traité general d' anatomie comparee*. Trad Française, Paris, 7: 254 pp.
- Meiss, D.E., & R.S. Norman. 1977. Comparative study of the stomatogastric system of several decapod Crustacea. I. Skeleton. **Journal of Morphology**, 152: 21-54.
- Mery, D., Lillo, I., Loebela, H., Riffo, V., Soto, A., Cipriano, A. & J.C. Aguilera. 2011. Automated fish bone detection using X-ray Testing. **Journal of Food Engineering**, 105: 485-492.
- Milne Edwards, H. 1834. Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. In: **Librairie Encyclopédique de Roret**, Paris, 468 pp.
- Milne Edwards, H. 1837. Histoire naturelle des crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. In: **Librairie Encyclopédique de Roret**, Paris, 531 pp.

- Mocquard, M.F. 1883. L'estomac des crustacés podophthalmes. **Annals des Sciences Naturelles**, sixième série, Zoologie, 16: 1-311.
- Morrison, C.L., Harvey, A.W., Lavery, S., Tieu, K., Huang, Y. & C.W. Cunningham. 2002. Mitochondrial gene rearrangement confirm the parallel evolution of the crab-like form. **Proceeding of the Royal Society London B**, 269: 345-350.
- Nauck, E. 1880. Das Kaugerüst der Brachyura. **Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie**, 34: 1-69.
- Navarro, G., Rozycki, V. & M. Monsalvo. 2014 Estadísticas de la pesca marina en la Argentina. **Evolución de los desembarques 2008-2013**. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Argentina, 140 pp.
- Ngoc-Ho, N. 1984. The functional anatomy of the foregut of *Porcellana platycheles* and a comparison with *Galathea squamifera* and *Upogebia deltaura* (Crustacea: Decapoda). **Journal of Zoology**, 203:511–535.
- Nixon, K.C. 2002. **WINCLADA** (Beta), Version 0.9.9. Ithaca, New York.
- Nixon, K.C. & J.M. Carpenter. 1993. On Outgroups. **Cladistics**, 9: 413-426.
- Olatunji-Akioye, A.O., Adeyemo, O.K. & O.T. Akomolafe. 2010 Photographic and radiographic study of osteological abnormalities of the head of adult african catfish (*Clarias gariepinus*). **International Journal of Morphology**, 28(3): 719-722.
- Patwardhan, S.S. 1934. On the structure and mechanism of the gastric mill in Decapoda. I. The structure of the gastric mill in *Paratelphusa guerini* (Milne Edward). **Proceedings of the Indian Academy of Sciences B**, 1: 183-196.
- Patwardhan, S.S. 1935a. On the structure and mechanisms of the gastric mill in Decapoda. 1. The structure of the gastric mill in *Paratelphusa guerini* (M.Edw.). **Proceeding of the Indian Academy of Science B**, 1: 183-96.
- Patwardhan, S.S. 1935b. On the structure and mechanism of the gastric mill in Decapoda. 2. A comparative account of the gastric mill in Brachyura. **Proceeding of the Indian Academy of Science B**, 1: 359-75.

- Patwardhan, S.S. 1935c. On the structure and mechanism of the gastric mill in Decapoda. 3. Structure of the gastric mill in Anomura. **Proceeding of the Indian Academy of Science B**, 1: 405-13.
- Patwardhan, S.S. 1935d. On the structure and mechanism of the gastric mill in Decapoda. 4. The structure of the gastric mill in reptantous Macrura. **Proceeding of the Indian Academy of Science B**, 1: 414-22.
- Patwardhan, S.S. 1935e. On the structure and mechanism of the gastric mill in Decapoda. 5. The structure of the gastric mill in natantous Macrura-Caridea. **Proceeding of the Indian Academy of Science B**, 1: 693-704.
- Patwardhan, S.S. 1935f. On the structure and mechanism of the gastric mill in Decapoda. 6. The structure of the gastric mill in natantous Macrura-Penaeidea and Stenopidea; conclusion. **Proceeding of the Indian Academy of Science B**, 2: 155-74.
- Paul, A.J., Paul, J.M. & K.O. Coyle. 1989. Energy sources for first feeding zoeae of king crab, *Paralithodes camtschatica* (Decapoda, Lithodidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 130: 143-170.
- Peck, A.L. 1970. Aristotle, **Historia animalium II** (Books IV-VI). Cambridge, Loeb, Harvard University Press, 414pp.
- Pinn, E.H., Nickell, L.A. & A. Rogerson. 1999. Comparison of gut morphology and gut microflora of seven species of mud shrimp (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). **Marine Biology**, 133: 103-114.
- Porter, M.L., Pérez-Losada, M. & K.A. Crandall. 2005. Model-based multi-locus estimation of decapod phylogeny and divergence times. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 37: 355-369.
- Reimann, A. 2009. **Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Anomala (Crustacea, Decapoda): Eine Studie der Morphologie des Vorderdarms und ihre phylogenetische Bedeutung**. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät I, Humboldt-Universität zu Berlin, Dissertation, 270 pp.

- Reimann, A., Richter, S. & G. Scholtz. 2011. Phylogeny of the Anomala (Crustacea, Decapoda, Reptantia) based on the ossicles of the foregut. **Zoologischer Anzeiger**, 250: 316-342.
- Richter, S. 2005. Homologies in phylogenetic analyses—concept and tests. **Theory in Biosciences**, 124: 105-120.
- Richter, S. & G. Scholtz. 1994. Morphological evidence for a hermit crab ancestry of lithodids (Crustacea, Decapoda, Anomala, Paguroidea). **Zoologischer Anzeiger**, 223(5/6): 187-219.
- Sakai, T. 1976. **Crabs of Japan and the Adjacent Seas**. Tokyo: Kodansha Ltd. 773 pp, 251 plates.
- Scelzo, M.A. 1973. Lista de los crustáceos decápodos Anomura obtenidos en 1966 por la expedición "Walther Herwig" en el Atlántico sur y depositados en las colecciones del Instituto de Biología Marina. **Physis**, 32: 161-174.
- Schaefer, N. 1970. The functional morphology of the foregut of three species of decapod Crustacea. 2001. **Zoologica Africana**, 5: 309-26.
- Scholtz, G. & S. Richter 1995. Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 113: 289-328.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23: 565-587.
- Shirley, T.C. & S. Zhou 1997. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae). **Journal Crustacean Biology**, 17: 207-216.
- Siddeek, M.S.M., Watson, L.J., Forrest Blau, S. & H. Moore. 2002. Estimating natural mortality of king crabs from tag recapture data. In: **Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics**. Alaska Sea Grant College Program, 51-75.

- Spiridonov, V., Türkay, M., Arntz, W.E. & S. Thatje. 2006. A new species of the genus *Paralomis* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae) from the Spiess seamount near Bouvet Island (Southern Ocean), with notes on habitat and ecology. **Polar Biology**, 29: 137-146.
- Stevens, B.C. 1990. Temperature-dependent growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschatica*), and its effects on size-at-age and subsequent recruitment in the eastern Bering Sea. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 47: 1307-1317.
- Stevens, B.C. 2014. **King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management**. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, Taylor & Francis Group. 636 pp.
- Stevens, B.G. 2014. Development and Biology of King Crab Larvae. In: Stevens, B.G. (Ed.). **King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management** (pp. 233-256). Boca Raton, FL, USA: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Stevens, B.G. & S.C. Jewett. 2014. Growth, molting, and feeding of King Crabs. In: Stevens, B.G. (Ed.). **King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management** (pp. 315-361). Boca Raton, FL, USA: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Stevens, B., Armstrong, D. & R. Cusimano. 1982. Feeding habits of the Dungeness Crab *Cancer magister* as determined by the index of relative importance. **Marine Biology**, 72: 135-145.
- Stimpson, W. 1858. Prodromus descriptionis animalium evertibratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars VII. Crustacea Anomura. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 10(7): 225-252.
- Suh, H.-L. & T. Nemoto. 1988. Morphology of the gastric mill in ten species of euphausiids. **Marine Biology**, 97: 79-85.
- Tarverdieva, M.I. & K.A. Zgurovski. 1985. On food composition of the deep-water crab species *Lithodes aequispina* Benedict and *Chionoecetes tanneri* Rathbun in the

- Behring and Okhotsk seas. **Proceedings of the International King Crab Symposium. Alaska Sea Grant Report, Anchorage**, 85: 319-329.
- Thatje, S. & W.E. Arntz. 2004. Antarctic reptant decapods: more than a myth? **Polar Biology**, 27:195-201.
- Thatje, S. & N.C. Mestre. 2010. Energetic changes throughout lecithotrophic larval development in the deep-sea lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 386:119-124.
- Takeda, M. 1974. On three species of the Lithodidae (Crustacea, Anomura) from the Central Pacific. **Bulletin of the National Science Museum, Tokyo**, 17(3): 205-214.
- Takeda, M. & S. Ohta. 1979. A new species of the Lithodidae (Crustacea, Anomura) from Suruga Bay, Central Japan. **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Section A, Zoologie, Biologie et Ecologie Animales, Paris, 4e série** 5: 195-200.
- Tsang, L.M., Chan, T.-Y., Ahyong, S.T. & K.H. Chu. 2011. Hermit to King to all: Multiple transitions to crab-like forms hermit crab ancestors. **Systematic Biology Advance**, 6: 1-14.
- Tsang, L.M., Maa, K.Y., Ahyong, S.T., Chan, T.-Y. & K.H. Chu. 2008. Phylogeny of Decapoda using two nuclear protein-coding genes: Origin and evolution of the Reptantia. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 48: 359-368.
- Vinuesa, J.H., Guzmán, L. & R. Gonzalez. 1996. Overview of southern king crab and false king crab fisheries in the Magellanic region. In: **High latitude crabs: Biology, Management, and Economics**. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-96-02, Fairbanks, 3-11.
- Vinuesa, J.H., Varisco, M.A. & P. Balzi. 2013. Feeding strategy of early juvenile stages of the southern king crab *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. **Revista de Biología Marina y Oceanografía**, 48(2): 353-363.

- Vonk, H.J. 1960. Digestion and metabolism. In: Waterman, T.H. (Ed.). **The physiology of Crustacea: Metabolism, Biology and Growth**. New York: Academic Press, 1: 291-316.
- Watts, J., Thatje, S., Clarke, S. & M. Belchier. 2006. A description of larval and early juvenile development in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean), **Polar Biology**, 29:1028-1038.
- Wiley, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. & V.A. Funk. 1991. The complete cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures. The University of Kansas, **Museum of Natural History, Special Publication**, 19: 1-171.
- Yonge, C.M. 1924. Studies on the comparative physiology of digestion. II. The mechanism of feeding, digestion and assimilation in *Nephrops norvegicus*. **Journal of Experimental Biology**, 1: 343-89.
- Zaklan, S.D. 2002a. **Evolutionary History and Phylogeny of the Family Lithodidae**. PhD Thesis, University of Alberta, Chapter 4: 145-229.
- Zaklan, S.D. 2002b. Review of the Family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): Distribution, Biology, and Fisheries. In: Paul, A.J., Dawe, E.G., Elner, R., Jamieson, G.S., Kruse, G.H., Otto, R.S., Sainte-Marie, B., Shirley, T.C. & D. Woodby (Eds.). **Crabs in cold water regions: Biology, Management, and Economics**. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska Fairbanks: 751-845.
- Zheng, J., Murphy, M.C. & G.H. Kruse. 1996. Analysis of the harvest strategies for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristoy Bay, Alaska. Alaska Department of Fish and Game, **Commission of Fisheries Management Development Division, Contribution**, 104 pp.
- Zheng, J. & G.H. Kruse. 2000. Recruitment patterns of Alaskan crabs in relation to decadal shifts in climate and physical oceanography. **Journal of Marine Science**, 57: 438-451.