

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“JULIO DE MESQUITA FILHO”

Campus de Botucatu – Instituto de Biociências
Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia

TESE DE DOUTORADO

**MORFOLOGIA DAS CERDAS EM CARANGUEJOS
DECORADORES (DECAPODA: BRACHYURA: MAJOIDEA):
AVALIAÇÃO FISIOLÓGICA E FUNCIONAL**



LAIRA LIANOS

Orientador: Prof. Dr. William Ricardo Amancio Santana
Coorientador: Prof. Dr. Fernando José Zara

BOTUCATU

2021



Instituto de Biociências – Pós-graduação em Ciências Biológicas- Zoologia
Laboratório de Sistemática Zoológica - LSZ

LAIRA LIANOS

**MORFOLOGIA DAS CERDAS EM CARANGUEJOS
DECORADORES (DECAPODA: BRACHYURA:
MAJOIDEA): AVALIAÇÃO FISIOLÓGICA E
FUNCIONAL**

BOTUCATU
2021

LAIRA LIANOS

**MORFOLOGIA DAS CERDAS EM CARANGUEJOS
DECORADORES (DECAPODA: BRACHYURA:
MAJOIDEA): AVALIAÇÃO FISIOLÓGICA E
FUNCIONAL**

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências, como pré-requisito para
obtenção do título de doutora em Ciências
Biológicas – Zoologia, sob orientação do
Prof. Dr. William R. A. Santana e
coorientação do Prof. Dr. Fernando José
Zara.

BOTUCATU
2021

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Lianos, Laira.

Morfologia das cerdas em caranguejos decoradores
(Decapoda: Brachyura: Majoidea) : avaliação fisiológica e
funcional / Laira Lianos. - Botucatu, 2021

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de
Botucatu

Orientador: William Ricardo Amancio Santana

Coorientador: Fernando José Zara

Capes: 20402007

1. Caranguejos. 2. Decapoda (Crustacea). 3. Decoração e
ornamento. 4. Sensilas - Morfologia. 5. Camuflagem
(Biologia).

Palavras-chave: Adesão química; Crustacea; Decoração;
Morfologia das cerdas.

LAIRA LIANOS

**MORFOLOGIA DAS CERDAS EM CARANGUEJOS
DECORADORES (DECAPODA: BRACHYURA:
MAJOIDEA): AVALIAÇÃO FISIOLÓGICA E
FUNCIONAL**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, pós-graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutora em Zoologia, sob orientação do Prof. Dr. William R. A. Santana e coorientação do Prof. Dr. Fernando José Zara.

Banca examinadora:

Prof. Dr. William R. A. Santana
Universidade Regional do Cariri

Profa. Dra. Daniela Carvalho dos Santos
Universidade Estadual Paulista - Botucatu

Profa. Dra. Laura Lopez Greco
Universidade de Buenos Aires

Profa. Dra. Maria Lucia Negreiros Fransozo
Universidade Estadual Paulista - Botucatu

Prof. Dr. Marcos Domingues Tavares
Museu de Zoologia da USP

Botucatu, 28 de maio de 2021.

Minha família, o que seria da minha vida sem vocês?

Agradeço pelo apoio e incentivo incondicional, espero orgulha-los muito mais daqui para frente.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Professor Doutor William Santana por todo apoio, paciência, incentivo e principalmente pelos valiosos conhecimentos adquiridos durante esta jornada. Meu pai científico que têm me ensinado muito mais do que orientações profissionais.

Ao Professor Doutor Fernando José Zara por ter me auxiliado grandemente nesta pesquisa, pela paciência, pelo acolhimento em seu laboratório e por todos os ensinamentos.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa) pela bolsa de estudos concedida.

A minha querida amiga e companheira de laboratório Michelle por todos os anos de amizade, companheirismo e por me aturar em todos os momentos. Sem ela essa jornada não teria sido possível. Obrigada por toda ajuda e incentivo durante a execução deste trabalho, me mantendo firme e centrada nos períodos de dificuldade, me fazendo rir logo após os surtos desesperados.

A minha amiga e companheira de laboratório Jéssica, por toda ajuda, incentivo e apoio, sempre prontamente solícita para auxiliar a desvendar os mistérios sobre a decoração.

As demais companheiras do Laboratório de Sistemática Zoológica Tassia e Janaína pelo apoio, amizade, auxílio e cervejas.

Ao laboratório IML e a todos os companheiros Maria Alice, Camila, Timóteo e Fernanda por terem me acolhido tão bem, pelo apoio e ajuda. À técnica Márcia que tanto nos ajudou e ensinou durante esses anos.

À minha família, Pai, Mãe e Tata pelo eterno apoio, pelos puxões de orelha e por me aturarem nessa fase de autoconhecimento. Amo muito vocês e espero que essa fase sirva como um alicerce para que eu possa orgulha-los cada vez mais. Ao meu noivo Glauber que sempre me incentivou e me cobriu de amor nos momentos mais difíceis.

Ao meu tio José e minha tia Lurdes por desde pequenina contribuírem para minha educação, mas infelizmente meu segundo pai faleceu e não pode assistir a essa vitória.

A minha avó de consideração Dona Maria que nos acolheu em Jaboticabal e abriu não só as portas de sua casa, mas também do seu coração.

A Deus por nunca me abandonar e sempre manter acesa a minha fé, provando que mesmo nos momentos mais difíceis ele é o socorro presente.

A todos os outros que participaram direta ou indiretamente deste trabalho e que porventura não foram listados. Muito obrigado, eu não teria chegado até aqui sem vocês.

SUMARIO

CONSIDERAÇÕES INICIAIS	7
Objetivos gerais e organização do estudo	9
Referências	10
 CAPÍTULO 1	14
Much more than hooked: setal adaptations for camouflage in <i>Macrocoeloma trispinosum</i> (Latreille, 1825) (Crustacea: Decapoda: Brachyura)	14
Abstract	15
1. Introduction	16
2. Material and Methods	19
2.1 Studied species	19
2.2 Light microscopy.....	19
2.3 Scanning electron microscopy (SEM).....	20
3. Results	21
4. Discussion	32
5. Conclusions	37
Acknowledgements	37
Funding	37
References	38
 CAPÍTULO 2	43
Cerdas presentes na carapaça dos caranguejos Psinae Dana, 1851 (Decapoda: Brachyura: Majoidea): morfologia e mapeamento	43
Resumo	44
1. Introdução	45
2. Objetivos	49
3. Material e Métodos	50
3.1 Espécimes estudados	50
3.2 Microscopia eletrônica de varredura (MEV).....	50
4. Resultados	52
<i>Libinia spinosa</i> H. Milne Edwards in Guérin, 1832.....	52
<i>Notolopas brasiliensis</i> Miers, 1886.....	59
<i>Pelia rotunda</i> A. Milne-Edwards, 1875 – Figura 10.....	65
<i>Stenocionops furcatus</i> (Olivier, 1791) – Figura 13	69

5. Discussão	76
6. Conclusão	85
REFERENCIAS	86
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	 92
Referências.....	95

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figure 1 - <i>Macrocoeloma trispinosum</i> (Latreille, 1825).....	25
Figure 2 - Carapace diagram of <i>Macrocoeloma trispinosum</i>	25
Figure 3 - Hooked setae of <i>Macrocoeloma trispinosum</i>	26
Figure 4 - Velvet setae of <i>Macrocoeloma trispinosum</i>	27
Figure 5 - Velvet variation setae of <i>Macrocoeloma trispinosum</i>	28
Figure 6 - Depressa setae of <i>Macrocoeloma trispinosum</i>	29
Figure 7 - Cattail setae of <i>Macrocoeloma trispinosum</i>	30
Figure 8 - Internal morphology of the setae.....	31

CAPÍTULO 2

Figura 1 - <i>Libinia spinosa</i> H. Milne Edwards in Guérin, 1832.....	54
Figura 2 - Cerda Ls-1 na carapaça de <i>Libinia spinosa</i>	55
Figura 3 - Cerdas Ls-2 na carapaça de <i>Libinia spinosa</i>	56
Figura 4 - Cerdas Ls-3 e Ls-4 na carapaça de <i>Libinia spinosa</i>	57
Figura 5 - Cerdas Ls-5 na carapaça de <i>Libinia spinosa</i>	58
Figura 6 - Cerdas Nb-1 na carapaça de <i>Notolopas brasiliensis</i> Miers, 1886.....	61
Figura 7 - Cerdas Nb-2 na carapaça de <i>Notolopas brasiliensis</i>	62
Figura 8 - Cerdas Nb-3 na carapaça de <i>Notolopas brasiliensis</i>	63
Figura 9 - Cerdas Nb-4 e Nb-5 na carapaça de <i>Notolopas brasiliensis</i>	64
Figura 10 - <i>Pelia rotunda</i> A. Milne-Edwards, 1875.....	66
Figura 11 - Cerdas Pr-1 e Pr-2 na carapaça de <i>Pelia rotunda</i>	67
Figura 12 - Cerdas Pr-3 na carapaça de <i>Pelia rotunda</i>	68
Figura 13 - <i>Stenocionops furcatus</i> (Olivier, 1791).....	71
Figura 14 - Cerdas Sf-1 na carapaça de <i>Stenocionops furcatus</i>	72
Figura 15 - Cerdas Sf-2 na carapaça de <i>Stenocionops furcatus</i>	73
Figura 16 - Cerdas Sf-3 na carapaça de <i>Stenocionops furcatus</i>	74
Figura 17 - Cerdas Sf-4 na carapaça de <i>Stenocionops furcatus</i>	75

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Figura 18 - Compilado com todas as cerdas encontradas nas cinco espécies analisadas.....	94
--	----

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Desde os primeiros esboços sobre a teoria da seleção natural, a predação tem sido considerada uma intensa força motriz para a evolução e adaptação das espécies (Darwin, 1859; Ruxton et al., 2004), o que pode ser observado nos mais variados táxons, refletido em alterações fenotípicas, morfológicas e comportamentais (Ruxton et al., 2004). Fundamentalmente, o processo de predação pode ser dividido em três etapas: detecção, identificação e captura, portanto, para reduzir as chances de uma caça bem-sucedida, tornar-se imperceptível é a principal estratégia utilizada pelas presas (Hall et al., 2013). A camuflagem é um fenômeno que esconde ou impede que os organismos sejam notados (Ruxton et al., 2004; Jiang et al., 2019; Nokelainen et al., 2019). De forma geral, esse comportamento abrange várias estratégias envolvidas na ocultação, onde alguns animais se mascaram ao fundo, outros, utilizam colorações para esconder seus contornos corporais, e até mesmo há os que utilizem luz e sombra para dificultar sua detecção (Endler, 1978; Ruxton et al., 2004; Stevens & Merilaita, 2009; Skelhorn & Rowe, 2016).

No ambiente marinho, os caranguejos-aranha são um dos grupos que se escondem com maior maestria, dominando as mais variadas técnicas de ocultação (Wicksten, 1980). Nestes animais estão presentes especializações cuticulares, visíveis a olho nu, que recobrem várias regiões do seu exoesqueleto (Garm & Watling, 2013), dentre elas, estão estruturas articuladas semelhantes à pelos, denominadas cerdas. As cerdas possuem ampla distribuição e abrangência, o que as tornam vastamente diversas, com inúmeras adaptações funcionais, dependendo do grupo ou local em que estão inseridas (Watling, 1989; Garm, 2004; Garm & Watling, 2013).

O distinto grupo dos caranguejos Majoidea Samouelle, 1819 evoluiu estruturas únicas e singulares para auxiliar no comportamento de camuflagem (Wicksten, 1980),

cerdas em formato de gancho que são utilizadas para fixar mecanicamente o material decorativo (Wicksten, 1980, 1993). Estas cerdas estão amplamente distribuídas sobre sua carapaça, rostro e pereópodos, e após a fricção mecânica exercida pelo próprio animal, diversos tipos de elementos são anexados (Wicksten, 1980, 1993). Majoidea Samouelle, 1819 é o grupo de decoradores mais amplamente estudado (Ruxton & Stevens, 2015), com cerca de 200 gêneros e 1000 espécies (Ng et al., 2008; Davie et al., 2015), onde aproximadamente 75% de seus representantes decoram pelo menos parte da sua carapaça em alguma fase da vida (Hultgren & Stachowicz, 2009). As cerdas em gancho são exclusivas desse grupo (Aurivillius, 1889; Rathbun, 1925; Wicksten, 1976), a sua haste distalmente curvada se assemelha ao sistema de ganchos e argolas, comumente conhecido como “velcro” (Hultgren & Stachowicz, 2011), o que nos fornece analogias sobre como ocorre esse mecanismo de adesão da decoração.

O comportamento decorativo dos majóideos, assim como a morfologia das cerdas da carapaça foram abordados em alguns estudos (e.g. Wicksten, 1976, 1980, 1993; Cruz-Rivera, 2001; Thanh et al., 2003; Berke & Woodin, 2006; Hultgren & Stachowicz, 2009, 2011); contudo, o mecanismo da decoração ainda é atribuído exclusivamente às cerdas em gancho. Há uma ampla diversidade de cerdas descritas sobre a carapaça de algumas espécies de majóideos (ver Szebeni & Hartnoll, 2005; Salazar & Brooks, 2012), logo, é de se imaginar que outros tipos de cerdas também possam participar deste mecanismo. Dada à escassa literatura, quase nada é conhecido sobre estes outros tipos de estruturas. Análises detalhadas da morfologia das cerdas, assim como, aspectos comportamentais decorativos destas espécies possibilitarão uma melhor compreensão do comportamento decorativo em Majoidea, assim como, fornecer *insights* relacionados aos padrões evolutivos associados a esse mecanismo.

Objetivos gerais e organização do estudo

Este estudo visa descrever detalhadamente a morfologia interna e externa de diferentes tipos de cerdas encontradas na carapaça de cinco espécies da subfamília Pisinae Dana, 1851. As espécies foram selecionadas de acordo com a prevalência da pubescência aveludada encontrada na carapaça, tais como: *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832, *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825), *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886, *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875 e *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). Também relacionar a morfologia interna de algumas cerdas com possíveis mecanismos de adesão distintos aos já descritos, além de traçar correlações sobre a morfologia das cerdas e o hábito decorativo de cada espécie.

Esta tese está organizada em dois capítulos: o primeiro trata-se de um artigo com informações detalhadas da morfologia externa e interna das cerdas encontradas sobre a carapaça de *Macrocoeloma trispinosum*. Já o segundo, explora os resultados oriundos das análises em microscopia eletrônica de varredura de *Libinia spinosa*, *Notolopas brasiliensis*, *Pelia rotunda* e *Stenocionops furcatus*, bem como, as análises histológicas das cerdas de *Notolopas brasiliensis*.

Referências

- Aurivillius, C.W. 1889. Die Maskirung der oxyrrhynchen Decapoden. *Kongliga Svenska vetenskaps Akademiens Handlingar*, 23(4): 1-72.
- Berke, S.K., Miller, M., Woodin, S.A. 2006. Modelling the energy–mortality trade-offs of invertebrate decorating behavior. *Evolutionary Ecology Research*, 8: 1409-1425.
- Cruz-Rivera, E. 2001. Generality and specificity in the feeding and decoration preferences of three Mediterranean crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 266: 17–31.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. London: Murray.
- Davie, P.J.F., Guinot, D., NG, P.K.L. 2015. Anatomy and functional morphology of Brachyura. In *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea 9C (71-2) Decapoda: Brachyura (part 1)* (eds Castro, P.J.F. Davie, D. Guinot, F.R. Schram, J.C. von Vaupel Klein). Leiden, NL: Brill. pp. 11-163.
- Endler, J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns. In M.K. Hecht, W.C. & B. Wallace (Eds.), *Evolutionary biology, evolutionary biology*. US: Springer. pp.319–364.
- Garm, A. 2004. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zool. J. Linnean Soc*, 142, 233–252.
- Garm, A., Watling, L. 2013. The crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation. In Watling, L. and Thiel, M. (Eds), *Functional Morphology and Diversity*. Oxford University Press, Oxford, pp. 167–198.

- Hall, J.R., Cuthill, I.C., Baddeley, R., Shohet, A.J., Scott-Samuel, N.E. 2013. Camouflage, detection and identification of moving targets. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1758): 20130064.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2009. Evolution of decoration in majoid crabs: A comparative phylogenetic analysis of the role of body size and alternative defensive strategies. *The American Naturalist*, 173, 566–578.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2011. Camouflage in decorator crabs: integrating ecological, behavioral and evolutionary approaches. In *Animal Camouflage* (eds M, Stevens, S, Merilaita). University College London, UCL: Cambridge University Press. pp. 212-236.
- Jiang, T., Szwedo, J., Wang, B. 2019. A unique camouflaged mimarachnid planthopper from mid-Cretaceous Burmese amber. *Scientific Reports*, 13112 (9): 1-11.
- Ng, P.K.L., Guinot, D., Davie, P.J.F. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology Supplement*, 17: 1–286.
- Nokelainen, O., Maynes, R., Mynott, S., Price, N., Stevens, M. 2019. Improved camouflage through ontogenetic colour change confers reduced detection risk in shore crabs. *Functional Ecology*, 00: 1–16.
- Rathbun, M.J. 1925. The spider crabs of America. Washington, Smithsonian Institution: United States Government Publishing Office.
- Ruxton, G.D., Sherratt, T.N., Speed, M.P. 2004. *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*. Oxford Univ. Press, New York.
- Ruxton, G.D., Stevens, M. 2015. The evolutionary ecology of decorating behaviour. *Biology Letters*, 11: 20150325.

- Salazar, M.A., Brooks, W.R. 2012. Morphology, distribution and comparative functional morphology of setae on the carapace of the Florida speck claw decorator crab *Microphrys bicornutus* (Decapoda, Brachyura). *Journal of Marine Science: Research and Development*, 2(3): 109.
- Skelhorn, J.; Rowe, C. 2016. Cognition and the evolution of camouflage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20152890.
- Stevens, M., Merilaita, S. 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364: 423 – 427.
- Szebeni, T., Hartnoll, R.G. 2005. Structure and distribution of carapace setae in British spider crabs. *Journal of Natural History*, 39(44): 3795-3809.
- Thanh, P.D., Wada, K., Sato, M., Shirayama, Y. 2003. Decorating behaviour by the majid crab *Tiarinia cornigera* as protection against predators. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83: 1235-1237.
- Watling, L. 1989. A classification system for crustacean setae based on the homology concept. In Felgenhauer, B.E., Watling, L. and Thistle, A.B. (Eds), *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea*. CRC Press / Balkema, Rotterdam, pp. 15–26
- Wicksten, M.K. 1976. Observations on decorating behavior following molting in *Loxorhynchus crispatus* Stimpson (Decapoda, Majidae). *Crustaceana*, 315–316.
- Wicksten, M.K. 1980. Decorator Crabs. *Scientific American*, 242(2): 146-157.
- Wicksten, M.K. 1993. A review and a model of decorating behavior in spider crabs (Decapoda, Brachyura, Majidae). *Crustaceana*, 64(3): 314-325.

CAPÍTULO 1

Much more than hooked: setal adaptations for camouflage in *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (Crustacea: Decapoda: Brachyura)

Artigo submetido em 23 de março de 2021
Revista: Arthropod Structure and Development

Abstract

Several majoid crabs are known to adhere exogenous materials to their bodies, a behaviour called decoration. Until now, the adhesion of exogenous materials to the body is most attributed to the well-known hooked setae. Here, we analysed the carapace of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) under light and electron microscopies to study the different mechanisms allowing majoid crabs to decorate themselves. Five setal types are described here, of which four for the first time: velvet type I, velvet type II, depressa and cattail seta. These setae are morphologically and histologically detailed, and new insights about the fixation of exogenous material on the carapace are explored. *Macrocoeloma trispinosum* have a complex setal morphology apparatus for the adhesion of the decoration, with tegumental ducts along the shaft of most setae. These single cell-lined tegumental ducts are connected to glands formed by large cells arranged radially (rosette or acini) at the base of the setae, in the connective tissue, just below the epitelium. We could observe these glands in different stages of maturation, and no valve-like structure was observed, which indicates a continuous flow of proteic secretion that serves as an adhesive substance found in the apex most setae. This is the first record demonstrating the potential chemical adhesion mechanism aiding the decorative process in decorator crabs.

Keywords: Majoidea; Decoration; Setal morphology; Chemical adhesion

1. Introduction

Camouflage is commonly associated with predator avoidance, which may improve the survival of numerous organisms (Nokelainen et al., 2019) and may also favour predators in some cases (Hall et al., 2013; Jiang et al., 2019). Several camouflage strategies, including decoration, colour change, and masking behaviour, have evolved in many species of decorator crabs to match habitat background (Hultgren and Stachowicz, 2011). Either for prey capture or to avoid predators with the adhesion of toxic or unpalatable organisms (e.g., sponges, ascidians, or algae), camouflage provided by decoration activities maximizes the crabs' chances of survival (Wicksten, 1980).

Decorative behaviours are common among decorator crabs (also known as spider crabs) from the superfamily Majoidea Samouelle, 1819, with almost 75% of its species accumulating debris in some body regions (Ruxton and Stevens, 2015). Elements from the surrounding environment, such as algae and shell pieces, sessile invertebrates, sponges, and inorganic material are picked up, shred, and encrusted in the carapace of majoids (Wicksten, 1993; Berke et al., 2006; Hultgren and Stachowicz, 2011; Guinot and Wicksten, 2015).

Majoids have evolved a specific adaptation to enable the process of decoration: special hooked setae distributed along the carapace and pereopods. These setae have a long axis with the distal region extremely curved to fix the exogenous materials to the carapace through mechanical friction (Wicksten, 1978, 1980, 1992; Hultgren and Stachowicz, 2009, 2011). The density and distribution of the hooked setae are directly related to the decorative behaviour of each species, differing greatly among Majoidea (Hultgren and Stachowicz, 2009; Hein and Jacobs, 2016). Although much is known about the hooked setae, few works deal with the process of fixing the materials on the exoskeleton. For most works, only the hooked setae are mentioned as effective in

decoration (e.g., Wicksten, 1980; Fürböck and Patzner, 2005; Salazar and Brooks, 2012; Hein and Jacobs, 2016).

Other adaptations allowing the decoration are poorly understood as well. The presence of tegumental glands between the outer and inner epithelium on the connective tissue (Johnson, 1980; Roer and Dillaman, 1984) are well-known, but not explored as potential producers of adhesive material. These glands can be unicellular, bicellular, or a group (three to six) of cells arranged radially (rosette or acini) with a central cell receiving the secretion and working as a cuticularized duct to transport the gland products to the surface (Johnson, 1980; Roer and Dillaman, 1984; Stevansson, 1985; Talbot and Demers, 1993). While the cellular activity is not fully understood, many possible functions are suggested, such as the epicuticle production and tanning to harden the new cuticle, defence against aquatic microorganisms, terrestrial antimicrobial function, lubrication (secretion of acid polysaccharides), production of phenols, cement for attaching eggs to the pleopods, cuticle pigmentation, defence against predators, and even bioluminescence (Johnson, 1980; Stevansson, 1985; Alexander, 1989; Talbot and Demers, 1993; Tuchina et al., 2014). The adhesion function of external structures was proposed only for *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758), as the proteinaceous secretion of the glands (three cells) could contribute to attaching the hermit crab abdomen to the inner surface of the shell (Babu and Anger, 1987). Albeit, no experiments were conducted to prove this hypothesis (Talbot and Demers, 1993).

Macrocoeloma trispinosum (Latreille, 1825) is a dark orange to reddish decorator crab species that uses mostly algae and sponges to adorn the exoskeleton, matching the decoration colours with its surrounding environment (Rathbun, 1925; Bonne, 1930; Vélez, 1977). In this species, a short vesicular pubescence (velvet) covering the exoskeleton was first described by Rathbun (1925), without detailing these setae

morphologically or functionally. Here, we provide a study of the diversity of decoration-associated setae of *M. trispinosum* carapace, detailing the external and internal morphology of each new type of setae found, as well as the histochemical analysis of its components, with new insights on the function of these setae in decoration.

2. Material and Methods

2.1 Studied species

The material is deposited in the collection of the Laboratório de Sistemática Zoológica (LSZ), Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, São Paulo, Brazil. Specimens of *Macrocoeloma trispinosum* were collected in Boca del Rio and Bajo de Piedras, Venezuela on 21.iv.2004 and 01.vii.1999 respectively (LSZ 007); and Ubatuba, Brazil on 26.vi.2019 (LSZ 179) at depths ranging from 0 to 1.5m.

Crabs were identified and anesthetized by thermal shock of -20°C for 15 minutes (Lopez-Greco et al., 1999). Posteriorly, the specimens were measured (mm), photographed in stereomicroscope and dissected for the removal of the fragments of approximately 1 cm of the carapace, in the frontal and epigastric regions, and on the lateral spines of the branchial region.

2.2 Light microscopy

The exoskeleton samples were fixed in 4% paraformaldehyde in 0.2 M sodium phosphate buffer (pH 7.2) for at least 24 h. After that, the material was decalcified in 10% ethylenediamine tetraacetic acid (EDTA) (pH 8.0) for 48 h according to Gunthorpe et al. (1990), dehydrated in progressive series of alcohol (80% to 95%), embedded and included in glycol-methacrylate historesin (Leica®) using routine procedures (Zara et al., 2012). Serial sections of 4 µm were obtained in a rotary microtome. For traditional histology description hematoxylin and eosin coloration were used (Junqueira and Junqueira, 1983). For histochemical analysis Xylidine ponceau stain was used to detect the presence of

proteins (Mello and Vidal, 1980) and Periodic acid of Schiff's (PAS) stain to detect neutral polysaccharides (Junqueira and Junqueira, 1983).

2.3 Scanning electron microscopy (SEM)

The carapace fragments were fixed in 3% glutaraldehyde in 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 7.6) for 48h, washed in same buffer and subsequently for removed of the impurities the samples were placed on ultrasound. After that, the material was dehydrated in increasing series alcohol (30-100%) and was completely dried with liquid CO₂ in a Balzers Union CPD 020 critical point. The fragments were mounted on stubs, adhered with double face carbon covered tape, and then sputter-coated with gold (10nm layer) on a MED 10 Balzers Union sputtering. The samples were analyzed and photographed in scanning electron microscopy Zeiss Evo 10, using 10-20 KW electron bean voltages.

3. Results

The hooked and four new types of setae were identified in the carapace regions of *Macrocoeloma trispinosum*. We used histological and SEM techniques to describe all five types of setae found: hooked, velvet type I, velvet type II, depressa, and cattail setae. The depressa, velvet type I, and velvet type II are components of the “velvet coverage” found in the carapace of *M. trispinosum* and were described here as part of the velvet setae complex (Figs. 1 and 2).

The hooked setae are sparsely distributed in the carapace, being more densely grouped and forming tufts in the rostral, hepatic, and protobranchial regions and in the lateral spines (Figs. 1A, B; 2). In the stereomicroscope, these setae can be from translucent to brownish in colour (Fig. 3A). It has a long and slender shaft (Fig. 3A, B), with a spiral-shaped sculpture in the proximal half (Fig. 3B) and a distinct mesial suture as long as the spiral-shaped sculptures (Fig. 3B, C), without a terminal (apical or subapical) pore (Fig. 3D). The distal third is curved, with two rows of denticles in the inner margin (flange) (Fig. 3B, D). The hooked setae have a supracuticular socket articulation (Fig. 3E) (as in Garm, 2004: 239, pl4B). Under light microscopy, the hooked setae showed strong reactivity for haematoxylin (basophilic), with greater intensity in the spiral-shaped sculptures (Fig. 3F-G). These sculptures form a thin column on the seta lateral margin (Fig. 3G).

The velvet type I setae covers most of the carapace (Fig. 2C), pereopods, and the ventral surface of the specimens, as they are straight and much shorter than the hooked setae (Fig. 4A), being juxtaposed, and forming a dense pubescence (Fig. 4A-C). When observed under the stereomicroscope, these setae are translucent, allowing the carapace colour to be seen (Fig. 4C). The setae are bulky, strong, and distinctly strangled at the base (Fig. 4A, D). The apical margin has a distinct spiniform tip, approximately 25 µm

in length and a subterminal pore (Fig. 4E, F). The distal end of the setae presents few short denticles (Fig. 4D, G) randomly distributed, peripheral to the central spiniform tip, and in parallel slender lines ending near the distal spine (Fig. 4D). The internal morphology presents thin and delicate cuticular apoderm layers that form small sections for structural support (Fig. 4G, H). The infracuticular articulation socket is present (Fig. 4I, J). These setae are positively reactive for total proteins (Fig. 4B, J) and neutral polysaccharides (Fig. 4F, G) when stained with Xylidine ponceau and PAS, respectively.

The velvet type II setae are distributed predominantly in the central region of the carapace in inflated areas (i.e., gastric and cardiac regions) (Figs. 2B; 5A, B). Similar to the velvet type I setae, the velvet type II is bulky and strong but is longer and more robust (Fig. 5A, B). The apical region of the setae have a distinct central spiniform tip, with approximately 15 μm in length (Fig. 5C-E) and a subterminal pore (Fig. 5D). The distal top of the setae has denticles arranged in circles around the central spine that are stronger and more numerous than in the velvet type I setae (Fig. 5C-E). The internal morphology is similar to the velvet type I setae, with thin cuticular apoderm layers providing structural support (Fig. 5E, F) and an infracuticular articulation socket (Fig. 5F). The histological analysis presented reactivity for total proteins (Fig. 5E).

The depressa setae are distributed in the central region of the carapace, mostly in the groove areas around the metagastric and cardiac spines and in flat areas of the lateral spines (Fig. 2D). These setae are fully imbricate to each other, forming a “coating” in the carapace (Fig. 6A-C). Observed under the stereomicroscope, it is not possible to distinguish between these setae and the velvet types I and II setae, with all three forming a continuum, called here the velvet setae complex. The depressa setae are bulky and strong, but with a shorter and flatter appearance, forming a crease distolaterally in the top (distal) region (Fig. 6A-G). The apical surface is bulging, with flatter variations (Fig. 6D-

G). Usually, these setae have a rounded top, with or without a short central spine. Differently from the velvet type I and velvet type II setae, a pore was not observed (Fig. 6E, G). Parallel slender lines were seen in the distal surface of these setae, but without denticles (Fig. 6A, D, E). The articulation socket is infracuticular (Fig. 6E). In the histological analysis, it was possible to observe distolaterally projections imbricating one seta to the next (Fig. 6B, F, G). Internally, the seta has fine cuticular apoderm layers, with small sections from the base to the distal third (Fig. 6B, F, G). These setae are positively reactive to total proteins (Fig. 6F).

The cattail setae are mainly found in the lateral margins of the rostrum, around the eyes, and in the carapace spines: ocular, metagastric, cardiac, and lateral (Fig. 2A). They are clustered, forming circles (Fig. 7A). In the stereomicroscope, these setae are translucent, tending to whitish (Fig. 7A). These setae are smaller than hooked setae and longer than the velvet type I setae (Fig. 7A); they are robust in the entire length (Fig. 7B-D), with denticles in the distal half, stronger and more numerous than those on the velvet type I and II setae (Fig. C-E). The denticles are stout and randomly distributed, pointing towards the apex of the setae (Fig. 7C-E). The cattail setae have a strong acute distal spine with approximately 30 μm in length (Fig. 7C, D) without a pore. The internal structure of this seta is similar to those of the velvet type I setae, with thin cuticular apoderm layers dividing its interior in small sections (Fig. 7B, E). The articulation socket is infracuticular (Fig. 7F).

For the five types of setae, the histological analysis revealed the presence of a cell-lined tegumental duct crossing all cuticular layers and extending through the distal surface of setae (Fig. 8A-E). The tegumental glands at the base of the duct form a rosette (simple acini) in the fibrous connective tissue, positioned adjacent to the epidermis or between the epidermis's inner and outer layers, which are close (Fig. 8D-G). The tegumental

glands are composed of six to ten cells arranged radially, showing one or more central cells forming a cell-lined cuticular channel that crosses the cuticle opening to the apical pore when present (Fig 8D). The tegumental gland is responsible for the synthesis and secretion of a proteic material accumulated on the setae of velvet complex (Fig. 8G, H, I). These glands consist of cells with nuclei varying from round to elliptic depending on the secretory maturation stage and the amount of secretion stored (Fig. 8D, F, G). At the end of their maturation stage (Fig. 8F, 4), these glands are larger and completely filled with acidophilic content (Fig. 8F detail 4), which is probably released by exocytosis (Fig. 8F detail 1). The secretion released at the base of the duct cells seems to be continuously transported outward, without any valve-like structure to control the secretion flow (Fig. 8 D, G).

The hooked setae have a more robust duct (Fig. 3C) than other setal types, with large amounts of acidophilic material and accumulated basophils cells inside the duct (Fig. 8A). However, tegumental glands, pores or material on the setal surface were not observed for these setae. Additionally, several nerve ganglia and axonal projections were found below the epidermis near the hooked setae (Fig. 8J).

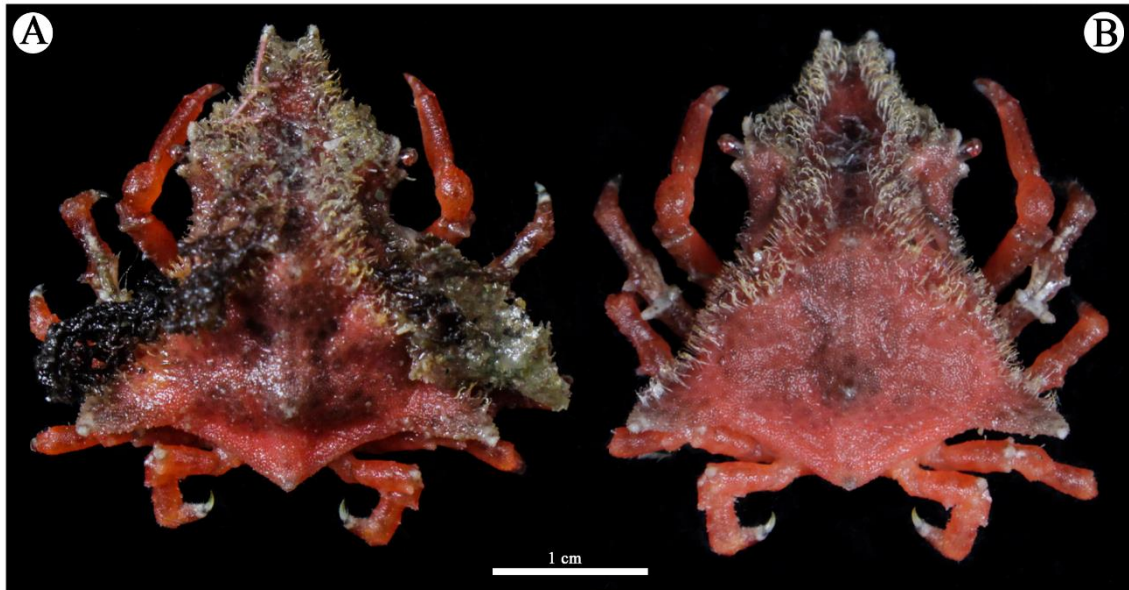


Figure 1. *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (LSZ179) showing the high density of hooked setae present on the rostrum, lateral spines and frontal regions of the exoskeleton. A, dorsal view of hooked setae with decoration. B, dorsal view of hooked setae without decoration.

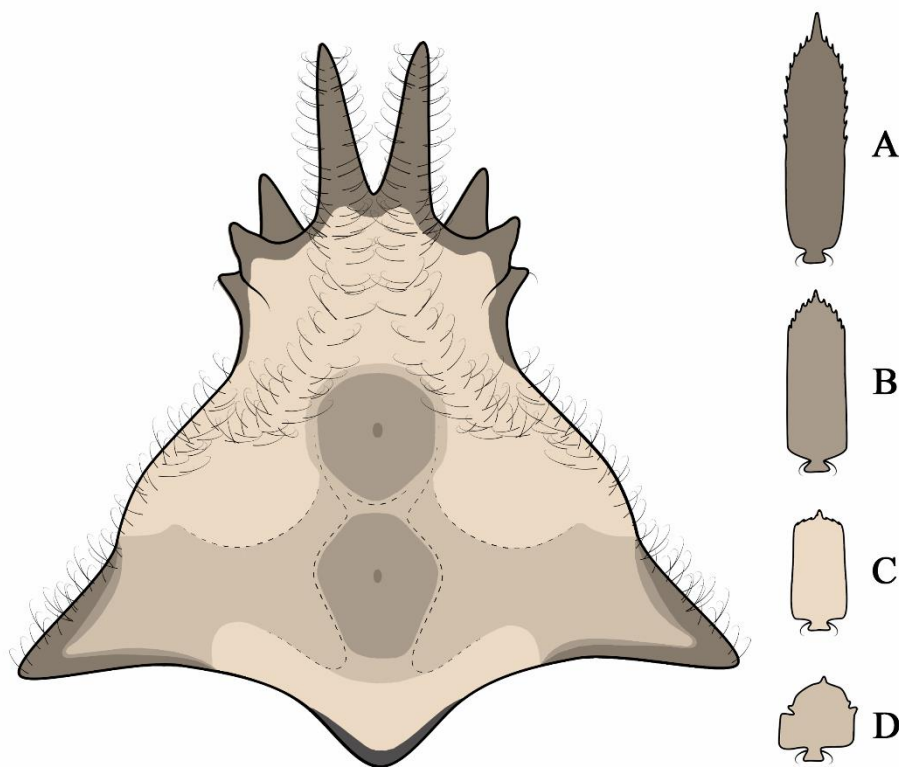


Figure 2. Carapace diagram of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825), showing the distribution of the five types of seta. A, cattail seta. B, velvet variation seta. C, velvet seta. D, depressa seta.

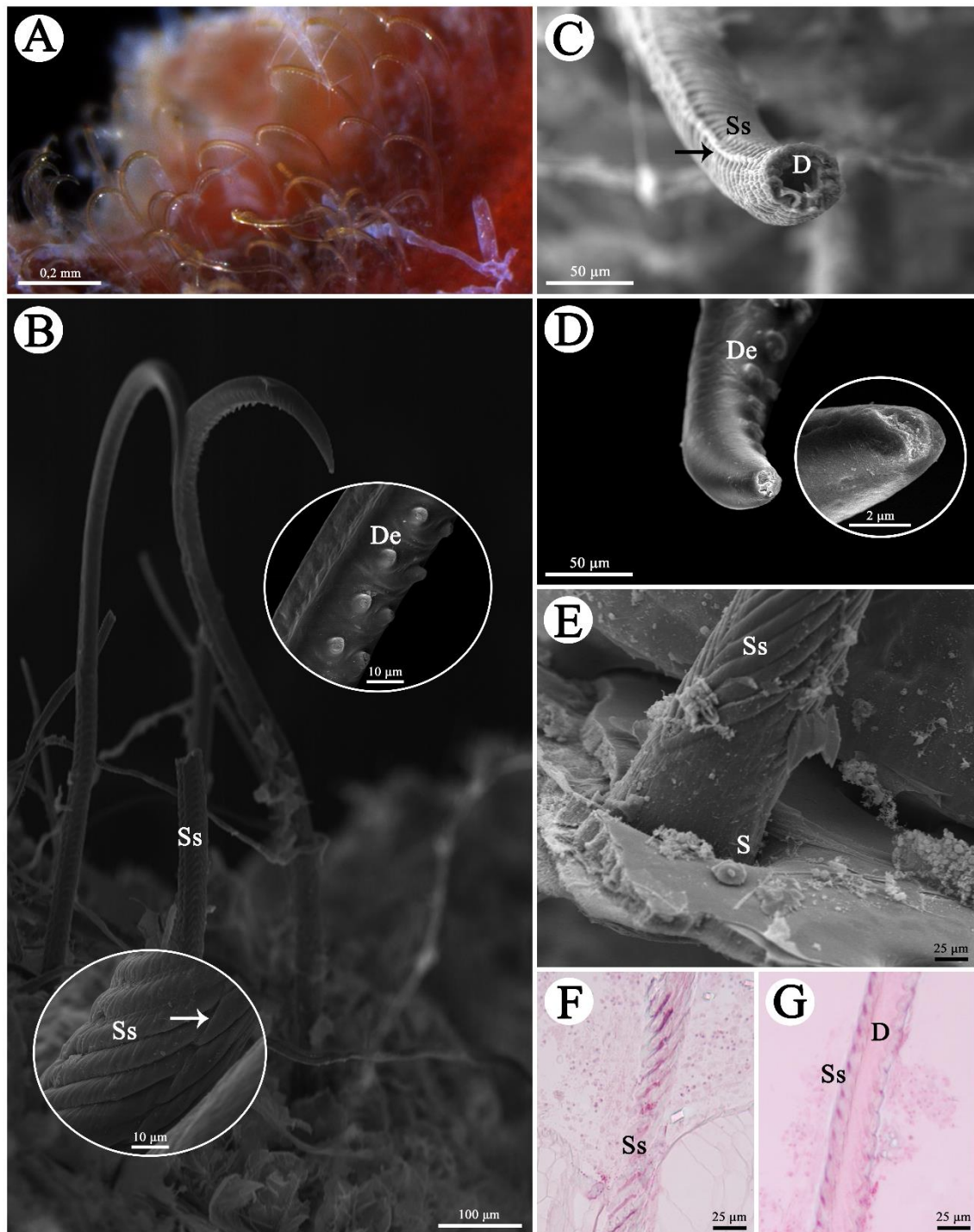


Figure 3. Hooked setae of the carapace of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (LSZ007). A, stereomicroscopy. B-E, scanning electron microscopy. F-G, histology. A, macroscopic view. B, general view, spiral-shaped sculptures and two rows of the spines in detail. C, duct. D, apex, without pore in detail. E, insertion. F, spiral-shaped sculptures, H&E stain. G, duct, H&E stain. →, mesial suture. D, duct. De, denticles. S, socket. Ss, spiral-shaped.

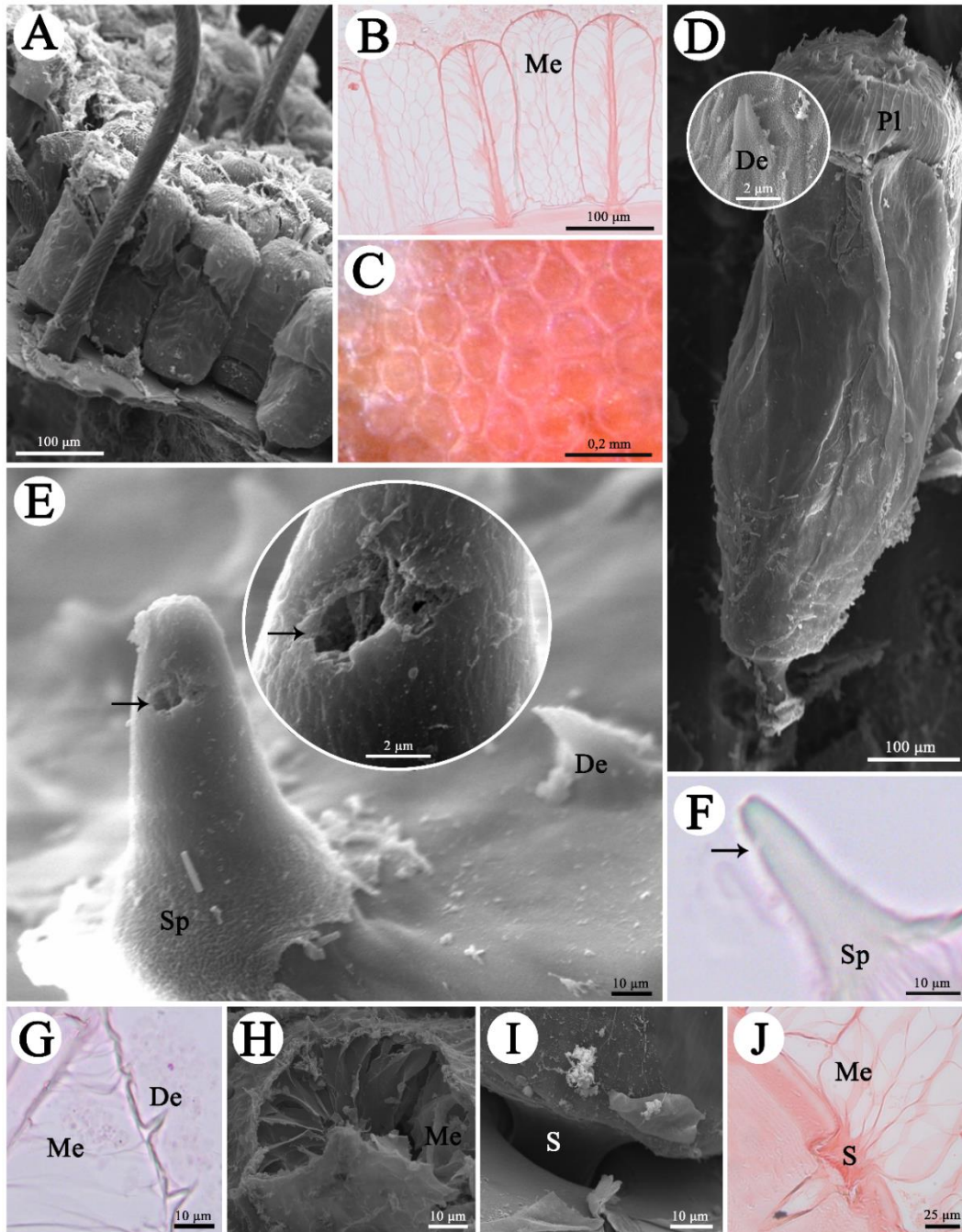


Figure 4. Velvet setae of the carapace of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (LSZ007, LSZ179). A, D, E, H, I, scanning electron microscopy. B, F, G, J, histology. C, stereomicroscopy. A, general view. B, internal general view, Xylidine ponceau stain. C, macroscopic view. D, general morphology, denticle in detail. E, apex spine, pore in detail. F, internal morphology of the apex spine, with pore, PAS stain. G, internal morphology of the denticles, PAS stain. H, cuticular apoderme. I, insertion socket. J, internal morphology of the insertion socket, Xylidine ponceau stain. →, sub terminal pore. De, denticles. Me, cuticular apoderme. Pl, parallel slender lines. S, socket. Sp, spine.

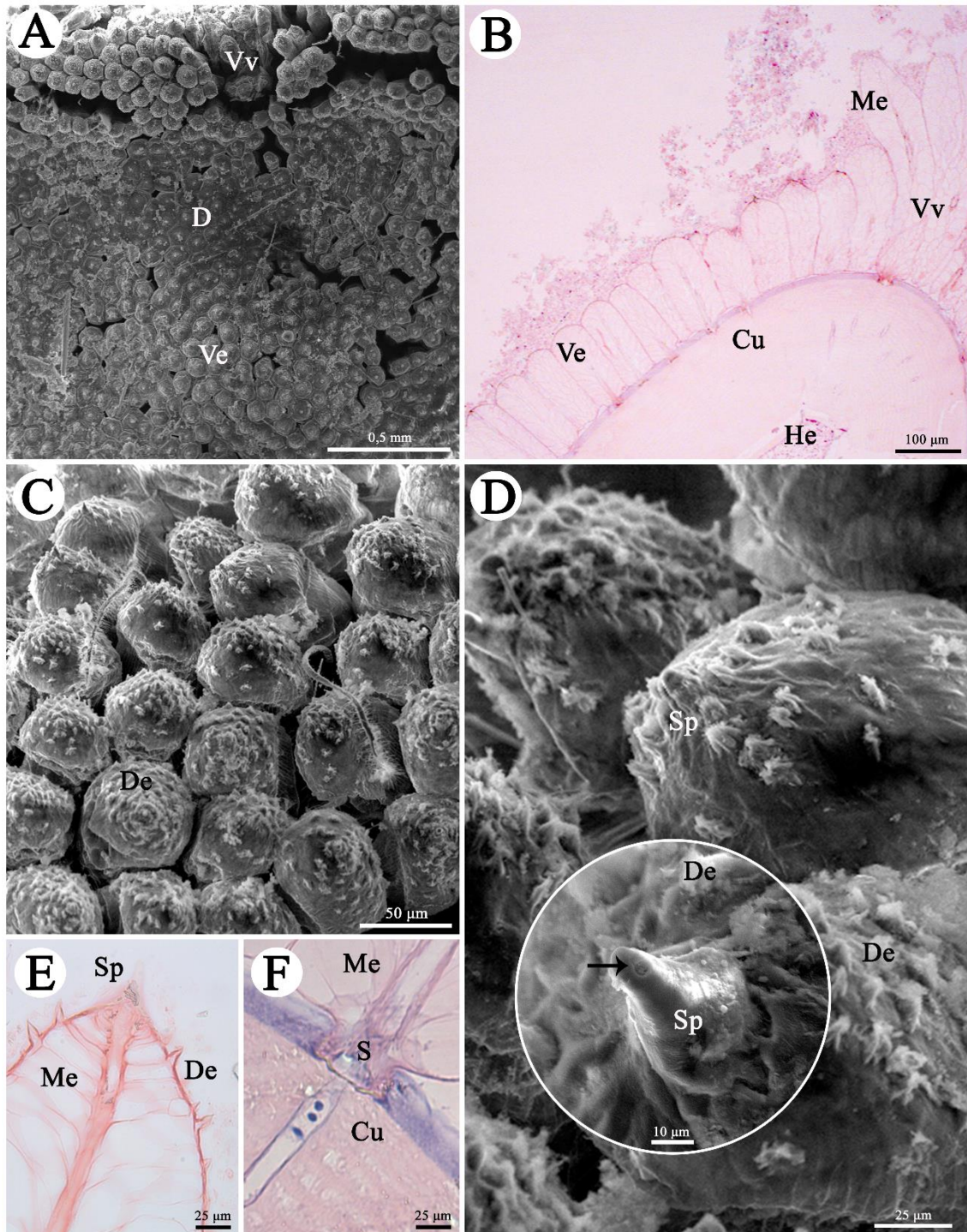


Figure 5. Velvet variation setae of the carapace of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (LSZ007). A, C, D, scanning electron microscopy. B, E, F, histology. A, general view. B, internal morphology of general view, H&E stain. C, apex view. D, apex with spine, pore in detail. E, apex internal morphology, Xylidine ponceau stain. F, insertion socket, H&E stain. →, sub terminal pore. Cu, cuticle. D, depressa setae. De, denticles. He, hemolymph. Me, cuticular apoderme. S, socket. Sp, spine. Ve, velvet setae. Vv, velvet variation setae.

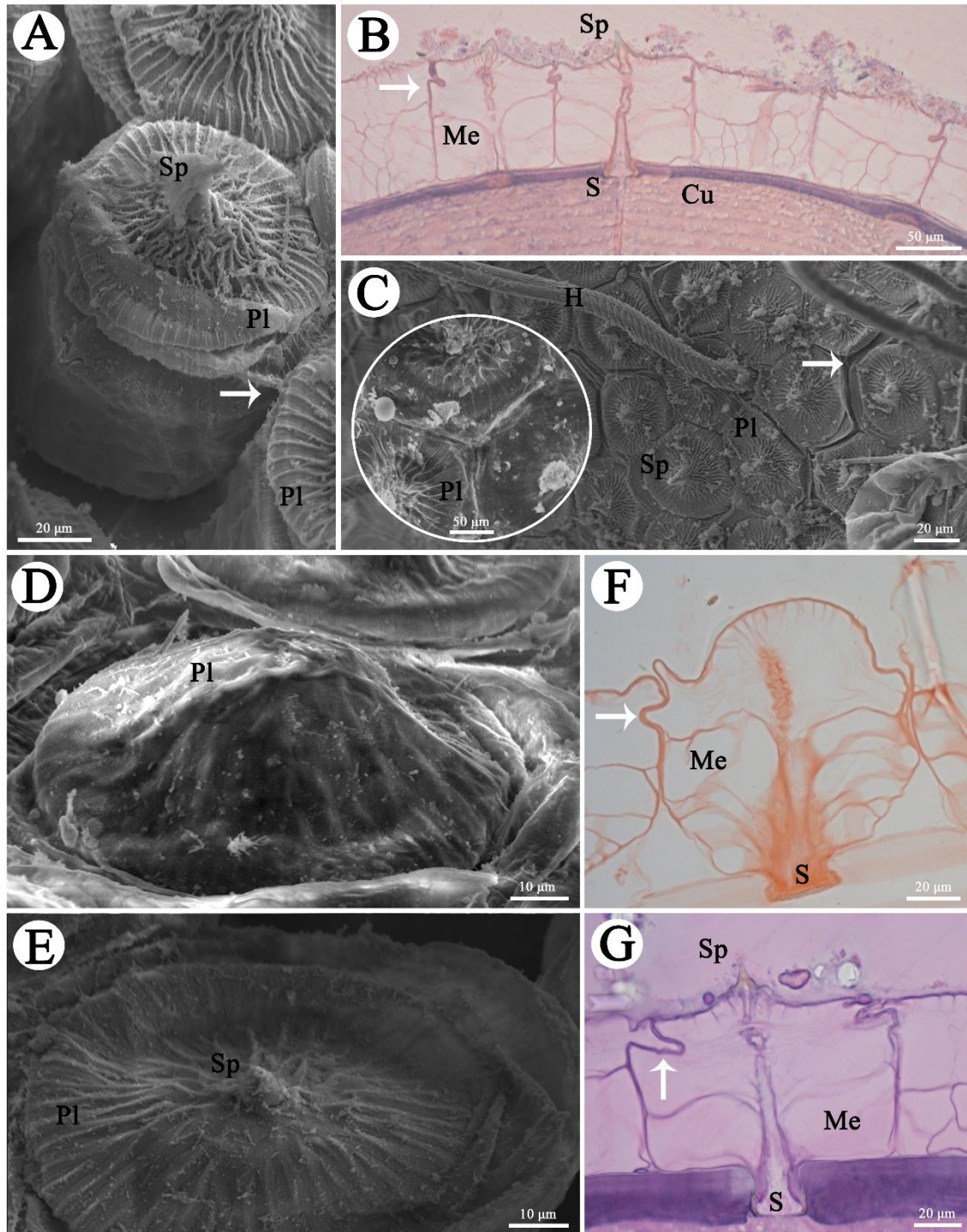


Figure 6. Depressa setae of the carapace of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (LSZ007). A, C, D, scanning electron microscopy. B, F, G, histology. A, general view. B, general view of internal morphology, H&E stain. C, general view of the apex. D, seta apex without spine. E, seta apex with spine. F, seta apex without spine internal morphology, Xylidine ponceau stain. G, seta apex with spine internal morphology, H&E stain. →, distolaterally projections imbricating the setae. Cu, cuticle. H, hooked seta. Me, cuticular apoderme. Pl, parallel slender lines. S, socket. Sp, spine.

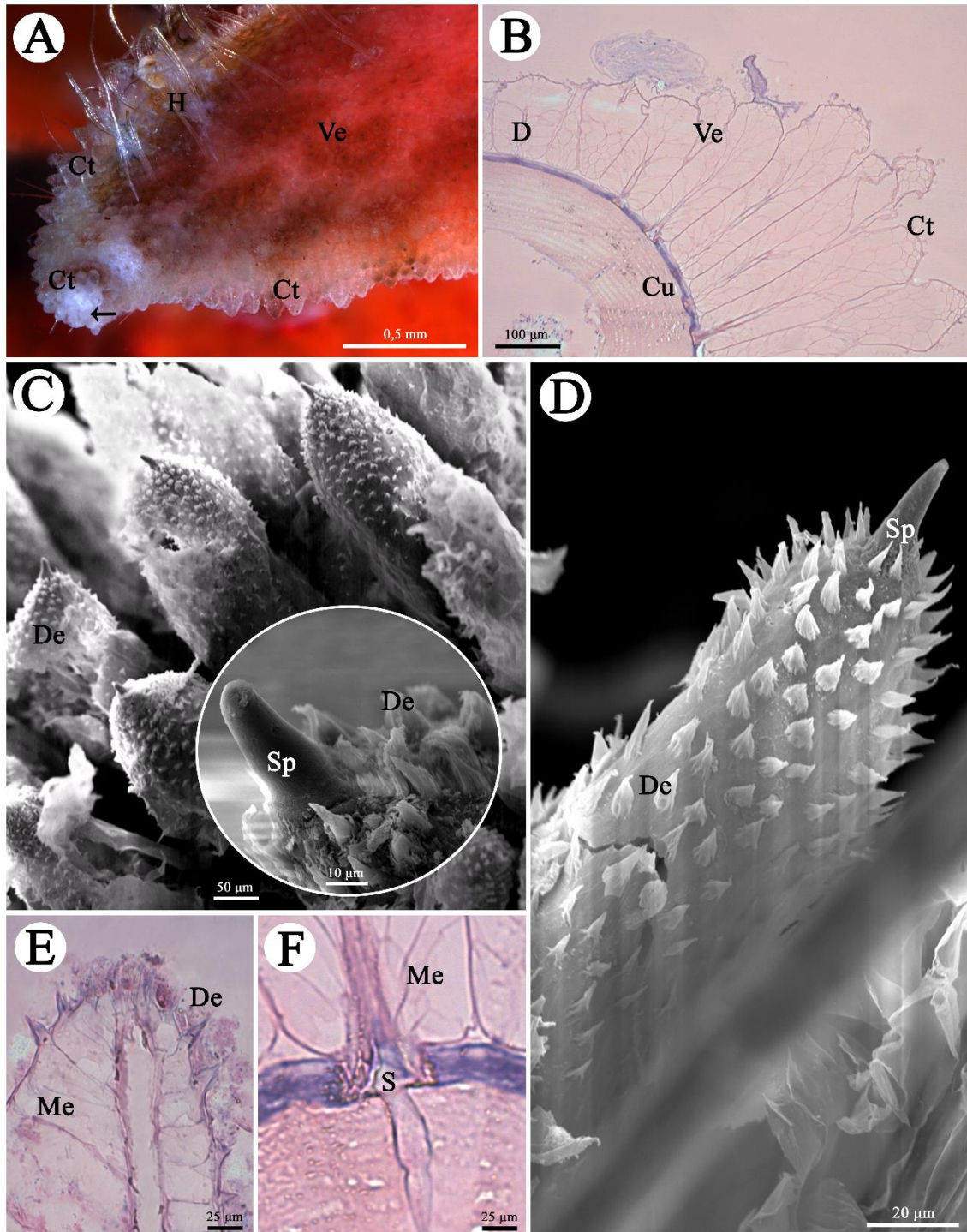


Figure 7. Cattail setae of the carapace of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (LSZ007). A, stereomicroscopy. B, E, F, histology. C, D, scanning electron microscopy. A, macroscopic view of lateral spine. B, general view of the internal morphology, H&E stain. C, apex view, spine in detail. D, general view. E, apex view of the internal morphology, H&E stain. F, insertion socket, H&E stain. →, cattail arranged in a circle. Ct, cattail setae. Cu, cuticle. D, depressa setae. De, denticles. H, hooked seate. Me, cuticular apoderme. Sp, spine. Ve, velvet setae.

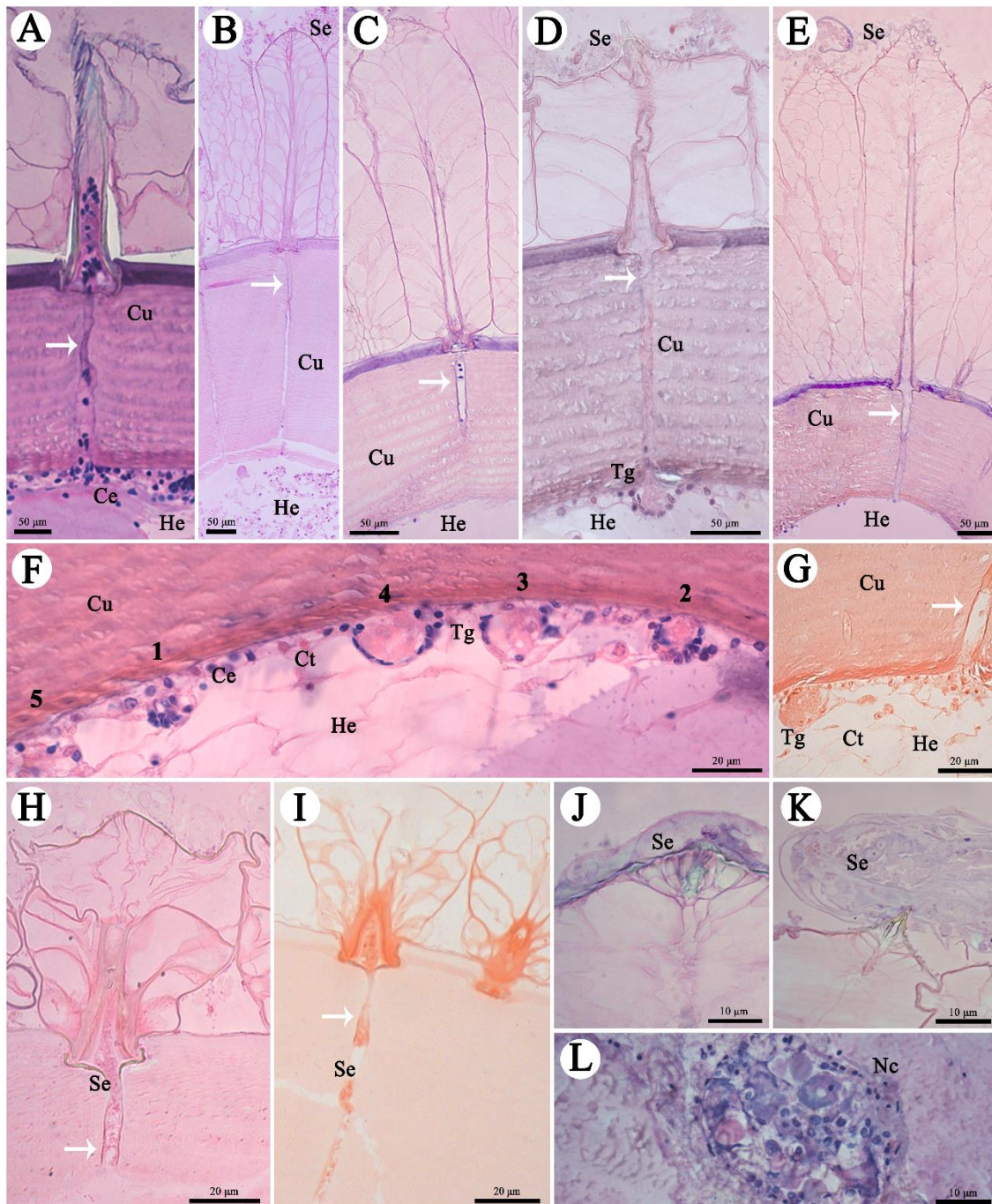


Figure 8. Internal morphology of the five setae types of the carapace of *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (LSZ007). A-F, H, J-L, positive reaction to hematoxylin and eosin (HE). G, I, positive reaction to total proteins (Xylidine ponceau). A, Hooked seta. B, velvet setae. C, velvet variation setae. D, depressa setae. E, cattail setae. F, maturation stages of the tegumental glands. G, tegumental gland. H, I, depressa setae with secretion in the channel. J, K depressa setae with secretion in the apex. L, neural ganglia at the base of hook setae. Ce, cell. Ct, conjunctive tissue. Cu, cuticle. He, haemolymph. Nc, neuronal cell. Se, secretion. Tg, tegumental gland. White arrow, channel.

4. Discussion

The setae are ubiquitous in crustaceans and are one of the most important distinguishing features of this group (Davie et al., 2015). These articulated cuticular extensions of the exoskeleton constitute the most diverse structures of the crustacean body, differing interspecifically and intraspecifically (Watling, 1989; Garm and Watling, 2013). The presence or absence of outgrowths (mainly setules and denticles) on the setal shaft, and its details and arrangement define the setal diversity in this group (Pohle and Telford, 1981; Garm and Watling, 2013).

Taken into account, the setae play a varied role in the life of brachyuran crabs, from the larval stages to adults (Pohle and Telford, 1981). Many studies approach the description of these structures, focusing mostly in feeding and grooming setae (e.g., Schembri, 1982; Woods, 1995; Coelho and Rodrigues, 2001; Garm, 2004; Belanger et al., 2008; Matsuoka et al., 2011; Ferreira and Tavares, 2018), with fewer studies describing the variety of setae related to the decoration mechanisms of majoid crabs (Wicksten, 1976; 1980; Fuseya et al., 2001; Szebeni and Hartnoll, 2005; Rorandelli et al., 2007; Berke and Woodin, 2009; Salazar and Brooks, 2012).

A huge variety of setal types can be found in spider crabs (Szebeni and Hartnoll, 2005; Salazar and Brooks, 2012), but most are still poorly studied, and the hooked setae are the only setae considered part of the body decorating by attaching exogenous materials in majoids (Wicksten, 1976; Hultgren and Stachowicz, 2009, 2011). Nonetheless, the hooked setae are a synapomorphic character of Majoidea (Hultgren and Stachowicz, 2011), indicating a strict relation with the evolution of the group and the decoration behaviour adopted by decorator crabs. The quantity of setae and the coverage of the exoskeleton are positively related to the decoration attachment in the animals, although some spider crabs do not decorate, even when they present this type of seta (Hultgren and

Stachowicz, 2009). In addition, the carapace being almost fully decorated may suggest that the decoration may have alternative functions, such as food storage as well as camouflage against non-visual (olfactory and tactile) predators (Hultgren and Stachowicz, 2009).

The hooked setae were observed in specimens of *Macrocoeloma trispinosum* mainly in the rostrum, hepatic, and protobranchial regions including lateral spines, indicating that these areas receive special attention during the decoration process (primary decoration or intensity). Especially in the rostrum, the hooked setae play an important role, as minimal decoration in the rostral area can be effective against predation (Hultgren and Stachowicz, 2009).

The other new types of setae (velvet type I, velvet type II, depressa, and cattail) found in the carapace of *M. trispinosum* are directly related to the decorative behaviour. The velvet types I and II, and depressa setae proved to be quite distinct in the microscopy analysis; however, it was not possible to distinguish them macroscopically, thus noting that the “velvet coverage” is composed of these three types of seta (velvet setae complex). These setae are numerous, covering the entire animal and featuring an adhesive tactile sensation that seems to aid in fixing materials on the crab exoskeleton, even in old, preserved museum specimens. Thus, it is difficult to believe that the velvet setae complex is not part of the attachment of exogenous materials to the crab carapace, as these setae are much more abundant than the hooked setae. In *Omalacantha bicornuta*, the hooked setae are used for attaching algae to the exoskeleton during decoration, but the other 10 setal types of the exoskeleton showed a high degree of morphological variation and would help in this behaviour as well. However, these setal types are often found clustered around the hooked setae (Salazar and Brooks, 2012). This is not the case of *M. trispinosum*, as the hooked setae do not occur in most areas of the carapace covered by the setae from the

velvet complex, and these areas are heavily decorated as well. We believe that the hooked setae are used in the mechanical fixation of exogenous materials to the carapace (see Wicksten, 1976; Berke and Woodin, 2009), and the velvet setae can be responsible for the chemical adhesion of these materials.

The cattail setae are characterized by an apex covered by strong denticles and a large apical spine. The projections found on the surfaces of the setae may be an adaptation to passively retain materials (Szebeni and Hartnoll, 2005). These setae, occurring exclusively on the most protuberant regions of the carapace (i.e., rostrum and lateral spines), may facilitate the passive adhesion of detritus, increasing the decoration behaviour. This distribution, exclusive on the protuberant regions of the carapace, seems to be similar to the groupings proposed by Jacques (1989) and observed in *Eurynome aspera* (Pennant, 1777) and *Inachus dorsettensis* (Pennant, 1777) by Szebeni and Hartnoll (2005).

Despite the velvet setae complex were not described before, Rathbun (1925) identified what she described as a short vesicular pubescence in other species of *Macrocoeloma*, calling it villus or velvet. Our observations indicate that this velvet-like coverage is present in all species of *Macrocoeloma*, *Stenocionops* Desmarest, 1823, *Leptopisa* Stimpson, 1871, *Minyorhyncha* Tavares & Santana, 2018 and in some species of *Libinia* Leach, 1815, and *Notolopas* Stimpson, 1871. Recent phylogenetic studies proposed that these genera are all closely related phylogenetically (see Colavite et al., 2019), suggesting that this velvet setae complex could be a synapomorphy of this clade.

The detailed observation of the setae's internal morphology revealed the cell-lined ducts passing through the setae connecting to the tegumental glands at its base, in the fibrous connective tissue, positioned adjacent to the epidermis or between the epidermis's inner and outer layers, which are close. These tegumental glands, organized as rosettes or

simple acini, are reported in several aquatic and terrestrial decapods (Johnson, 1980; Roer and Dillaman, 1984, Stevansson, 1985; Talbot and Demers, 1993; Smith and Chang, 2007; Tuchina et al., 2014). The glands synthesize and secrete proteic material transported by cell-lined ducts to the outside of the setae. The evidence/hypotheses of the tegumental glands function in Crustacea are based on location and the timing of the secretions, performing specific functions in different body regions. Tegumental glands can synthesize secretory granules containing mucopolysaccharides, glycoproteins, polyphenol oxidase (tyrosinase), chymotrypsin-like serine proteinases, catecholamines, and perhaps lipids (Talbot and Demers, 1993, Tuchina et al., 2014).

The regulation and maturation processes of the tegumental glands are yet to be studied, but we believe that the tegumental glands are responsible for the continuous production of an adhesive material, directly related to *M. trispinosum* decorative behaviour, and helpful in the fixation of exogenous materials and decoration maintenance. Many different maturation stages of the tegumental glands observed in the same slide, and the absence of a valve-like structure, indicates a continuous flow of secretion to the setae surface, a mechanism similarly proposed for terrestrial hermit crabs (Tuchina et al., 2014). In *Tiarinia cornigera* (Latreille, 1825), the chemical adhesion of external materials on the carapace was also observed; however, the authors attributed this mechanism to secretions from the diatoms' extracellular polymeric substances (EPS) that are attached to the surface of the setae (Sanka et al., 2016). This conception of some adhesive material secretion on the crustacean epicuticle was also observed in *Pagurus bernhardus* (a hermit crab), which produces a viscous substance that act as a "glue", assisting in the adhesion of the abdominal integument to the inner surface of the gastropod shells. This protein secretion is produced by groups of three cells in the connective tissue

and is released into large ducts to the exterior, similar to what we found in *M. trispinosum* (Babu and Anger, 1987).

The hooked setae presented a larger duct than the other setal types and an increased number of cells and secretions accumulated inside it; however, no tegumental glands were found at the base of the duct neither pores nor any secretions in the setae surfaces. It is important to highlight that we found numerous nervous ganglia with axonal projections near the tegumental ducts of the hooked setae. For this reason, we believe that these setae have an important sensory function, helping the crabs not only in the capture of environmental stimulus but also in the perception of the carapace areas without decoration.

The diversity of the setal types seems to have an important function in attaching a wide variety of materials to the carapace of decorator crabs (Hultgren and Stachowicz, 2011). This variety of materials, from hard coral exoskeleton and shell pieces to soft algae leaves or dense mud, used by the decorator crabs may differ greatly seasonally, latitudinally and bathymetrically in the same species. Thus, it is clear to us that the hooked setae are not the only structures involved in the decoration mechanism, although other functions may apply to these setal types as well.

5. Conclusions

Four new types of setae are described from the carapace of *Macrocoeloma trispinosum*, where all seem to contribute to the decoration behaviour. Considering the great diversity of setae found, new insights emerged about the function of the setae described here. In addition to the hooked setae, the cattail setae may be used for mechanical adhesion. The setal types of the velvet complex are clearly used to chemical adhesion, with tegumental glands in the bases of the setae and cell-lined tegumental ducts extending through the distal surface of setae. These structures are directly related to the continuous production and secretion of proteic adhesive substances on the setae apex. The mechanism of tegumental glands, cell-lined ducts, and pores found in the setae, connecting the gland secretions with the body exterior are responsible for transporting the cellular materials to the surface of the setae in a constant flow.

Acknowledgements

Thanks are due the Electron Microscopy Laboratory at UNESP FCAV, Jaboticabal, Sao Paulo and Dra. Claudia Fiorillo for technical support. We also thank to Marcia Fiorese Mataqueiro, Maira Cristina Rondina Couto and Wilson Orcini for all support in the histological analyses and Universidade Estadual Paulista (UNESP) Botucatu and Jaboticabal, and Centro de Ciências da Saúde, Unisagrado for the support and availability of the laboratories for the analysis.

Funding

This work was supported in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) to MM and WS [Finance Code 001] and to FJZ [Ciências do Mar II program - grant #1989/2014 – 23038.004309/2014-51]; by the

National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) to LL [fellowship #141394/2018-8], to WS [Research Scholarship PQ #315185/2020-1] and to FZ [Research Scholarship - PQ #303314/2017]; by the São Paulo Research Foundation (FAPESP) to WS [grant # BIOTA 2013/01201-0] and to FJZ [JP#2005/04707-5 and Biota Intercrusta #2018/13685-5] and by the Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico to WS [fellowship #6647309/2017].

References

- Alexander, C.G. 1989. Tegumental glands in the Paragnaths of *Palaemon Serratus* (crustacea: natantia). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 69, 53–63. (doi.org/10.1017/S0025315400049109)
- Babu, D.E. and Anger, K. 1987. The structure and modification of integumental tissues in *Pagurus bernhardus* (L.) (Decapoda: Anomura). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 112, 267–281.
- Belanger, R., Ren, X., McDowell, K., Chang, S., Moore, P. and Zielinski, B. 2008. Sensory setae on the major chelae of male crayfish, *Orconectes rusticus* (Decapoda: Astacidae) – impact of reproductive state on function and distribution. J. Crustac. Biol. 28(1), 27–36. (doi.org/10.1651/07-2828R.1)
- Berke, S.K., Miller, M. and Woodin, S.A. 2006. Modelling the energy–mortality trade-offs of invertebrate decorating behavior. Evol. Ecol. Res. 8, 1409–1425.
- Berke, S.K. and Woodin, S.A. 2009. Behavioral and morphological aspects of decorating in *Oregonia gracilis* (Brachyura: Majoidea). Invertebr. Biol. 128, 172–181.
- Boone, L. 1930. Scientific results of the cruises of the Yachts “Eagle” and “Ara”, 1921–1928, William K. Vanderbilt, commanding. Crustacea: Stomatopoda and Brachyura. Bulletin of the Vanderbilt Marine Museum. Huntington, NY.

- Coelho, V.R. and Rodrigues, S.A. 2001. Setal diversity, trophic modes and functional morphology of feeding appendages of two callianassid shrimps, *Callichirus major* and *Sergio mirim* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). J. Nat. Hist. 35(10), 1447–1483. (doi.org/10.1080/002229301317067638)
- Colavite, J., Windsor, A.M. and Santana, W. 2019. Three new species and a new genus of majoid crabs from the eastern Pacific (Decapoda, Brachyura). ZooKeys. 825, 1–24. (doi.org/10.3897/zookeys.825.32271)
- Davie, P.J.F., Guinot, D. and NG, P.K.L. 2015. Anatomy and functional morphology of Brachyura. In: Castro, P., Davie, P.J.F., Guinot, D., Schram, F.R. and von Vaupel Klein, J.C. (Eds), Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea 9C (71-2) Decapoda: Brachyura (part 1). Brill, Leiden, pp. 11–163.
- Ferreira, L.A.Z. and Tavares, M. 2018. Chaetotaxy and setal diversity of grooming legs in species of porcelain crabs (Crustacea: Anomura: Porcellanidae). Pap. Avulsos Zool. 58, e20185808. (doi.org/10.11606/1807-0205/2018.58.08)
- Fürböck, S. and Patzner, R.A. 2005. Decoration preferences of *Maja Crispata* Risso 1827 (Brachyura, Majidae). Nat. Croat. 14(3), 175–184.
- Fuseya, R., Yokokura, K. and Watanabe, S. 2001. Morphology and distribution of setae used for decorating on the dorsal carapace of the spider crab, *Pugettia quadridens quadridens* (De Haan) (Brachyura: Majidae). Crustac. Res. 30, 154–159. (doi.org/10.18353/crustacea.30.0_154)
- Garm, A. and Watling, L. 2013. The crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation. In Watling, L. and Thiel, M. (Eds), Functional Morphology and Diversity. Oxford University Press, Oxford, pp. 167–198.

- Garm, A. 2004. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zool. J. Linnean Soc.* 142, 233–252.
- Guinot, D. and Wicksten, M.K. 2015. Camouflage: carrying behaviour, decoration behaviour, and other modalities of concealment in Brachyuran. In Castro, P., Davie, P.J.F., Guinot, D., Schram, F.R. and von Vaupel Klein, J.C. (Eds), *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea 9C (71-11) Decapoda: Brachyura (part 1)*. Brill, Leiden, pp. 583–638.
- Gunthorpe, M.E., Sikes, C.S. and Wheeler, A.P. 1990. Promotion and inhibition of calcium carbonate crystallization in vitro by matrix protein from blue crab exoskeleton. *Biol. Bull.* 179, 191–200.
- Hall, J.R., Cuthill, I.C., Baddeley, R., Shohet, A.J. and Scott-Samuel, N.E. 2013. Camouflage, detection and identification of moving targets. *Proc. Biol. Sci.* 280(1758), 20130064. (doi.org/10.1098/rspb.2013.0064)
- Hartnoll, R.G. 1993. The epibiota of the spider crabs. *Bios (Macedonia, Greece)*. 1, 163–176.
- Hein, S.R. and Jacobs, M.W. 2016. Decorating behavior begins immediately after metamorphosis in the decorator crab *Oregonia gracilis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 555, 141–150.
- Hultgren, K.M. and Stachowicz, J.J. 2009. Evolution of decoration in majoid crabs: A comparative phylogenetic analysis of the role of body size and alternative defensive strategies. *Am. Nat.* 173, 566–578.
- Hultgren, K.M. and Stachowicz, J.J. 2011. Camouflage in decorator crabs: integrating ecological, behavioral and evolutionary approaches. In: Stevens, M. and

- Merilaita, S. (Eds), Animal Camouflage. Cambridge University Press, University College London, pp. 212–236.
- Jacques, F. 1989. The setal system of crustaceans: types of setae, groupings, and functional morphology. In: Felgenhauer, B.E., Watling, L. and Thistle, A.B. (Eds), Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea. CRC Press / Balkema, Rotterdam, pp. 1–13.
- Jiang, T., Szewo, J. and Wang, B. 2019. A unique camouflaged mimarachnid planthopper from mid-Cretaceous Burmese amber. Sci. Rep. 9, 13112. (doi.org/10.1038/s41598-019-49414-4)
- Johnson, P. T. 1980. Histology of the blue crab (*Callinectes Sapidus*): A model for the Decapoda. Praeger Scientific, New York.
- Junqueira, L.C.U. and Junqueira, L.M.M.S. 1983. Técnicas básicas de citologia e histologia. Santos Editora, São Paulo.
- Lopez Greco, L.S., Lopez, G.C. and Rodriguez, E.M. 1999. Morphology of spermatheca in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (Grapsidae, Sesarminae). J. Zool. 249, 490–493.
- Matsuoka, T., Suzuki, H. and Archdale, M.V. 2011. Setae for gill-cleaning of six species of Japanese sentinel crabs (*Macrophthalmus*). J. Crustac. Biol. 31(4), 598–605. (doi.org/10.1651/11-3480.1)
- Mello, M.S.L. and Vidal, B.C. 1980. Práticas de biologia celular. Edgar Blucher-Funcamp, São Paulo.
- Nokelainen, O., Maynes, R., Mynott, S., Price, N. and Stevens, M. 2019. Improved camouflage through ontogenetic colour change confers reduced detection risk in shore crabs. Funct. Ecol. 00, 1–16. (doi.org/10.1111/1365-2435.13280)

- Tuchina, O., Groh, K.C., Talarico, G., Müller, C.H.G., Wielsch, N., Hupfer, Y., Svatoš, A., Grosse-Wilde, E. and Hansson, B.S. 2014. Morphology and histochemistry of the aesthetasc- associated epidermal glands in terrestrial hermit crabs of the genus *Coenobita* (Decapoda: Paguroidea). Plos one. 9(5), e96430. (doi.org/10.1371/journal.pone.0096430)
- Pohle, G. and Telford, M. 1981. Morphology and classification of Decapod Crustacean larval setae: a scanning electron microscope study of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura: Pinnotheridae). B. Mar. Sci. 31(3), 736–752.
- Rathbun, M.J. 1925. The spider crabs of America. United States Government Publishing Office - Smithsonian Institution, Washington.
- Roer, R. and Dillaman, R. 1984. The structure and calcification of the crustacean cuticle. Amer. Zool. 24, 893–909.
- Rorandelli, R., Gomei, M., Vannini, M. and Cannicci, S. 2007. Feeding and masking selection in *Inachus phalangium* (Decapoda, Majidae): dressing up has never been so complicated. Mar. Ecol. Prog. Ser. 336, 225–233. (doi.org/10.3354/meps336225)
- Ruxton, G.D. and Stevens, M. 2015. The evolutionary ecology of decorating behaviour. Biol. Lett. 11, 20150325. (doi.org/10.1098/rsbl.2015.0325)
- Salazar, M.A. and Brooks, W.R. 2012. Morphology, distribution and comparative functional morphology of setae on the carapace of the Florida speck claw decorator crab *Microphrys bicornutus* (Decapoda, Brachyura). J. Marine Sci. Res. Dev. 2(3), 109. (doi:10.4172/2155-9910.1000109)
- Sanka, I., Suyono, E.A., Rivero-Müller, A. and Alam, P. 2016. Carapace surface architectures facilitate camouflage of the decorator crab *Tiarinia cornigera*. Acta Biomater. 41, 52–59. (doi.org/10.1016/j.actbio.2016.05.021)

- Schembri, P.J. 1982. Functional morphology of the mouthparts and associated structures of *Pagurus rubricatus* (Crustacea: Decapoda: Anomura) with special reference to feeding and grooming. *Zoomorphology*. 101, 17–38. (doi.org/10.1007/BF00312028)
- Smith, S.G. and Chang, E.S. 2007. Molting and Growth. In: Kennedy, V.S. and Cronin, L.E. (Eds), *The Blue Crab: Callinectes sapidus*. Maryland Sea Grant, College Park, pp. 197–254.
- Stevenson, J.R. 1985. Dynamics of the integument. In: Bliss, D.E. and Mantel, L.H. (Eds), *The Biology of Crustacea*, Vol. 9. Academic Press, New York.
- Szebeni, T. and Hartnoll, R.G. 2005. Structure and distribution of carapace setae in British spider crabs. *J. Nat. Hist.* 39(44), 3795–3809. (doi.org/10.1080/00222930500404744)
- Talbot, P. and Demers, D. 1993. Tegumental glands of crustacea. In Horst, M.N. and Freeman, J.A. (Eds), *The Crustacean integument: morphology and biochemistry*. CRC Press, Boca Raton, pp. 151–191.
- Vélez, M.M. 1977. Distribucion y ecologia de los Majidae (Crustacea: Brachyura) en la region de Santa Marta, Colombia. *An. Inst. Invest. Mar. Punta de Betin*. 9, 109–140.
- Watling, L. 1989. A classification system for crustacean setae based on the homology concept. In Felgenhauer, B.E., Watling, L. and Thistle, A.B. (Eds), *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea*. CRC Press / Balkema, Rotterdam, pp. 15–26
- Wicksten, M.K. 1976. Studies on hooked setae of *Hyaslyratus* (Brachyura: Majidae). *Syesis*. 9, 367–368.

-
- Wicksten, M.K. 1978. Attachment of decorating materials in *Loxorhynchus crispatus* (Brachyura: Majidae). Trans. Amer. Micros. Soc. 97(2), 217–220.
- Wicksten, M.K. 1980. Decorator crabs. Sci. Am. 242(2), 146–157.
- Wicksten, M.K. 1993. A review and a model of decorating behavior in spider crabs (Decapoda, Brachyura, Majidae). Crustaceana. 64(3), 314–325.
- Woods, C.M.C. 1995. Functional morphology of the foregut of the spider crab *Notomithrax ursus* (Brachyura: Majidae). J. Crustac. Biol. 15(2), 220–227. (doi.org/10.1163/193724095X00235)
- Zara, F.J., Toyama, M., Caetano, F. and López-Greco, L. 2012. Spermatogenesis, spermatophore, and seminal fluid production in the adult blue crab *Callinectes danae* (Portunidae). J Crustac. Biol. 32(2), 249–262.

CAPÍTULO 2

Morfologia das cerdas da carapaça de caranguejos
Pisinae Dana, 1851 (Decapoda: Brachyura:
Majoidea)

Resumo

Dentre as diversas adaptações difundidas nos mais variados táxons, os caranguejos da superfamília Majoidea Samouelle, 1819 desenvolveram uma condição apomórfica que possibilita sua camuflagem por mascaramento: cerdas curvadas distalmente, em forma de ganchos, que fixam mecanicamente os materiais decorativos. A subfamília Pisinae Dana, 1851 possui diversas espécies que se decoram extensivamente; contudo, além das cerdas em gancho existentes, algumas espécies possuem uma cobertura com aspecto aveludado que se estende por toda a carapaça. Estas estruturas pubescentes nunca foram estudadas detalhadamente, sendo seus aspectos morfológicos completamente desconhecidos. Desta forma, o presente trabalho analisa as cerdas presentes na carapaça de quatro espécies de Pisinae: *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832, *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886, *Pelia rotunda* A. Milne Edwards, 1875 e *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). Por meio de microscopia eletrônica de varredura, no total, foram encontrados 17 tipos de cerdas, dos quais 12 são aqui descritos pela primeira vez. As cerdas que compõem a cobertura pubescente destas espécies são, em geral, robustas, achatadas, justapostas, com numerosos dentículos e sempre com um espinho terminal. Nossas evidências indicam que essa cobertura pode auxiliar na adesão do material, além de indicar correlações acerca das semelhanças e diferenças observadas entre as espécies próximas filogeneticamente.

1. Introdução

A presença de um exoesqueleto rígido que oferece suporte mecânico é uma importante característica adaptativa dos artrópodes. Consequentemente, todas as interações entre o ambiente externo e os tecidos vivos devem ocorrer por meio de estruturas cuticulares especializadas (Watling, 1989; Garm, 2004). Essas estruturas possuem amplas variações de formas e tamanhos, e geralmente consistem em projeções alongadas com articulação distinta na base, permitindo flexibilidade (Garm, 2004). Comumente nomeadas como cerdas, nos crustáceos, estas estruturas estão presentes em várias regiões do corpo e possuem inúmeras adaptações para auxiliar na percepção sensorial, respiração, alimentação, limpeza, movimentação e decoração (ver Thomas, 1969; Wicksten, 1980; Pohle & Telford, 1981; Bauer, 1989; Watling, 1989; Garm, 2004, Hultgren & Stachowicz, 2011; Garm & Watling, 2013; Wortham & LaVelle, 2016).

A imensa variação morfológica e estrutural das cerdas dos crustáceos nos fornece valiosas informações acerca das funções dos apêndices e até mesmo sobre as relações filogenéticas do grupo (Pohle & Telford, 1981; Garm, 2004). No entanto, as impressionantes modificações encontradas nestas estruturas dificultam sua categorização e padronização (Bauer, 1989; Garm, 2004). Watling (1989) propôs a nomenclatura mais aceita e difundida, onde sugere que a principal homologia das cerdas é a presença de articulação basal com poro de conexão com a cutícula. Desde então, diversos estudos foram realizados e o conhecimento sobre os morfotipos setais foi ampliado, expandindo os grupos de interesse, bem como as estruturas analisadas (ver Fuseya et al., 2001; Thanh, et al., 2003; Garm, 2004, Szebeni & Hartnoll, 2005; Berke & Woodin, 2009; Salazar & Brooks, 2012; Garm & Watling, 2013; Wortham & LaVelle, 2016; Brooker et al, 2018).

Neste aspecto, os caranguejos Majoidea compõem um grupo bastante diversificado, que desenvolveu cerdas específicas para possibilitar o comportamento

decorativo das espécies (Hultgren & Stachowicz, 2011). Essa sinapomorfia consiste em cerdas curvadas, semelhantes a ganchos, que mecanicamente prendem o material decorativo sobre a carapaça dos espécimes (Wicksten, 1980; Hultgren & Stachowicz, 2009, 2011). Embora decorar-se consuma tempo e energia, além de aumentar consideravelmente o peso do indivíduo, existem inúmeros benefícios para os caranguejos manterem estas adaptações ao longo das várias linhagens evolutivas (Woods & McLay, 1994). Dentre eles, obviamente o mais relevante é possibilitar ocultamento visual contra possíveis predadores (Wicksten 1980; Pack 1982; Hultgren & Stachowicz, 2011; McLay, 2020). Ademais, vários estudos comprovam outros benefícios adquiridos com a decoração, como evitar a predação por anexar materiais tóxicos ou impalatáveis, traçar emboscadas para atrair pequenas presas, e até mesmo utilizar os materiais decorativos como estoque alimentar (Wicksten, 1980; Hultgren & Stachowicz, 2011).

A maior parte das estratégias de camuflagem são eficazes apenas quando os animais estão relativamente estacionários e restritos aos determinados ambientes nos quais estão visualmente adaptados (Ioannou & Krause, 2009; Hall et al., 2013). Já a decoração com auxílio das cerdas em gancho permite que os majídeos alterem os materiais decorativos de acordo com as suas necessidades. *Notomithrax ursus* (Herbst, 1788), por exemplo, apresenta diferentes materiais anexados de acordo com o ambiente onde é coletado, em algumas ocasiões com esponjas aderidas, em outras com algas marrons colonizando sua carapaça (Aurivillius, 1889; McLay, 2020).

Apesar de diversos estudos acerca da decoração e toda relação morfológica envolvida no processo, as informações ainda são limitadas e discrepantes. Existe a hipótese de que a fixação dos materiais à carapaça seria realizada por uma suposta secreção adesiva que era adicionada enquanto os caranguejos manipulavam o material decorativo em suas peças bucais (Aurivillius, 1889). Porém, posteriormente foi

comprovado que ao esfregar os elementos decorativos nos apêndices bucais, os caranguejos têm como objetivo refinar as arestas, e não segregar cola como anteriormente suspeitado (Wicksten, 1980; Hultgren & Stachowicz, 2011). Assim, tudo que se sabe até o momento, aponta exclusivamente para uma adesão mecânica como protagonista do comportamento decorativo nos majídeos. Não obstante, a existência de outros tipos de cerdas na carapaça destes caranguejos sugere que o sistema de fixação de outros materiais à carapaça possa ser muito mais complexo. Vale ressaltar que, até o presente momento, nenhum trabalho comprovou a função destes outros tipos de cerdas. O mais especulado é que as mesmas desempenhem função auxiliar na decoração, ajudando na percepção sensorial sobre as áreas cobertas ou desprovidas de decoração (Wicksten, 1980; Berke & Woodin, 2009; Salazar & Brooks, 2012).

Dentre os caranguejos da superfamília Majoidea, a subfamília Psinae Dana, 1851 abriga muitas espécies que possuem a carapaça recoberta por uma delicada pubescência, que a olho nu se assemelha ao veludo. O fato mais intrigante é que coincidentemente, as espécies que possuem tal cobertura aveludada costumam se decorar extensivamente, inclusive nas áreas desprovidas de cerdas em gancho.

De modo geral, o conhecimento detalhado das cerdas é um passo primário extremamente necessário para o entendimento de muitos aspectos relacionados com a ecologia e a fisiologia dos grupos (Pohle & Telford, 1981). No entanto, a maior parte dos estudos que analisam as cerdas geralmente incluem grupos específicos ou descrevem estruturas envolvidas na alimentação e limpeza - “grooming” (Watling, 1989; Garm & Watling, 2013). Desta forma, a descrição morfológica detalhada de outros tipos de cerdas pode fornecer valiosas informações acerca de mecanismos adicionais que possam contribuir para o hábito decorativo em Pisinae em particular e Majoidea em geral.

Por conseguinte, a integração de dados comportamentais, morfológicos e fisiológicos dessas espécies forneceria uma melhor compreensão do mecanismo decorativo nestes animais, assim como, auxiliaria no entendimento dos fatores que influenciam a evolução da camuflagem em Majoidea e em outros grupos animais (Hultgren & Stachowicz, 2011). Poucas espécies foram estudadas em detalhe com microscopia eletrônica de varredura para determinar seus tipos de cerdas ou sua função na fixação de diferentes materiais (Guinot & Wicksten, 2015). Desta forma, tanto para compreender a morfologia dessas cerdas em veludo, como, para ampliar nosso conhecimento a respeito da diversidade de cerdas presentes nos caranguejos decoradores, neste estudo, analisamos detalhadamente por meio de microscopia eletrônica de varredura (MEV), as cerdas da carapaça de quatro espécies de Pisinae: *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832, *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886, *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875 e *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791), incluindo análises histológicas de *N. brasiliensis*.

2. Objetivos

- Descrever detalhadamente os tipos de cerdas encontradas no exoesqueleto de quatro espécies de Pisinae Dana, 1851: *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832, *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886, *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875 e *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791).
- Determinar por meio de microscopia eletrônica de varredura (MEV) a estrutura tridimensional das cerdas do exoesqueleto das diferentes espécies analisadas.
- Analisar histologicamente a morfologia interna das cerdas da carapaça de *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886.

3. Material e Métodos

3.1 *Espécimes estudados*

Foram analisadas as espécies *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832, *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886, *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875 e *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). Todos os indivíduos foram adquiridos da coleção zoológica do Laboratório de Sistemática Zoológica (LSZ). Material complementar também foi obtido a partir de doações provenientes da coleção do Grupo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultura de Crustáceos (NEBECC). Com o auxílio de paquímetro de precisão 0,01mm, os espécimes foram mensurados quanto à largura da carapaça, fotografados e dissecados em estereomicroscópio para retirada de fragmentos de diferentes regiões da carapaça.

3.2 *Microscopia eletrônica de varredura (MEV)*

Os fragmentos da carapaça destinados à microscopia eletrônica de varredura foram submetidos ao seguinte protocolo (Robinson et al., 1985): fixação em formalina tamponada a 4%, durante 48 horas, desidratação em sequência crescente de soluções de álcool 30-100% e secagem completa em ponto crítico CPD 020 da Balzers Union, com CO₂ líquido. Posteriormente, as amostras foram aderidas aos stubs com fita dupla face e em seguida metalizadas em aparelho MED 010 da Balzers Union, com camada de 10 nm de ouro. Os materiais foram analisados e fotografados no microscópio eletrônico de varredura do Laboratório de Microscopia Eletrônica, UNESP – FCAV – Jaboticabal.

3.3 Análise histológica

Os fragmentos da carapaça foram descalcificados de acordo com Gunthorpe et al. (1990) utilizando 10% de tetra-acetato de etilenodiamina-acético (EDTA) a pH 8,0 por no mínimo 48 h, variando de acordo com o tamanho da amostra. Após a fixação, os materiais foram desidratados em soluções de álcool (70-95%), embebidos e incluídos em resina metacrilato (Historesin® - Leica), seguindo rotina histológica. Cortes seriados de 4 a 6µm foram obtidos em micrótomo rotativo. Para a descrição histológica tradicional foram utilizados os corantes Hematoxilina e Eosina segundo Junqueira & Junqueira (1983). As lâminas foram examinadas e fotografadas em microscópio ótico.

4. Resultados

Em nossas análises em microscópio eletrônico de varredura (MEV) foi encontrado um total de 17 tipos de cerdas nas carapaças de *Libinia spinosa*, *Notolopas brasiliensis*, *Pelia rotunda* e *Stenocionops furcatus*, dos quais, alguns representam uma variação do mesmo tipo de cerda, porém em espécies diferentes. Assim, de maneira organizacional, os tipos setais foram aqui descritos para cada espécie e nomeados de acordo com as iniciais do nome da espécie + numeral que corresponde ao tipo encontrado.

***Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832 - Figura 1**

Em *Libinia spinosa* cinco tipos de cerdas foram identificados.

Ls-1: Cerda que aparentemente é uma variação da cerda em gancho, no entanto, é mais delgada, sem a curvatura pronunciada do terço distal. Está majoritariamente distribuída nas regiões gástricas e branquiais da carapaça, em pouquíssima quantidade, geralmente agrupadas (Fig. 2A, B). Tem haste longa e delgada, com uma leve curvatura no segundo terço distal e na região apical (Fig. 2C). Ápice com denticulos voltados à região proximal; dispostos em fileiras ao redor da haste, sem poro terminal (Fig. 2C detalhe).

Ls-2: Cerda que compõe a “cobertura pubescente” desta espécie. Está distribuída por toda carapaça (Fig. 2B, 3A). É robusta, volumosa, oval, mais larga do que alta (Fig. 3B), com ligeiro estrangulamento da base (Fig. 3C). Mostra um discreto afunilamento do meio para a margem distal (Fig. 3B), terminando em um espinho rombudo central, sem poro (Fig. 3D detalhe). Possui fileiras paralelas de denticulos que circundam toda a metade distal, tornando-se mais densas à medida que se aproximam do espinho (Fig. 3D). A morfologia

interna possui apoderme cuticular delgada e delicada, com pequenas seções (Fig. 3C) proporcionando sustentação estrutural.

Ls-3: Cerda que compõe a “cobertura pubescente” desta espécie e parece ser uma variação da Ls-2 (Fig. 4A, B). Está distribuída nas regiões de alto relevo da carapaça, principalmente na base dos espinhos da região gástrica, cardíaca e branquial (Fig. 4A). É robusta, volumosa, arredondada, mais larga do que alta, com ápice ligeiramente afilado, terminando em espinho curto e rombudo (Fig. 4B). Possui pequenos e numerosos dentículos que circundam toda extremidade da cerda, mais densos conforme se aproximam do espinho apical (Fig. B).

Ls-4: Cerda que compõe a “cobertura pubescente” desta espécie (Fig. 4C). São justapostas, distribuídas no terço proximal dos espinhos da carapaça. É menos volumosa e mais alongada que a LS-3 (Fig. 4A, D), robusta na base e afilada na extremidade distal (Fig. 4D), com espinho apical agudo, aparentemente sem poro (Fig. 4C, D). É recoberto por finos dentículos, que se estendem sobre o espinho (Fig. 4D detalhe). Os dentículos são mais afilados e longos, e mais espaçados do que os da LS-3 (Fig. 4B, D)

Ls-5: Cerda distribuída aleatoriamente na região apical dos espinhos da carapaça, entre os tubérculos (Fig. 5A, B). É volumosa, oval, menor que a LS-2 (Fig. 5A), com espinho apical curto e rombudo, aparentemente sem poro (Fig. 5C). É totalmente coberta por dentículos dispostos em fileiras (Fig. 5B, C); os dentículos da base são longos e subtriangulares (Fig. 5C detalhe), conforme se aproximam do espinho apical mostram morfologia disforme, gradativamente diminuem em tamanho e aumentam em densidade (Fig. 5C).



Figura 1. *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832 mostrando a prevalência de alguns detritos decorativos encontrados nos espécimes analisados. A, (imagem de Bruno Ogata, site crabdatabase) visão dorsal do exoesqueleto parcialmente decorado, com detalhes dos materiais aderidos. B, visão dorsal do exoesqueleto desprovido de decoração, onde é possível observar a textura aveludada da carapaça.

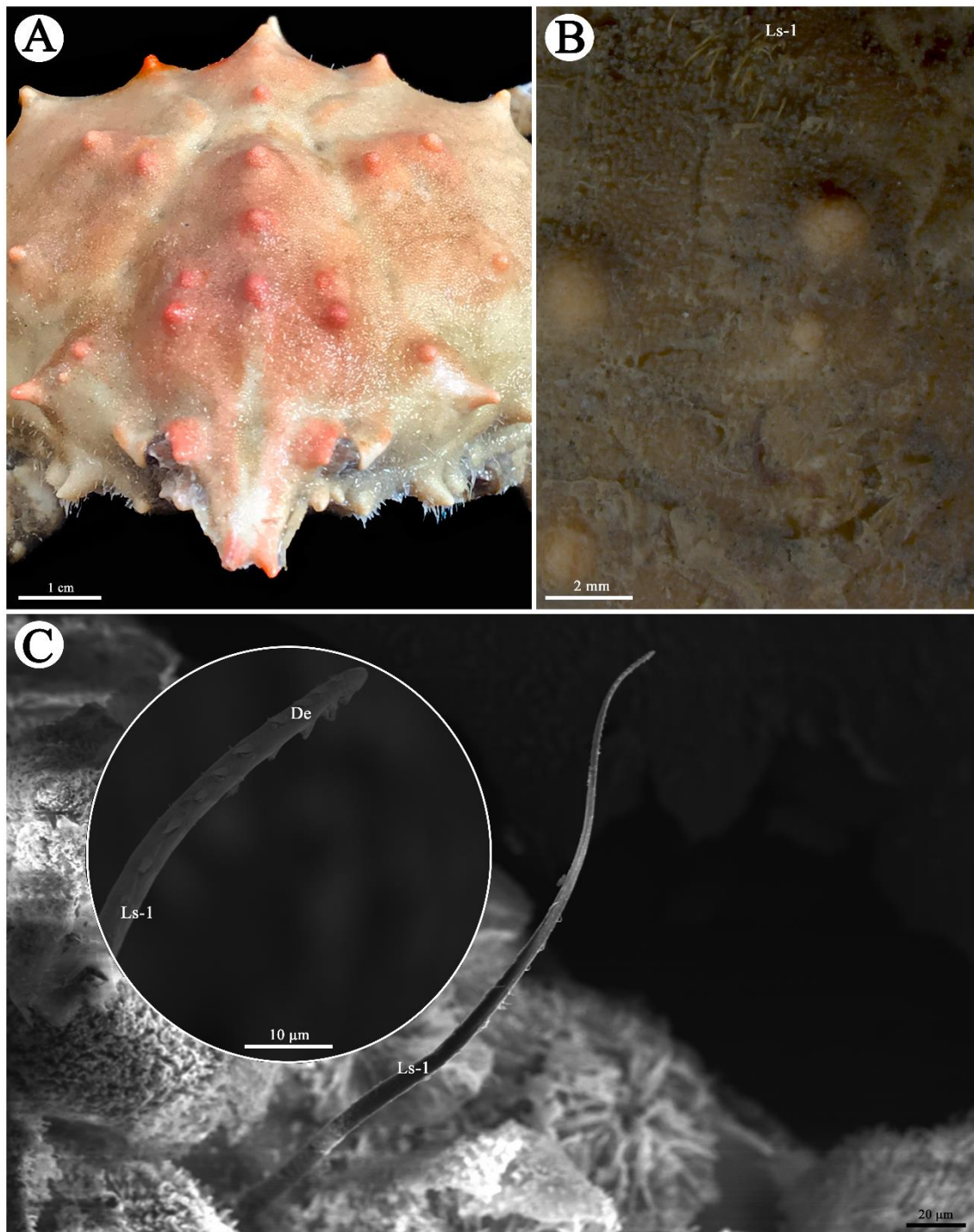


Figura 2. Cerda Ls-1 (gancho) presente na carapaça de *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832. A, imagem macroscópica. B, estereomicroscópio. C, microscopia eletrônica de varredura. A, carapaça com pouca quantidade de cerdas Ls-1. B, visão macroscópica. C, visão geral, com detalhe do ápice. De, denticulo.

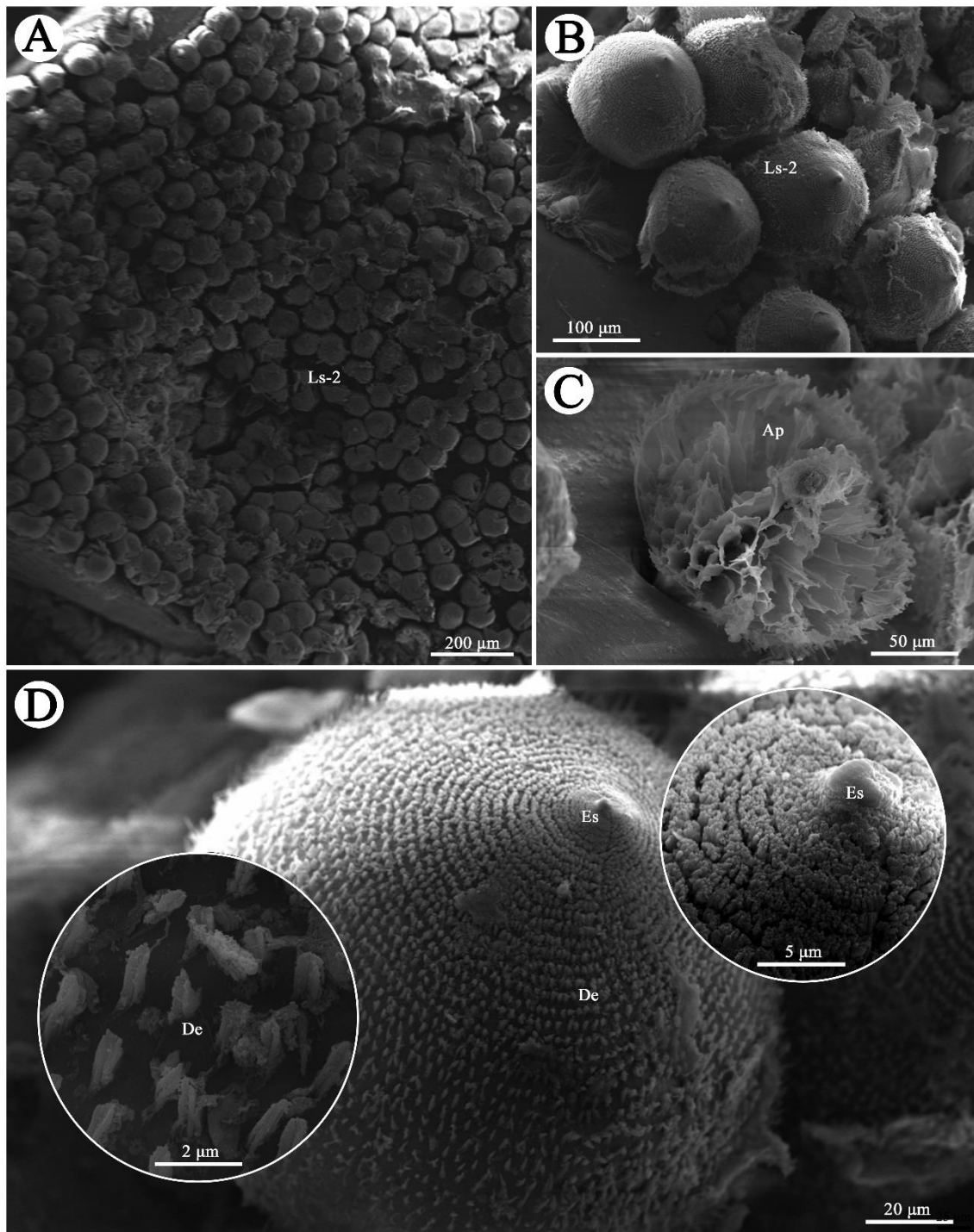


Figura 3. Cerdas Ls-2 presentes na carapaça de *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832. A-D, microscopia eletrônica de varredura. A, fragmento da carapaça com numerosas cerdas. B, visão geral. C, morfologia interna. D, ápice com detalhe dos dentículos e do espinho apical. Ap, apoderme. De, dentículo. Es, espinho.

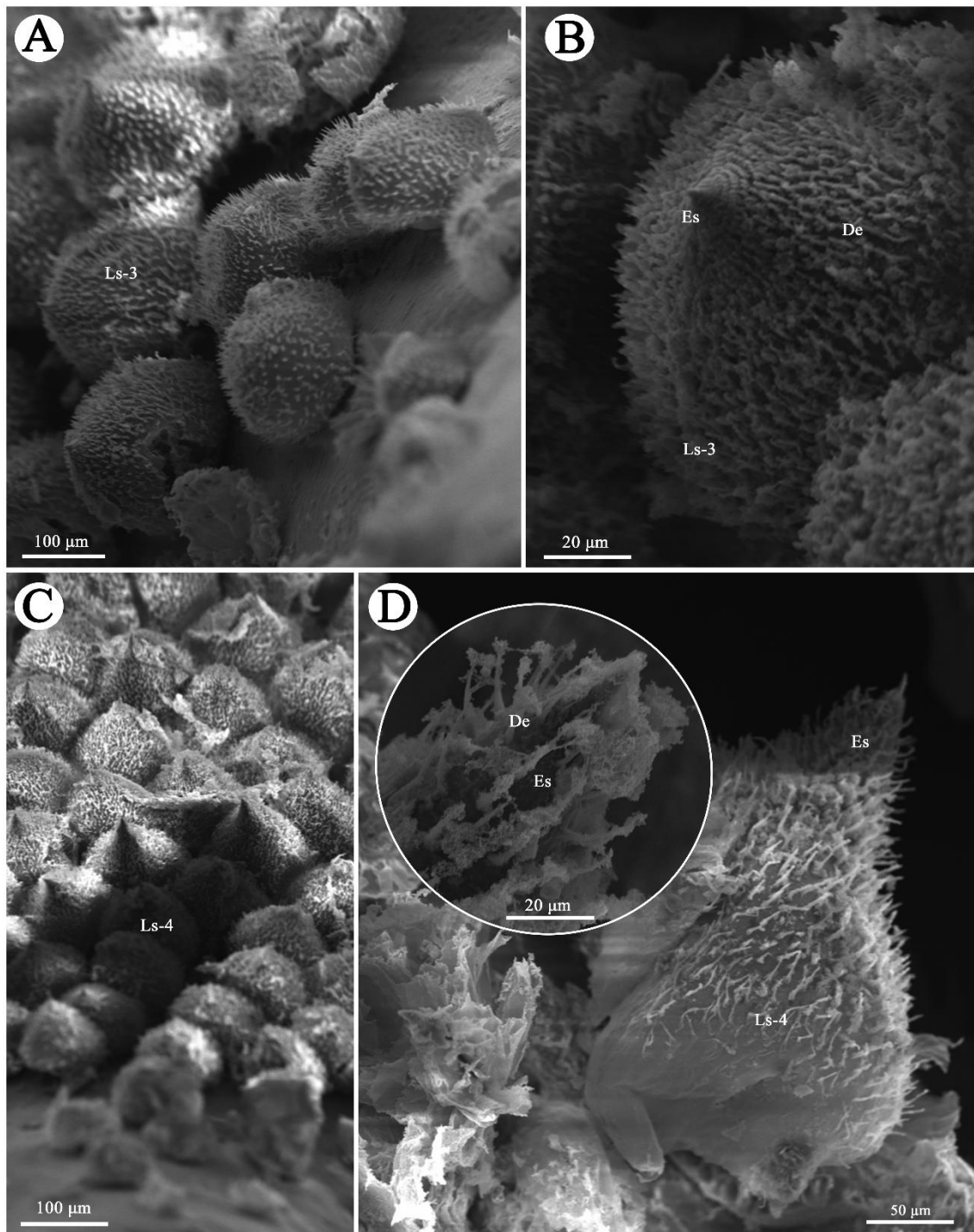


Figura 4. Cerdas Ls-3 e Ls-4 presentes na carapaça de *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832. A-D, microscopia eletrônica de varredura. A-B, cerda Ls-3. C-D, cerda Ls-4. A, visão geral. B, ápice. C, cerdas justapostas. D, visão geral, com detalhe do espinho apical recoberto com dentículos. De, dentículo. Es, espinho.

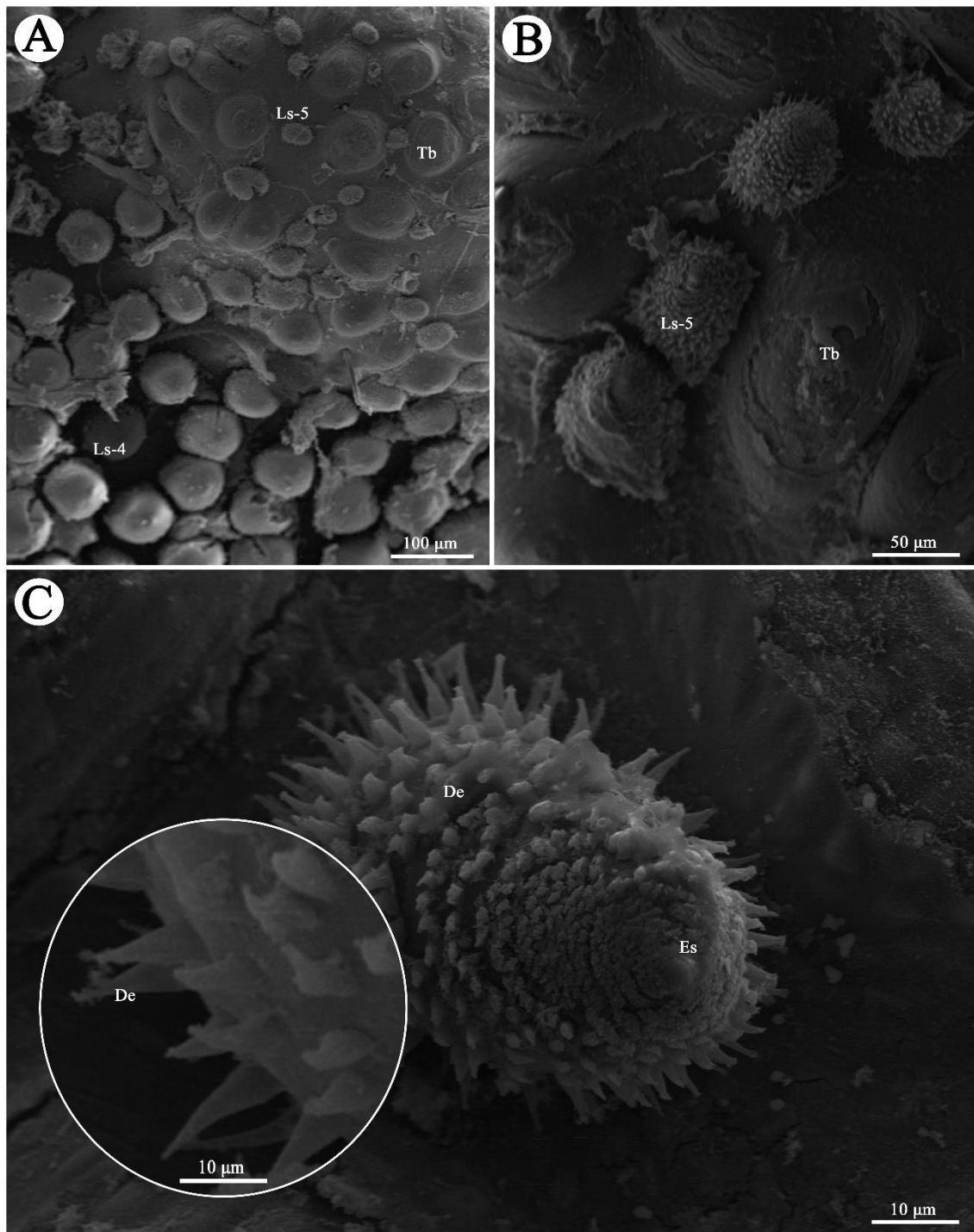


Figura 5. Cerdas Ls-5 presentes na carapaça de *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832. A-C, microscopia eletrônica de varredura. A, espinho com as cerdas dispostas entre os tubérculos da carapaça. B, visão geral. C, ápice, com detalhe dos denticulos. De, denticulo. Es, espinho. Tb, tubérculo.

***Notolopas brasiliensis* Miers, 1886**

Em *Notolopas brasiliensis* cinco tipos de cerdas foram identificados.

Nb-1: Cerdas distribuídas por toda carapaça, mais densamente nos espinhos rostrais e nas regiões meta e protobranquiais. Em estereomicroscópio são amareladas e translúcidas (Fig. 6A). Possuem haste longa, delgada, com linhas horizontais paralelas que circundam todo o terço proximal (Fig. 6B, C). Apresenta lúmen formando um canal central que se estende por toda haste (Fig. 6C detalhe), sem poro terminal (Fig. 6D). Curvatura pronunciada no terço distal com uma fileira de denticúlos na margem interna (Fig. 6C, D detalhe), terminando em ápice agudo (Fig. 7D).

Nb-2: Cerdas distribuídas por toda carapaça, dispostas lado a lado (Fig. 7A, B), inseridas majoritariamente nas regiões gástrica e branquial. Apresenta tamanhos variados, geralmente são menores à medida que se aproximam dos espinhos e mais longas nas regiões centrais da carapaça (Fig. 7A). É robusta, cônica, com base alargada e ápice gradativamente afilado, terminando em espinho curto e rombudo (Fig. 7C, D). Possui denticúlos robustos que paralelamente circundam toda extremidade da cerda, mais densamente agrupados na extremidade distal (Fig. 7C detalhe, D). Apresenta morfologia interna com delicada apoderme cuticular, com pequenas seções que provêm suporte estrutural (Fig. 7B detalhe, D, E) e um canal que se estende do espinho apical até a base (Fig. 7D). Possui soquete com articulação infracuticular (Fig. 7D).

Nb-3: Cerdas distribuídas apenas nos espinhos rostrais da carapaça (Fig. 8A, B). Apresenta alterações gradativas de tamanho, sendo mais achatada à medida que se aproxima das regiões periféricas (Fig. 8A-F). É circular, mais larga do que alta, com ápice terminando

em um minúsculo espinho sublateral (Fig. 8C-F). Possui pequenos dentículos que circundam paralelamente toda extremidade da cerda; são mais diminutos e espaçados ao redor do espinho apical (Fig. 8C, E, F). Apresenta morfologia interna com delicada apoderme cuticular, com pequenas seções que provêm suporte estrutural e um soquete com articulação infracuticular (Fig. 8D).

Nb-4: Cerda distribuída apenas nos espinhos rostrais da carapaça, mais especificadamente nas regiões laterais dos espinhos (Fig. 9A). É longa, robusta, arredondada com extremidade distal subtriangular, terminando em um pequeno e rombudo espinho no ápice (Fig. 9A detalhes). Possui pequenos e numerosos dentículos, dispostos lado a lado cobrindo a maior parte da superfície externa da cerda (Fig. 9A detalhes).

Nb-5: Cerda distribuída apenas nos espinhos da carapaça, dispostas lado a lado, cobrindo toda a extremidade distal do espinho (Fig. 9B); É longa, cônica, robusta por todo comprimento, com extremidade distal ligeiramente sub afunilada, terminando em um espinho apical pequeno e rombudo (Fig. 9B detalhe). Possui dentículos robustos dispostos aleatoriamente por toda superfície da cerda, mais espaçados na base da cerda e mais densos conforme se aproximam do espinho apical (Fig. 9B detalhe).

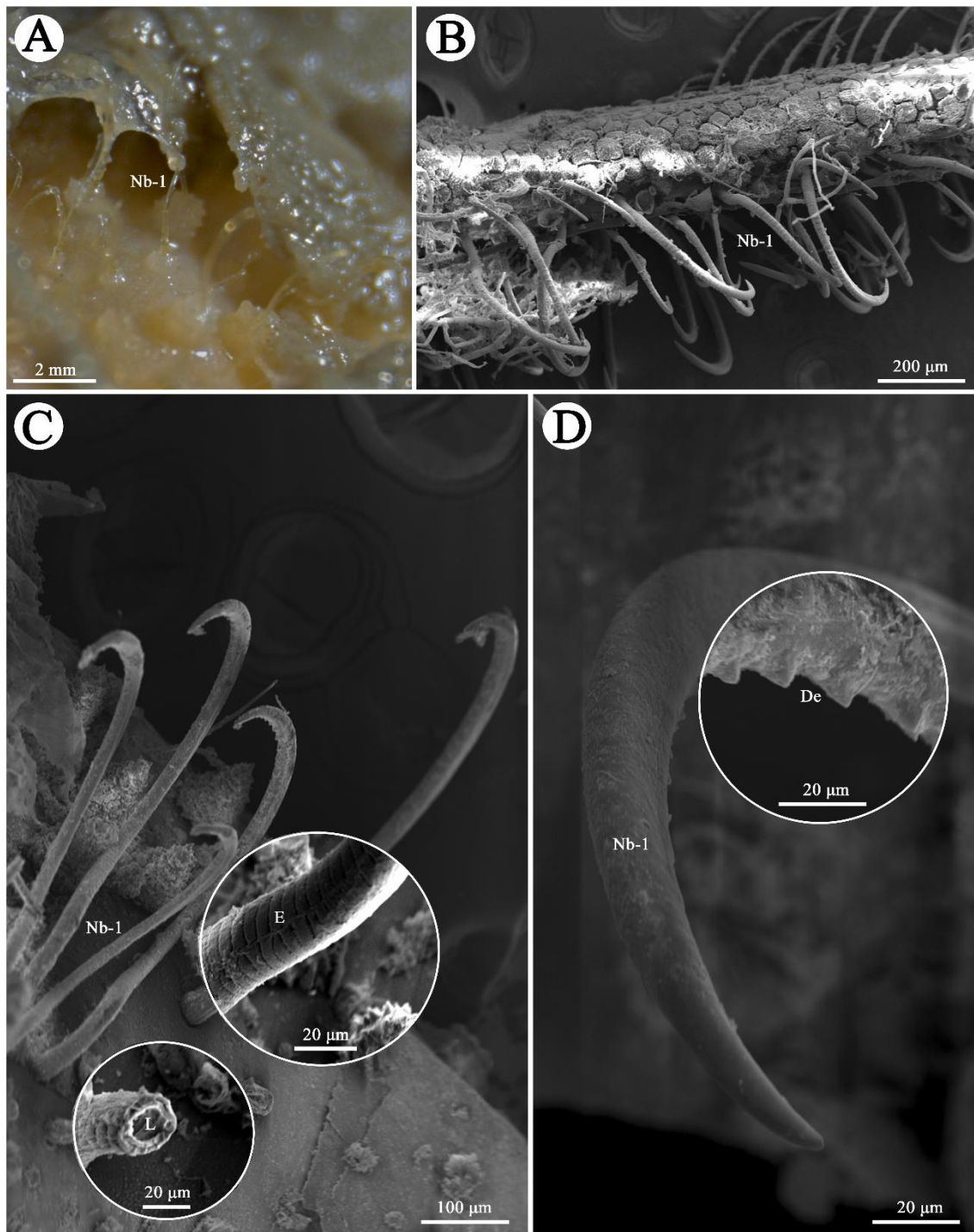


Figura 6. Cerdas Nb-1 presentes na carapaça de *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886. A, estereomicroscópio. B-D, microscopia eletrônica de varredura. A, visão macroscópica. B, espinho rostral. C, visão geral. D, ápice, com detalhe dos dentículos. De, dentículo. E, esculturas. L, lúmen.

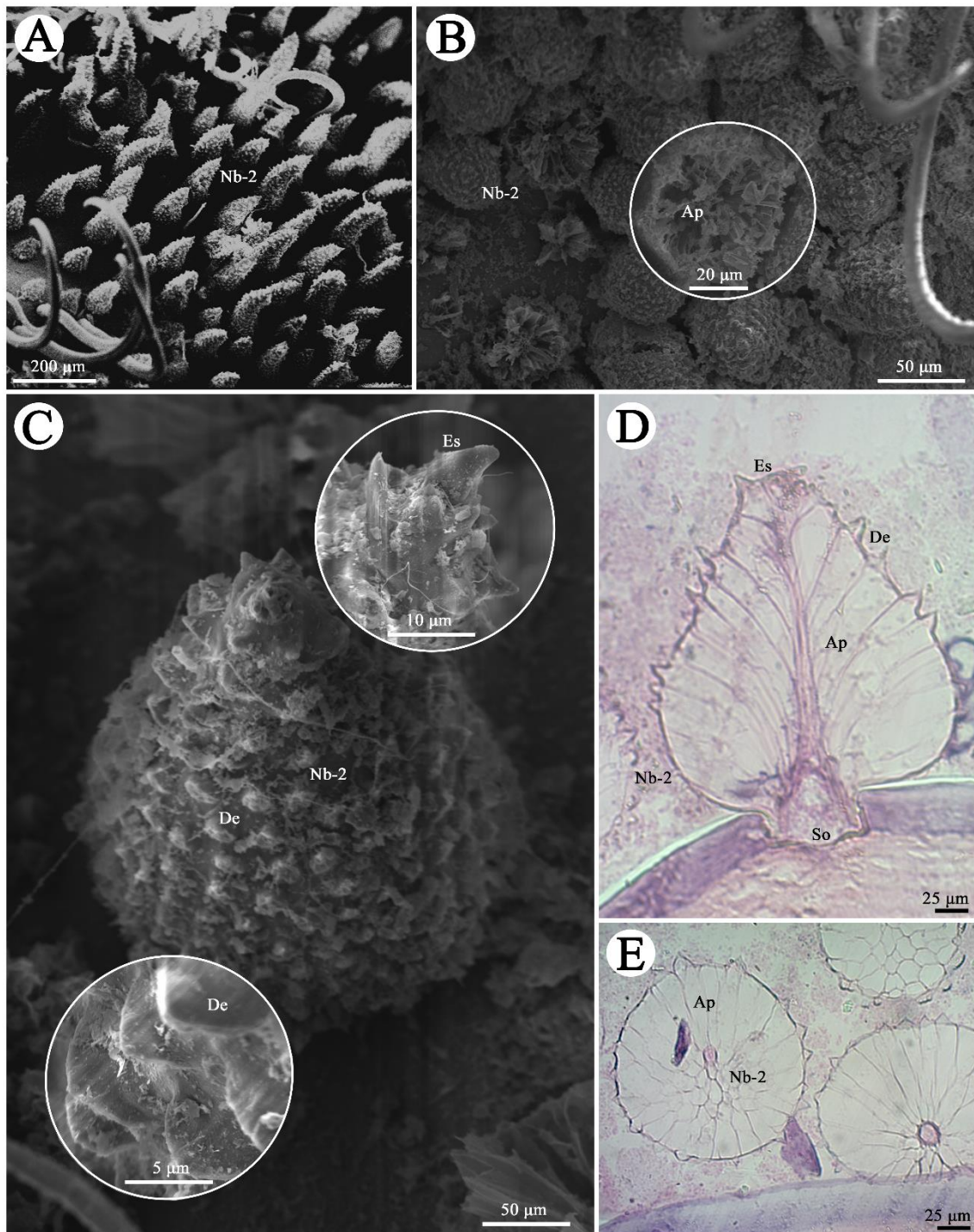


Figura 7. Cerdas Nb-2 presentes na carapaça de *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886. A-C, microscopia eletrônica de varredura. D-E, histologia, coloração H&E. A, disposição das cerdas. B, visão apical, com detalhe da morfologia interna. C, visão geral, com detalhe dos dentículos e do espinho apical. D, visão longitudinal da morfologia interna. E, visão transversal da morfologia interna. Ap, apoderme. De, dentículo. Es, espinho.

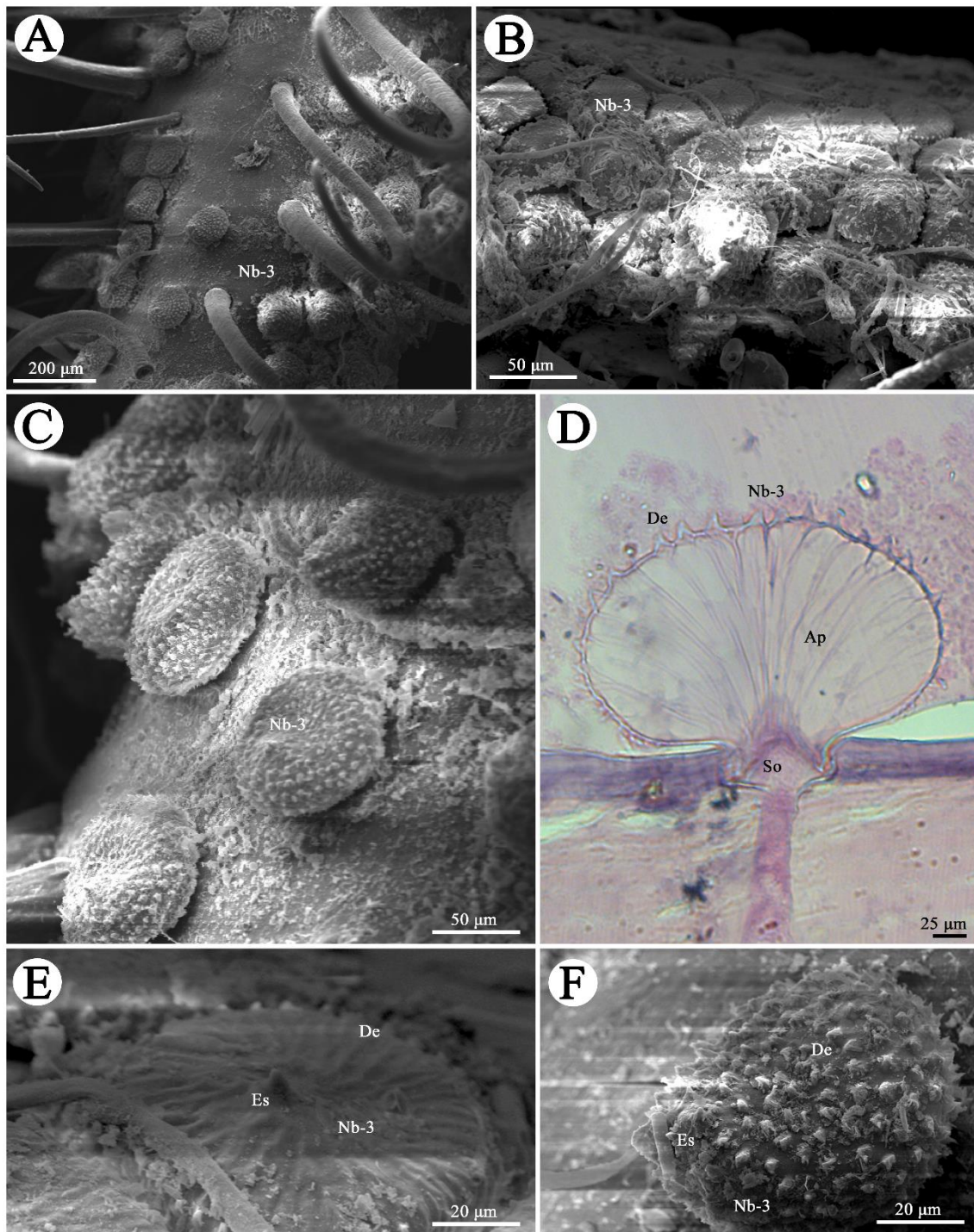


Figura 8. Cerdas Nb-3 presentes na carapaça de *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886. A-C, E, F microscopia eletrônica de varredura. D, histologia, coloração H&E. A, disposição das cerdas no espinho rostral. B, lateral do espinho rostral. C, visão geral. D, visão longitudinal da morfologia interna. E, F, ápice de dois diferentes morfotipos. Ap, apoderme. De, dentículo. Es, espinho.

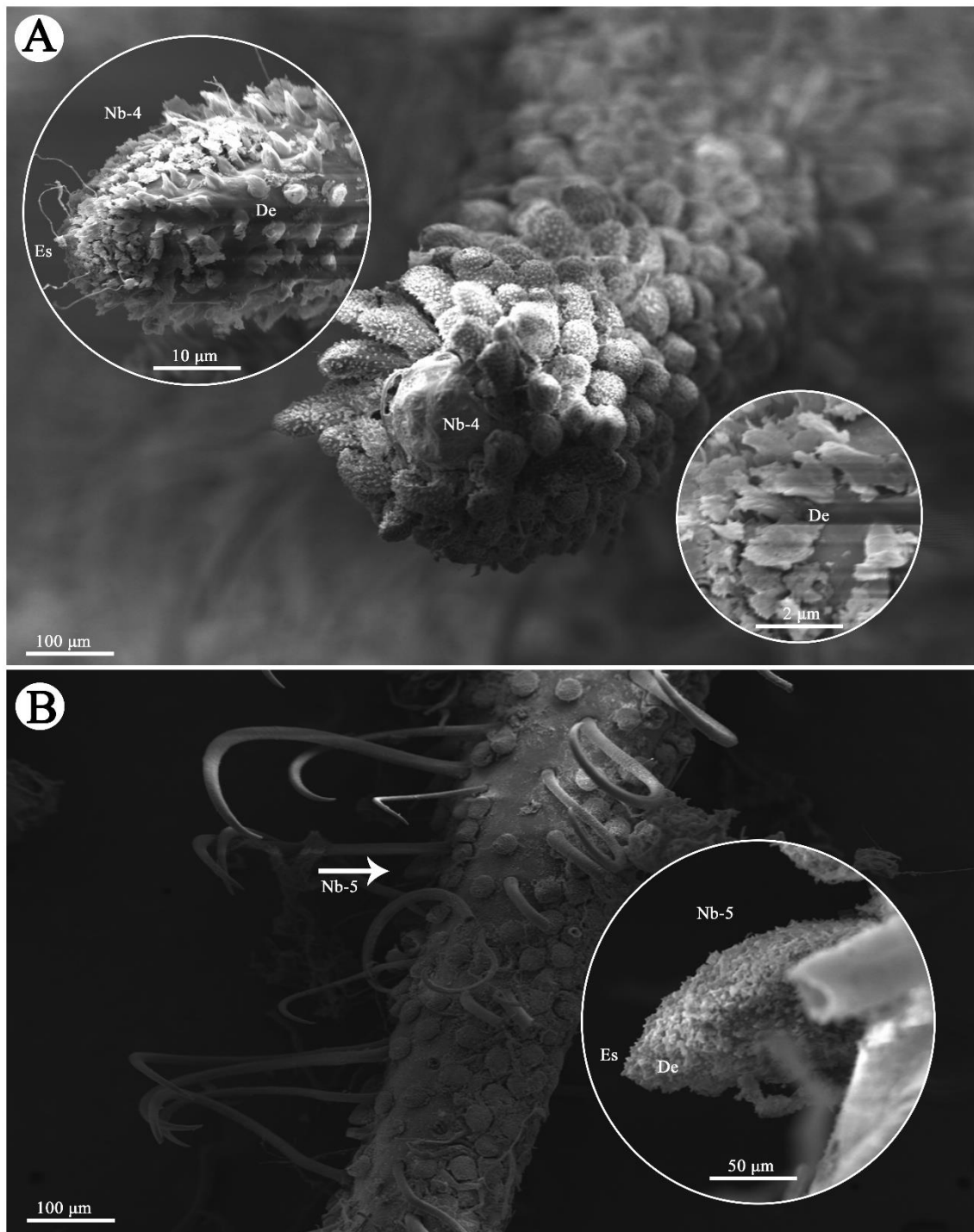


Figura 9. Cerdas Nb-4 e Nb-5 presentes na carapaça de *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886. A e B, microscopia eletrônica de varredura. A, cerdas Nb-4 no ápice do espinho, com detalhes dos dentículos. B, espinho rostral com a localização e detalhe da cerda Nb-5. De, dentículo. Es, espinho.

***Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875 – Figura 10**

Em *Pelia rotunda* três tipos de cerdas foram identificados.

Pr-1: Cerdas distribuídas por toda carapaça, geralmente em fileiras, na região rostral, interorbital e protogástrica, principalmente (Fig. 11A, B). Possui haste longa e delgada, robusta em todo o comprimento (Fig. 11B, C). Mostra curvatura pronunciada na metade distal, terminando em ápice agudo, com denticulos robustos organizados em fileira na margem interna da curva (Fig. 11C). Possui soquete com articulação infracuticular (Fig. 11C).

Pr-2: Cerdas aleatoriamente distribuídas por toda região anterior da carapaça. É mais numerosa na região rostral e interorbital (Fig. 11B, D). Lado a lado formam duas fileiras que margeiam os espinhos rostrais e seguem paralelas para a região central da carapaça (Fig. 11A, B). Possui haste longa, delgada, com inclinação no primeiro terço proximal e curvatura acentuada no último terço distal, terminando em ápice agudo (Fig. 11D). Apresenta denticulos de tamanhos variados que estão aleatoriamente inseridos ao longo de toda haste, inclusive na margem interna da curvatura apical (Fig. 11D detalhe).

Pr-3: Cerdas distribuídas ao longo de toda a carapaça; é numerosa nas regiões periféricas, margeando todo contorno da carapaça (Fig. 12A-C). Tem haste longa e robusta, com base larga e ápice agudo (Fig. 12A detalhe). Possui pequenas linhas verticais que se estendem da base até a metade proximal (Fig. 12C detalhe). Metade distal com três a seis espinhos projetados lateralmente, geralmente paralelos e intercalados ao redor da cerda (Fig. 12A-C).



Figura 10. *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875. A, (imagem MNHN-IU-2013-4876) visão dorsal do exoesqueleto parcialmente decorado. B, visão dorsal do exoesqueleto desprovido de decoração, com detalhes das cerdas em estereomicroscópio.

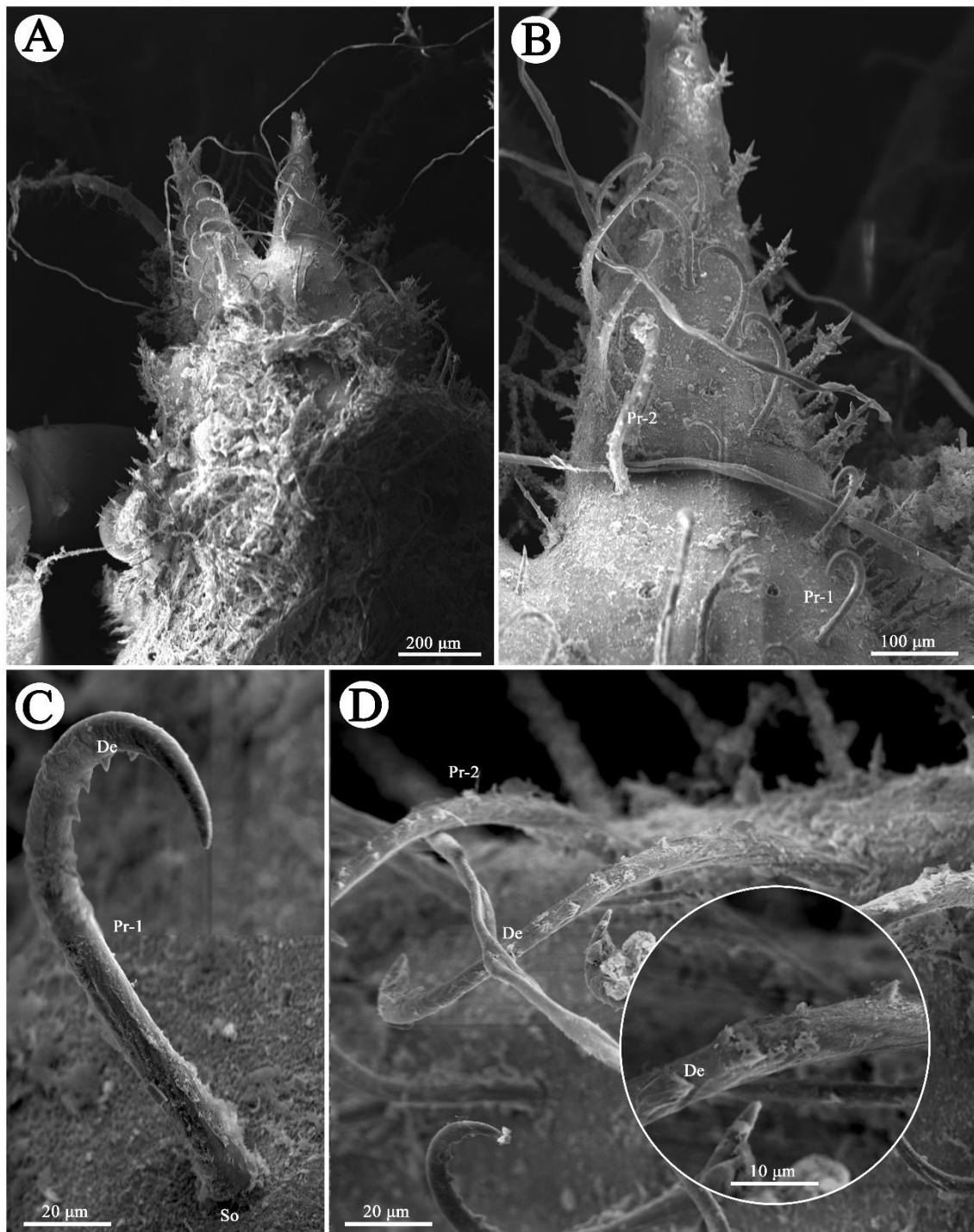


Figura 11. Cerdas Pr-1 e Pr-2 presentes na carapaça de *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875. A-D, microscopia eletrônica de varredura. A, região rostral e interorbital. B, espinho rostral. C, visão geral da cerda Pr-1. D, visão geral da cerda Pr-2, com detalhe dos dentículos. De, dentículo.

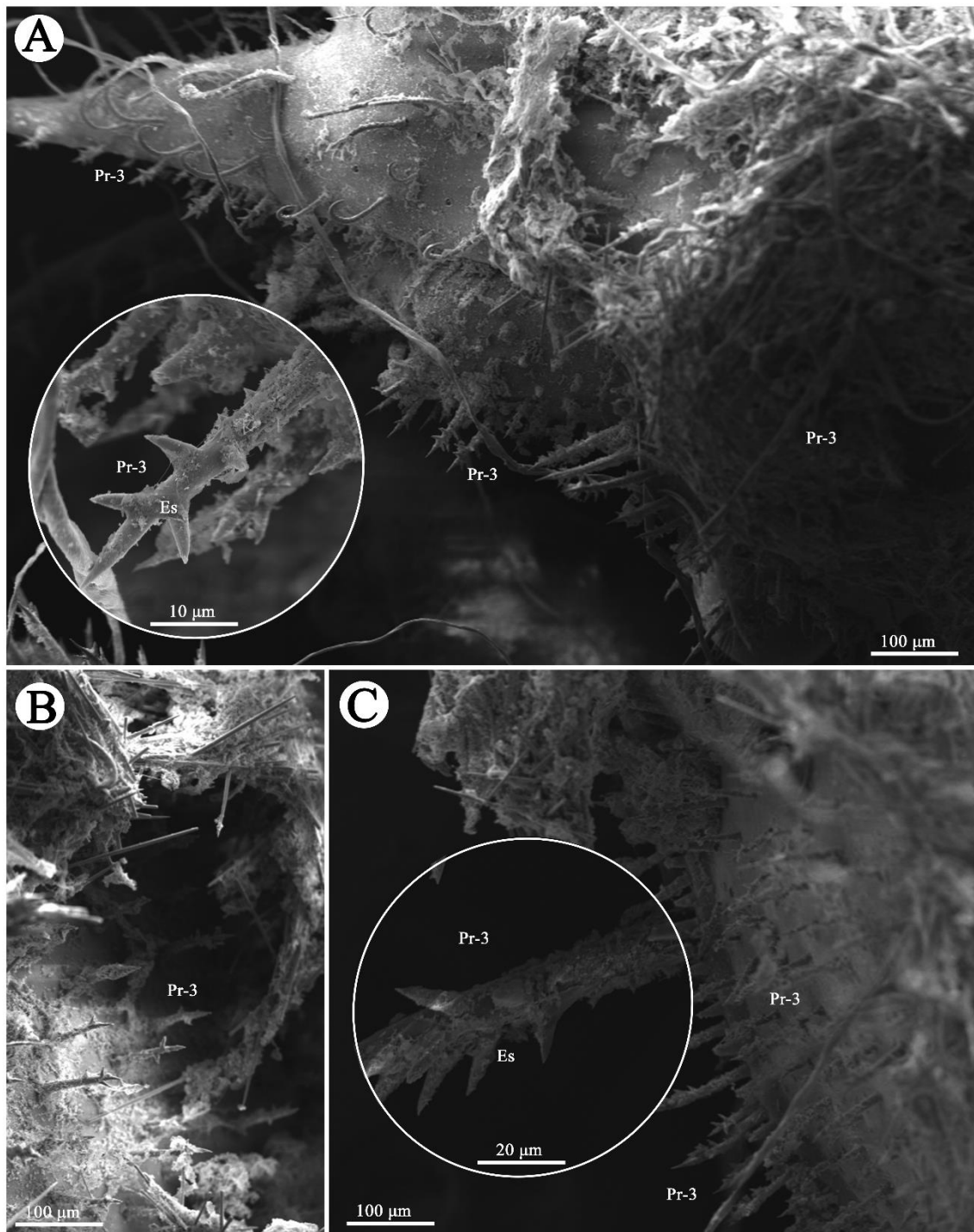


Figura 12. Cerdas Pr-3 presentes na carapaça de *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875. A-C, microscopia eletrônica de varredura. A, região rostral e interorbital, com detalhe das cerdas que margeiam esta região. B, região mesial da carapaça. C, região lateral da carapaça, com detalhe dos espinhos da cerda. Es, espinho.

***Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791) – Figura 13**

Em *Stenocionops furcatus* quatro tipos de cerdas foram identificados.

Sf-1: Cerdas distribuídas por toda carapaça (Fig. 14A-C), mais numerosas na região rostral (Fig. 14B), hepática (Fig. 14C), branquial e espinhos laterais. Em estereomicroscópio possui coloração marrom, com o centro pigmentado e bordas translúcidas (Fig. 14A). Possui haste longa e delgada (Fig. 14B-D), com margens robustas e esculturas em forma de espirais que circundam a metade proximal da cerda (Fig. 14D, F). Apresenta uma longa sutura mesial que se estende até o terço distal (Fig. 14D detalhe) e lúmen oco formando um canal central que atravessa toda superfície interna da cerda (Fig. 14E), com ausência de poro. Terço distal com curvatura pronunciada e duas fileiras de dentículos na margem interna do ápice (Fig. 14D detalhe). Possui soquete com articulação infracuticular (Fig. 14F).

Sf-2: Cerdas distribuídas por toda carapaça e caracteriza a “cobertura pubescente” da espécie (Fig. 15A). É robusta, volumosa, cilíndrica, com um distinto estrangulamento na base (Fig. 15A). Extremidade apical subtriangular terminando com espinho central longo e agudo (Fig. 15B, C). Apresenta pequenos dentículos dispostos aleatoriamente ao redor do espinho (Fig. 15C detalhe), e pequenas linhas paralelas que margeiam toda a extremidade apical (Fig. 15C).

Sf-3: Cerdas distribuídas nas regiões de alto relevo da carapaça, principalmente no ápice dos espinhos gástricos e branquiais. É longa, volumosa, robusta e cilíndrica (Fig. 16A), com ligeiro estrangulamento subapical (Fig. 16B). Ápice subarrendado terminando com espinho central curto e rombudo (Fig. 16A, B). Apresenta pequenos e numerosos

dentículos dispostos aleatoriamente na extremidade apical, com maior densidade ao redor do espinho (Fig. 16A, B). Morfologia interna com delicada apoderme cuticular que provêm suporte estrutural (Fig. 16C). Possui soquete com articulação infracuticular (Fig. 16D).

Sf-4: Cerda distribuída exclusivamente nos espinhos laterais da carapaça (Fig. 17A). Apresenta variação gradativa de tamanho, geralmente são menores à medida que se aproximam do ápice do espinho (Fig. 17A). É robusta, cônica, com base mais alargada e ápice afilado, terminando em um espinho curto e rombudo (Fig. 17B, C). Possui dentículos numerosos e espessos que circundam toda a cerda, mais densamente agrupados na extremidade distal (Fig. 17C).

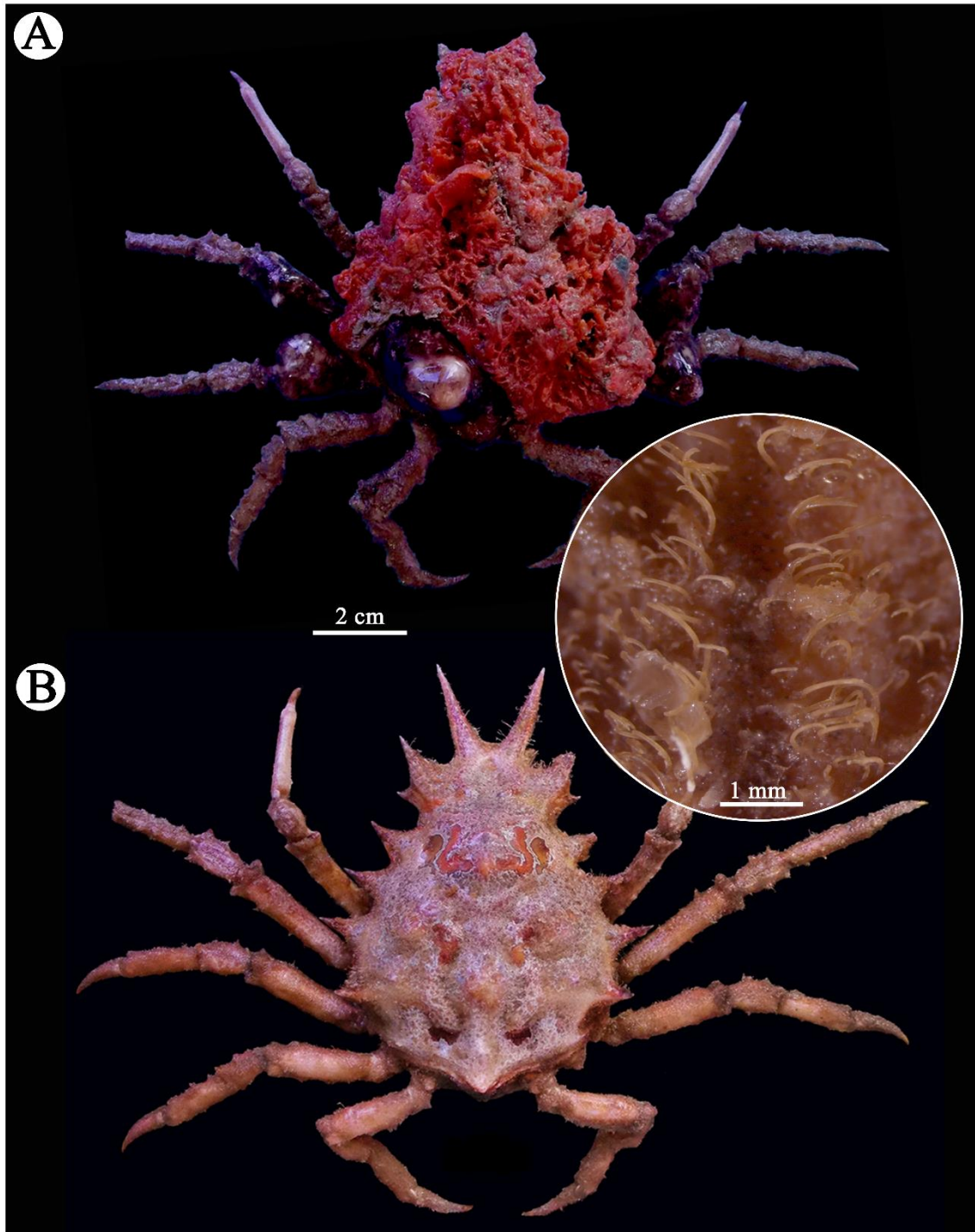


Figura 13. *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791) (Imagens de Jessica Colavite). A, visão dorsal do exoesqueleto completamente decorado. B, visão dorsal do exoesqueleto desprovido de decoração, com detalhes das cerdas em estereomicroscópio.

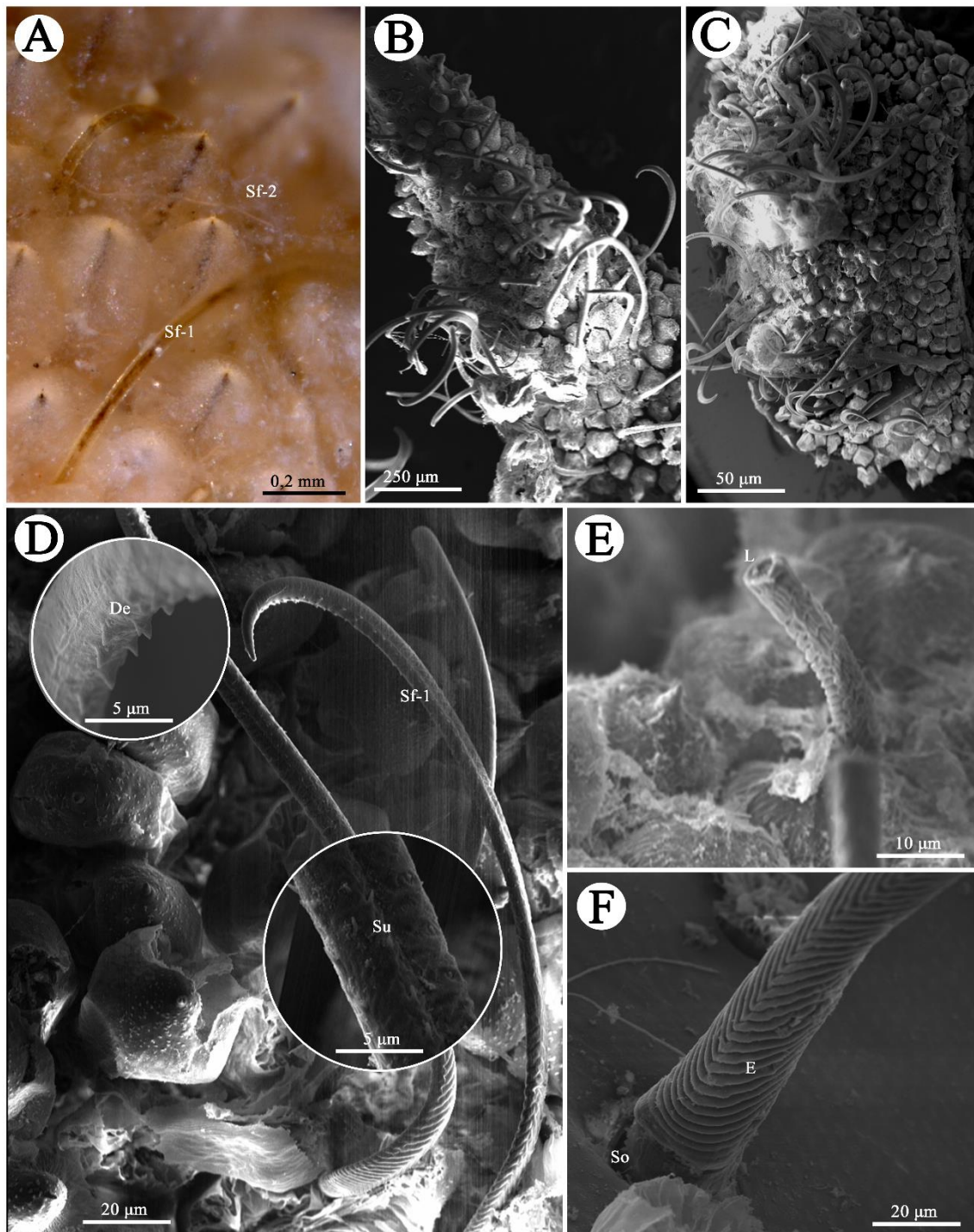


Figura 14. Cerdas Sf-1 presentes na carapaça de *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). A, estereomicroscópio. B-F, microscopia eletrônica de varredura. A, vista macroscópica. B, espinho rostral. C, região hepática. D, visão geral, com detalhes dos dentículos e da sutura mesial. E, lúmen oco. F, base de inserção. De, dentículo. E, esculturas. L, lúmen. So, soquete. Su, sutura.

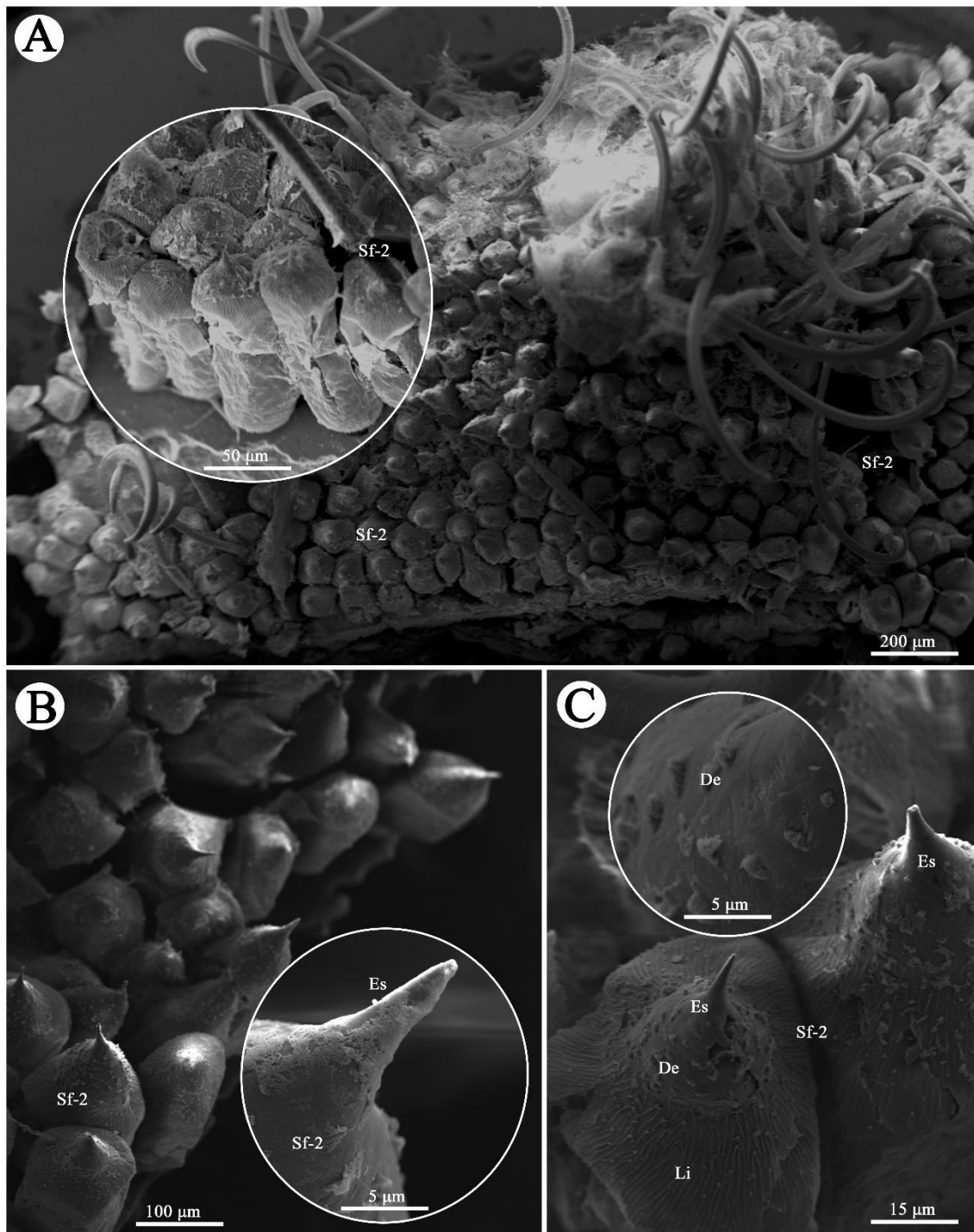


Figura 15. Cerdas Sf-2 presentes na carapaça de *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). A-C, microscopia eletrônica de varredura. A, região branquial, com detalhe das cerdas justapostas. B, ápice com detalhe do espinho. C, ápice com detalhe dos dentículos. De, dentículo. Es, espinho. Li, linhas.

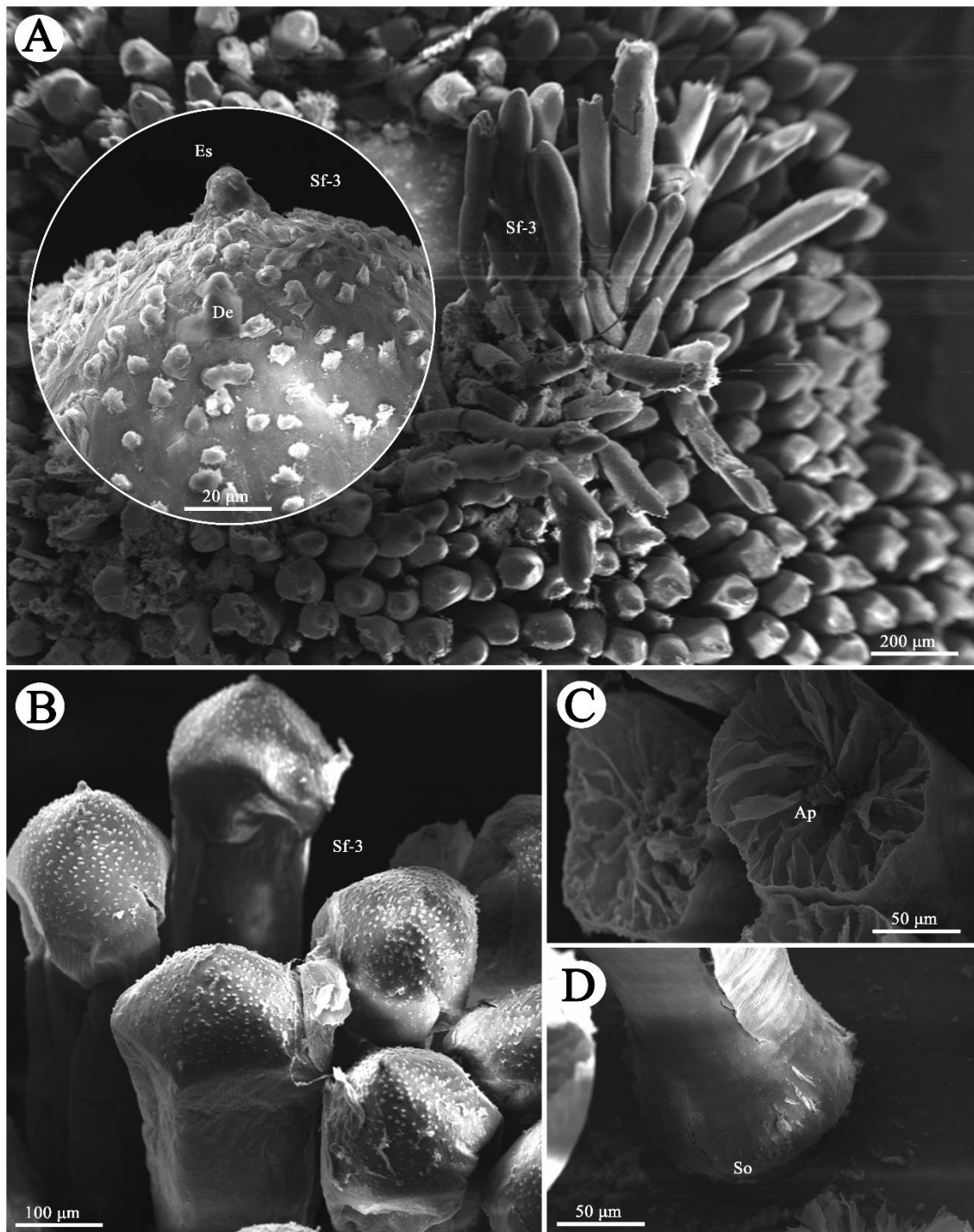


Figura 16. Cerdas Sf-3 presentes na carapaça de *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). A-D, microscopia eletrônica de varredura. A, visão geral com detalhe do espinho apical e dentículos. B, ápice. C, morfologia interna. D, Soquete de articulação. Ap, apoderme. De, dentículo. Es, espinho. So, soquete.

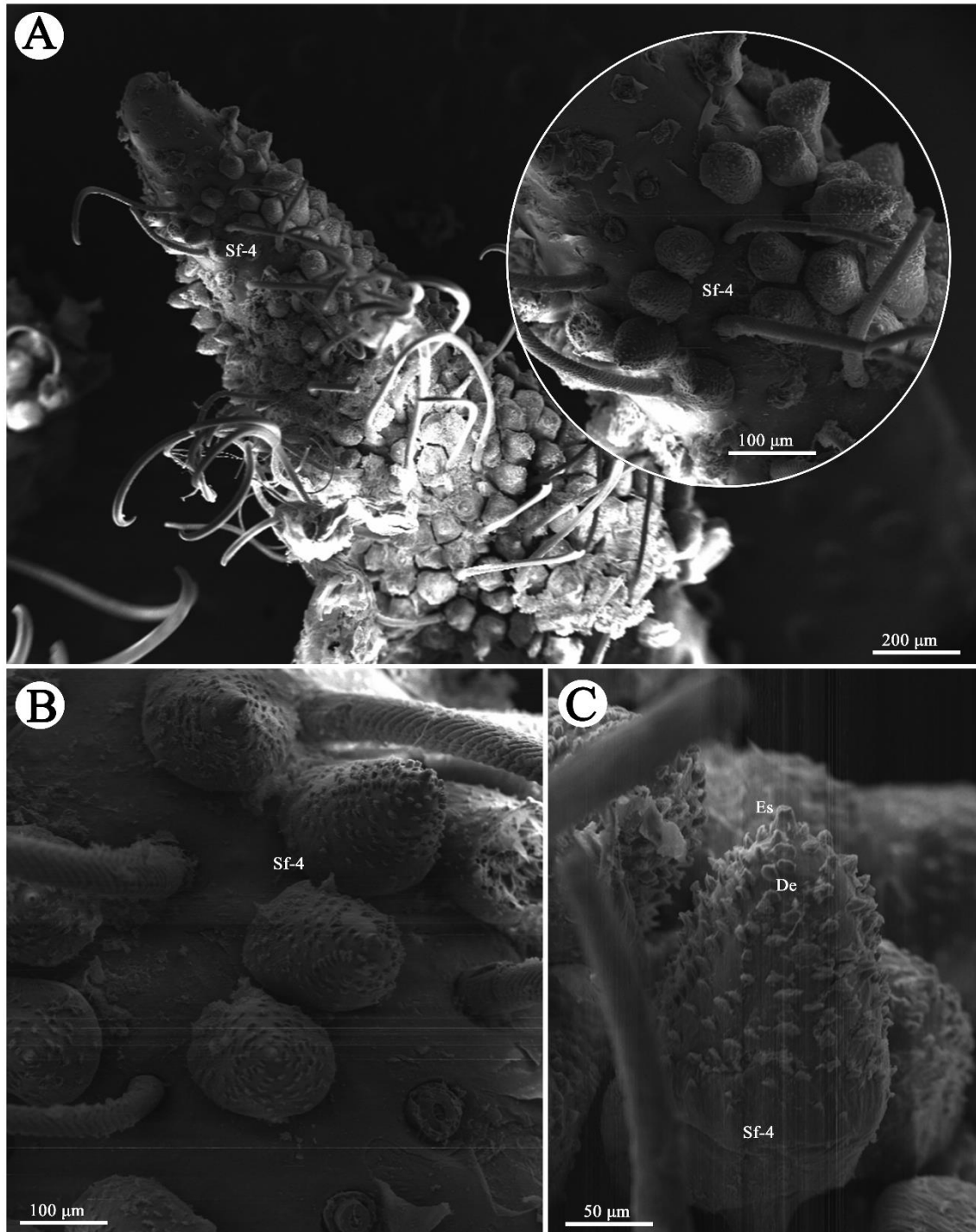


Figura 17. Cerdas Sf-4 presentes na carapaça de *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). A-C, microscopia eletrônica de varredura. A, espinho lateral, com detalhe dos diferentes morfotipos da cerda. B, visão geral. C, ápice. De, dentículo. Es, espinho.

5. Discussão

Em todos os grupos de artrópodes o papel das cerdas evoluiu de uma simples mecanorrecepção para várias outras funções, como defesa, locomoção, captura de presas, dispersão de feromônios, exibição sexual, limpeza e camuflagem. No qual frequentemente, as cerdas são altamente modificadas, com especificidades estruturais de acordo com a função de cada uma (Winterton, 2010). Nos crustáceos, a classificação das muitas variações da forma básica das cerdas é comumente realizada com base no formato geral, tamanho relativo, grau de cuticularização da parede da cerda e a ocorrência de protuberâncias sobre a haste (i.e. denticulos, sétulas e espinhos). (Thomas, 1970; Garm & Watling, 2013).

No presente estudo, foram analisadas as cerdas de diferentes regiões da carapaça de quatro espécies de Pisinae Dana, 1851: *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832, *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886, *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875 e *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791). Uma grande diversidade de tipos de cerdas foi observada dentre as espécies, assim como, variações de um mesmo tipo. Com exceção das em gancho, as cerdas aqui observadas não se assemelham a nada já descrito na literatura (ver Szebeni & Hartnoll, 2005; Berke & Woodin, 2009; Salazar & Brooks, 2012) e mostram características que parecem ser típicas entre elas.

Usualmente, as cerdas encontradas na carapaça dos majídeos são em gancho ou curvadas (Szebeni & Hartnoll, 2005), com variações relacionadas às estruturas cuticulares secundárias (ver Szebeni & Hartnoll, 2005; Salazar & Brooks, 2012). As cerdas em gancho aqui analisadas não mostraram nenhuma novidade estrutural com relação aos demais majídeos (Wicksten, 1976; Fuseya et al., 2001; Salazar and Brooks, 2012) e apesar das algumas variações morfológicas entre elas, este tipo de cerda é basicamente caracterizado por uma haste longa e delgada, com curvatura a partir do segundo terço

distal, ápice com denticulos dispostos em fileiras e esculturas na metade proximal da haste. As especificidades das cerdas em gancho de cada espécie estão principalmente relacionadas a variações no tamanho, número/disposição de denticulos e ângulo da curvatura. Acreditamos que essas especificidades sejam atribuídas aos diferentes hábitos decorativos apresentados por cada espécie, e que as variações morfológicas dessas cerdas possivelmente estejam adaptadas à adesão de diferentes tipos de materiais decorativos. Além disso, todas as cerdas em gancho apresentaram denticulos, sempre dispostos em fileiras e majoritariamente inseridos na superfície apical interna. Estas estruturas possivelmente auxiliam na adesão duradoura do material anexado, funcionando como uma barreira mecânica, impedindo que o material se solte (Wicksten, 1976; Salazar & Brooks, 2012).

Apesar da cerda em gancho ser um pré-requisito morfológico para o comportamento decorativo, existe uma forte variante comportamental no mecanismo da decoração, em que o habitat, sazonalidade, estágio de vida e tamanho do animal influenciam diretamente neste comportamento. Assim, muitos caranguejos possuem cerdas em gancho e simplesmente optam por não se decorar, (Wicksten, 1980; Berke & Woodin, 2009; Hultgren & Stachowicz, 2009, 2011). Em algumas espécies a prevalência da decoração é diretamente influenciada pelo fator ontogenético, supõe-se desta forma, que na fase adulta os custos para manutenção da decoração tornam-se maiores que os benefícios adquiridos com a ocultação (ver Wicksten 1979; Stachowicz & Hay 1999; Berke & Woodin 2008). Esse exemplo pode ser observado com clareza em espécies de médio e grande porte, que geralmente mostram declínio na quantidade de cerdas em gancho durante seu crescimento (Hultgren & Stachowicz, 2009, 2011). Em contrapartida, *Camposcia retusa* (Latreille, 1829) mantém hábito decorativo intenso durante todos os

seus estágios ontogenéticos, o que sugere a vulnerabilidade dessa espécie aos predadores durante todo seu ciclo de vida (Brooker et al., 2018).

Assim, o que parece ser um simples hábito de aderir materiais do meio externo ao próprio corpo, quando analisado profundamente, torna-se um mecanismo complexo e pouco compreendido em relação aos diferentes aspectos que configuram esse comportamento de decoração como uma estratégia antipredatória (Wicksten, 1980; Berke & Woodin, 2009). A maior parte dos caranguejos majídeos optam por decorar extensivamente a região rostral, já que a movimentação dos olhos e das antenas pode atrair a atenção de possíveis predadores. Em contraste, as regiões posteriores da carapaça geralmente são menos decoradas (Hultgren & Stachowicz, 2008, 2009, 2011). Esse mesmo padrão foi observado nos espécimes aqui analisados, em que a maior prevalência de cerdas em gancho foi observada nas regiões: rostral, interorbital, gástrica e branquial. O que nos leva a hipótese de que a ocultação dos movimentos dos olhos e apêndices sensoriais seja uma prioridade no comportamento decorativo.

Libinia spinosa possui poucas cerdas em gancho, sendo elas mais delgadas e delicadas que as cerdas observadas nas demais espécies aqui analisadas. Nesta espécie, estas cerdas também mostram uma curvatura apical discreta, com poucos denticúlos. Apesar das cerdas em gancho ser considerada um pré requisito morfológico para o comportamento decorativo (Hultgren & Stachowicz 2009), em *L. spinosa*, a pouca quantidade de cerdas em gancho parece não interferir em tal comportamento. Esta espécie majoritariamente se decora com anêmonas (Acuna et al., 2003; Hultgren & Stachowicz, 2011) e outros invertebrados sésseis. Supomos, desta forma, que o uso de anêmonas como decoração possa ser uma justificativa para a pouca quantidade de cerdas em gancho e a alta capacidade decorativa, visto que, as anêmonas podem permanecer vivas e crescerem sobre a carapaça (Wicksten, 1980), o que configuraria uma estratégia decorativa

alternativa. Em *Hyastenus hilgendorfi* de Man, 1887 [em de Man, 1887-1888] diversos materiais epibióticos encontrados sobre o tegumento, como esponjas, ascídias e algas, podem ter sido inicialmente transplantados pelo próprio caranguejo. Posteriormente, durante seu repouso ou lenta movimentação, outros detritos e microepibiontes foram acidentalmente capturados (Wicksten, 1980; Sallam et al., 2007).

Pelia rotunda A. Milne-Edwards, 1875 foi a única espécie que apresentou dois tipos diferentes de cerdas em gancho (Pr1 e Pr2), que foram encontradas especificadamente nas regiões rostrais e interorbitais, dispostas em fileiras paralelas (Fig. 11). Além disso, também foi encontrado um tipo de cerda pontiaguda (Pr3) que reveste toda a extensão da sua carapaça, inclusive margeando todo seu contorno (Fig. 12). Acreditamos que todas estas cerdas façam parte do aparato de adesão mecânica que a espécie utiliza durante a decoração. Os dois tipos de cerdas em gancho, possivelmente desempenham papéis complementares na fixação de diferentes materiais decorativos, pois possuem tamanhos distintos, ângulo de inclinação variado e diferenças na disposição e formato dos denticulos. Já o ápice agudo das cerdas Pr3 poderia desempenhar a função de “espetar” os materiais decorativos, onde os espinhos projetados lateralmente podem fornecer barreiras mecânicas para impedir que o material recém aderido se solte. Contudo, assim como em *Achaeus cranchii* Leach, 1817 [in Leach, 1815-1875], essa variedade de cerdas possa talvez não interferir na diversidade de materiais anexados, mas apenas no maior tamanho das peças (Szebeni & Hartnoll, 2005).

Acredita-se que outros tipos de cerdas adjacentes as cerdas em gancho funcionem como estruturas sensoriais táteis e forneçam informações sobre a disposição dos materiais decorativos (Wicksten, 1980). Na carapaça de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825), os dez tipos de cerdas adicionais mostraram alto grau de variação morfológica. Provavelmente essas cerdas desempenham papel auxiliar no comportamento decorativo,

já que frequentemente localizam-se próximas as cerdas em gancho (Salazar & Brooks, 2012). Em *Oregonia gracilis* Dana, 1851, a hipótese de que as cerdas paposas teriam uma função sensorial ou auxiliar na fixação da decoração, não pôde ser confirmada e manteve-se uma questão em aberto. Já que a ablação destas cerdas não influenciou em nada o potencial decorativo dos espécimes, especulou-se por fim que uma função quimiossensorial seria mais precisa (Berke & Woodin, 2009). Nesse caso, devido à diferença morfológica das cerdas aqui analisadas com as cerdas já descritas na literatura, não sabemos até que ponto estas constatações se aplicam sobre as mesmas. Dada a escassez de trabalhos sobre o assunto e a necessidade de análises complementares, a formulação de hipóteses sobre a função dessas novas cerdas foi estritamente baseada na correlação entre os aspectos morfológicos e no pouco que se conhece sobre o comportamento decorativo de cada espécie estudada.

Como já relatado anteriormente, muitos autores acreditam que a capacidade decorativa de uma espécie está relacionada com a existência de cerdas em gancho (Wicksten, 1976; Hultgren & Stachowicz, 2009, 2011; Guinot & Wicksten, 2015); Contudo, de acordo com nossas análises, as cerdas em gancho não parecem ser as únicas cerdas responsáveis por tal comportamento. Estratégias decorativas alternativas como a decoração passiva por meio do assentamento de material inorgânico sobre a carapaça (Wicksten, 1980; Sallam et al., 2007), ou a decoração com invertebrados sésseis (i.e. esponjas e anêmonas) capazes de se fixarem e crescerem sobre a caparaça destes animais (Wicksten, 1980; Martinelli et al., 2006) é a prova, de que as cerdas em gancho podem ser dispensáveis ao comportamento decorativo. E desta forma, outros tipos de cerdas poderiam também ser responsáveis por tal função.

O comportamento de fixação de material decorativo às cerdas da cutícula está presente em diferentes grupos, em que cerdas altamente modificadas são comumente

usadas para tal função. Larvas de insetos que se camuflam, normalmente utilizam as cerdas para fixar terra, fezes e/ou partículas de lixo em seu corpo (Winterton, 2009). As ninfas de várias espécies de insetos (Hemiptera, Reduviidae) possuem cerdas e tricomas especializados em anexar detritos ambientais e cadáveres de presas (Weirauch, 2006). Microestruturas semelhantes a fios, presentes nas cerdas de aranhas *Sicarius* e *Homalonychus* também são responsáveis pela adesão de partículas de areia sobre estes espécimes (Duncan et al., 2007). Em aranhas *Stephanopsis* foram identificados quatro tipos de cerdas ramificadas e com farpas, que estariam relacionadas à retenção de detritos de casca de árvore sobre estes animais (Gawryszewski, 2014).

Neste estudo, 12 novos tipos de cerdas foram encontrados, muitos dos quais parecem ser variações da mesma cerda em espécies diferentes. Com exceção de *Pelia rotunda*, todas as espécies aqui analisadas são cobertas por cerdas que a olho nu, lhes dão a aparência aveludada, como uma cobertura que reveste todo o corpo do animal. Estas espécies costumam anexar anêmonas e esponjas à carapaça (Wicksten, 1980; Hultgren & Stachowicz, 2011), além de algas e demais invertebrados sésseis. Por meio das análises fotográficas em MEV confirmamos a presença de cerdas justapostas cobrindo toda a carapaça dessas espécies. Estas cerdas são bastante robustas, arredondadas, geralmente cobertas por muitos dentículos e com um espinho terminal. As cerdas mais robustas e cônicas, com maior densidade de dentículos (Ls-4, Ls-5, Nb-4, Nb-5, Sf-4) geralmente estavam localizadas nas regiões de alto relevo da carapaça, configurando-as ao agrupamento das “cerdas relacionadas às características de relevo de superfície” (Jacques, 1989). Essas cerdas, devido à elevação e abundância de dentículos poderiam auxiliar na decoração passiva da carapaça, por meio do acúmulo natural de detritos em suspensão na água (Wicksten, 1980).

Libinia spinosa apresentou grande quantidade de matéria inorgânica depositada sobre sua carapaça, o que torna-se relevante quando o correlacionamos com as cerdas que revestem todo seu exoesqueleto, já que os incontáveis dentículos podem ser de muita utilidade na aderência desse material lamoso. O assentamento de quantidades substanciais de detritos sobre a carapaça de *Hyastenus hilgendorfi* (De Man, 1887) foi atribuído a natureza bastante turva da água, oriunda de partículas de lodo agitadas pela ação do vento e movimentação de embarcações (ver Sallam et al., 2007). Em *Libinia dubia* H. Milne Edwards, 1834 (Wortham and LaVelle, 2016), o comportamento de grooming foi analisado e muitas sujidades sobre as cerdas foram encontradas. Com base neste estudo, não parece haver qualquer evidência morfológica de que *L. dubia* tenha apêndices de grooming especializados em limpar as cerdas decorativas (Wortham and LaVelle, 2016), sugerindo, portanto, que os detritos lamosos acumulados sobre estas cerdas possam trazer benefícios a espécie, e por isso não precisam ser removidos.

Ademais, também acreditamos que as microvilosidades existentes sobre as cerdas em veludo possam fornecer uma melhor superfície para adesão dos invertebrados sésseis, principalmente anêmonas, que são comumente encontradas em *L. spinosa* e *S. furcatus* (Wicksten, 1980; Acuna et al., 2003). Amador e Hu (2015) propuseram que as cerdas podem aumentar em mais de 100 vezes a área do exoesqueleto, sugerindo que diversos tipos setais densamente agrupados sejam importantes para ampliar a superfície de fixação da decoração nos caranguejos-aranha.

Diversas áreas da carapaça apresentaram uma gradativa alteração morfológica entre os tipos de cerdas encontrados, onde não foram observadas regiões com abrupta distinção entre os tipos de cerdas, o que dificultou nossa identificação e descrição. Tal padrão também foi relatado por Szebeni & Hartnoll, 2005, onde as cerdas pareciam se fundir umas com as outras, ao invés de serem separadas por uma borda distinta. Essas

áreas de transição foram denominadas por Jacques (1989) como “campos setais compostos”, e a complexidade desses locais é justificada, já que existe uma mudança gradativa na função das diferentes áreas da carapaça (Szebeni & Hartnoll, 2005).

As atividades que compõem o comportamento de decoração dos caranguejos-aranha são provavelmente o resultado de um longo processo evolutivo. Não há material fóssil suficiente que possibilite a reconstrução deste processo, contudo algumas hipóteses sugerem que tal comportamento evoluiu a partir do hábito de armazenar alimentos (Wicksten, 1980). Há poucas dúvidas de que fortes pressões de seleção tenham atuado na morfologia externa das cerdas, dadas as muitas funções mecânicas que elas apresentam (Garm & Watling, 2013). No entanto, segundo Hultgren & Stachowicz (2011), há pouco sinal filogenético para a presença ou ausência de comportamento decorativo, o que implicaria que este mecanismo teria sido perdido e talvez recuperado várias vezes ao longo das linhagens de Majoidea. Desta maneira, sem análises filogenéticas específicas, não podemos afirmar o quanto estas cerdas aqui descritas representam apomorfia para as espécies em questão.

De fato, *Libinia spinosa*, *Stenocionops furcatus*, e até mesmo *Macrocoeloma trispinosum* (detalhado no capítulo 1) compartilham grande similaridade morfológica dentre os diversos tipos de cerdas aqui estudados. O que corrobora com as recentes filogenias baseadas em dados moleculares, que apontam proximidade filogenética entre essas três espécies, formando um clado bem sustentado dentro de Pisinae (Windsor & Felder, 2014; Colavite et al., 2019; Colavite, 2020). *Notolopas brasiliensis* apresentou cerdas que também recobrem toda a carapaça, inclusive nos espinhos rostrais, porém não são tão justapostas e imbricadas como nas demais espécies. Já *Pelia rotunda* destoou de todo o padrão observado, sem qualquer incidência das cerdas pubescentes, apenas cerdas em gancho foram encontradas, parcas e espaçadas ao longo

da carapaça. Muitas questões acerca da morfologia e do comportamento decorativo destas espécies permanecem em aberto, esperamos desta forma, que análises futuras possam contribuir para o maior esclarecimento da evolução e função destes tipos de cerdas, assim como delimitar a possível existência de outras espécies do grupo que também compartilhem essas similaridades setais.

6. Conclusão

Existem alguns estudos acerca do comportamento decorativo dos caranguejos aranha, contudo poucas espécies foram analisadas. Ademais, a morfologia e diversidade das cerdas foram alvo de raros trabalhos. O revestimento aveludado encontrado em algumas espécies de Psinae nunca recebeu nenhum tipo de atenção, e foi um aspecto ignorado nessas espécies até então. Tudo que é conhecido sobre decoração nos caranguejos majídeos está diretamente relacionado com a existência das cerdas em gancho, responsáveis pela fixação mecânica de material decorativo sobre o animal. Nas quatro espécies aqui analisadas, foi encontrado um total de 17 tipos de cerdas, detalhadamente descritos, sendo a maioria delas nunca antes relatada na literatura. De fato, não conseguimos comprovar as respectivas funções de cada tipo de cerda, nem os aspectos filogenéticos de tais estruturas para essas espécies, no entanto, acreditamos que de alguma forma essas cerdas desempenhem algum papel indispensável na manutenção do hábito decorativo de cada espécie. Afinal, são cerdas que recobrem absolutamente toda a carapaça desses animais, inclusive áreas onde as cerdas em gancho não estão presentes e ainda assim possuem material decorativo anexado. Reconhecemos a necessidade de outros tipos de análises, assim como, o estudo de outras espécies para maiores esclarecimentos, contudo, o reconhecimento morfológico dessas cerdas representa o passo inicial. Esperamos desta forma, que nossos resultados possam contribuir e estimular estudos futuros, para assim, podermos sanar as muitas questões em aberto sobre o comportamento decorativo dos majídeos.

Referências

- Acuña, F.H., Excoffon, A.C., Scelzo, M.A. 2003. Mutualism between the sea anemone *Antholoba achates* (Drayton, 1846) (Cnidaria: Actiniaria: Actinostolidae) and the spider crab *Libinia spinosa* Milne-Edwards, 1834 (Crustacea: Decapoda, Majidae). *Belgian Journal of Zoology*, 133(1): 85-87.
- Amador, G.J. and Hu, D.L. 2015. Cleanliness is next to godliness: mechanisms for staying clean. *Journal of Experimental Biology*, 218: 3164-3174.
- Aurivillius, C.W. 1889. Die Maskirung der oxyrrhynchen Decapoden. *Kongliga Svenska vetenskaps Akademiens Handlingar*, 23(4): 1-72.
- Bauer R.T. 1989. Decapod crustacean grooming: functional morphology, adaptive value, and phylogenetic significance. In: Felgenhauer, B., Watling, L., Thistle, A. Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea. Rotterdam. pp. 49-74.
- Berke, S.K., Woodin, S.A. 2008. Energetic costs, ontogenetic shifts and sexual dimorphism in spider crab decoration. *Functional Ecology*, 22: 1125–1133.
- Berke, S.K., Woodin, S.A. 2009. Behavioral and morphological aspects of decorating in *Oregonia gracilis* (Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Biology*, 128(2): 172-181.
- Brooker, R.M., Muñoz Ruiz, E.C., Sih, T.L., Dixon, D.L. 2008. Shelter availability mediates decorating in the majoid crab, *Camposcia retusa*. *Behavioral Ecology*, 29(1), 179–185.
- Colavite, J., Windsor, A.M., Santana, W. 2019. Three new species and a new genus of majoid crabs from the eastern Pacific (Decapoda, Brachyura). *ZooKeys*, 825: 1-24.
- Colavite, J., Windsor, A.M., Santana, W. 2020. A new genus for *Pericera septemspinosa* Stimpson, 1871 and *Pericera heptacantha* Bell, 1836 (Crustacea, Brachyura,

- Majoidea), based on morphology and molecular data. *Zoosystematics and Evolution*, 96(1): 205-216.
- Cruz-Rivera, E. 2001. Generality and specificity in the feeding and decoration preferences of three Mediterranean crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 266: 17–31.
- Duncan, R.P., Autumn, K., Binford, G.J. 2007. Convergent setal morphology in sand-covering spiders suggests a design principle for particle capture. *Proceedings the Royal Society B*, 274: 3049–3056.
- Fuseya, R., Yokokura, K., Watanabe, S. 2001. Morphology and distribution of setae used for decorating on the dorsal carapace of the spider crab, *Pugettia quadridens quadridens* (De Haan) (Brachyura: Majidae). *Crustacean Research*. 30: 154-159.
- Garm, A. 2004. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zool. J. Linnean Soc.* 142, 233–252.
- Garm, A., Watling, L. 2013. The crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation. In *Functional Morphology and Diversity* (eds L Watling, M Thiel). Oxford, UK: Oxford University Press. pp. 167- 198.
- Gawryszewski, F.M. 2014. Evidence suggests that modified setae of the crab spiders *Stephanopsis* spp. fasten debris from the background. *Zoomorphology*, 133: 205–215.
- Guinot, D., Wicksten, M.K. 2015. Camouflage: carrying behaviour, decoration behaviour, and other modalities of concealment in Brachyuran. In: *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea 9C (71-11) Decapoda: Brachyura (part 1)* (eds P Castro, P.J.F Davie, D Guinot, F.R Schram, J.C von Vaupel Klein). Leiden: Brill. pp. 583-638.

- Hall, J.R., Cuthill, I.C., Baddeley, R., Shohet, A.J., Scott-Samuel, N.E. 2013. Camouflage, detection and identification of moving targets. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1758): 20130064.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2008. Alternative camouflage strategies mediate predation risk among closely related co-occurring kelp crabs. *Oecologia*, 155: 519–528.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2009. Evolution of decoration in majoid crabs: A comparative phylogenetic analysis of the role of body size and alternative defensive strategies. *The American Naturalist*, 173: 566–578.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2011. Camouflage in decorator crabs: integrating ecological, behavioral and evolutionary approaches. In *Animal Camouflage* (eds M, Stevens, S, Merilaita) pp. 212-236. University College London, UCL: Cambridge University Press.
- Ioannou, C.C., Krause, J. 2009. Interactions between background matching and motion during visual detection can explain why cryptic animals keep still. *Biology Letters*, 5(2): 191-193.
- Jacques, F. 1989. The setal system of crustaceans: types of setae, groupings, and functional morphology. In *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea* (eds B.E Felgenhauer, L Watling, A.B Thistle). Rotterdam, NL: CRC Press / Balkema. pp. 1-13.
- Martinelli, M., Calcinai, B., Bavestrello, G. 2006. Use of sponges in the decoration of *Inachus phalangium* (Decapoda, Majidae) from the Adriatic Sea. *Italian Journal of Zoology*, 73(4): 347–353.

- McLay, C.L. 2020. Camouflage by the masking crab, *Notomithrax ursus* (Herbst, 1788) (Decapoda: Brachyura: Majidae): is it a decorator or a dressmaker? *Journal of Crustacean Biology*, 1-11.
- Pack, Y.M. 1982. Masking behaviour and related biology of *Notomithrax ursus* (Oxyrhyncha: Majidae). Tese (doctor of philosophy in zoology), University of Canterbury, Christchurch, New Zealand. 405p.
- Pohle, G. and Telford, M. 1981. Morphology and classification of Decapod Crustacean larval setae: a scanning electron microscope study of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura: Pinnotheridae). *B. Mar. Sci.* 31(3), 736–752.
- Rathbun, M.J. 1925. The spider crabs of America. Washington, Smithsonian Institution: United States Government Publishing Office.
- Salazar, M.A., Brooks, W.R. 2012. Morphology, distribution and comparative functional morphology of setae on the carapace of the Florida speck claw decorator crab *Microphrys bicornutus* (Decapoda, Brachyura). *Journal of Marine Science: Research and Development*, 2(3): 109.
- Sallam, W.S., Fedekar, F.M and Wicksten, M.K. 2007. Masking behavior of the spider crab, *Hyastenus hilgendorfi* (De Man, 1887) (Brachyura, Majidae) from the Suez Canal, Egypt. *Crustaceana*, 80 (2): 235-245.
- Skelhorn, J., Rowe, C. 2016. Cognition and the evolution of camouflage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20152890.
- Stachowicz, J.J., Hay, M.E. 1999. Reducing predation through chemically mediated camouflage: indirect effects of plant defenses on herbivores. *Ecology*, 80(2): 495–509.

- Stevens, M., Merilaita, S. 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364: 423 – 427.
- Stevens, M., Rong, C.P., Todd, P.A. 2013. Colour change and camouflage in the horned ghost crab *Ocypode ceratophthalmus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109: 257–270.
- Szebeni, T., Hartnoll, R.G. 2005. Structure and distribution of carapace setae in British spider crabs. *Journal of Natural History*, 39(44): 3795-3809.
- Thanh, P.D., Wada, K., Sato, M., Shirayama, Y. 2003. Decorating behaviour by the majid crab *Tiarinia cornigera* as protection against predators. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 83, 1235-1237.
- Thomas, W.J. 1970. The setae of *Astropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). *Journal of Zoology*, 60: 91-142.
- Thomas, W.J. 1970. The setae of *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). *Journal of Zoology, London*, 160: 91–142.
- Watling, L. 1989. A classification system for crustacean setae based on the homology concept. In Felgenhauer, B.E., Watling, L. and Thistle, A.B. (Eds), *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea*. CRC Press / Balkema, Rotterdam, pp. 15–26
- Weirauch, C. 2006. Anatomy of Disguise: Camouflaging structures in Nymphs of some Reduviidae (Heteroptera). *American Museum Novitates*, 3542: 1–18.
- Wicksten, M.K. 1976. Studies on hooked setae of *Hyaslyratus* (Brachyura: Majidae). *Syesis*. 9: 367-368.

- Wicksten, M.K. 1979. Decorating behavior in *Loxorhynchus crispatus* Stimpson and *Loxorhynchus grandis* Stimpson (Brachyura, Majidae). *Crustaceana Supplement*, 5: 37-46.
- Wicksten, M.K. 1980. Decorator Crabs. *Scientific American*, 242(2): 146-157.
- Wicksten, M.K. 1986. Carrying behavior in brachyuran crabs. *Journal of Crustacean Biology*, 6(3): 364-369.
- Wicksten, M.K. 1993. A review and a model of decorating behavior in spider crabs (Decapoda, Brachyura, Majidae). *Crustaceana*, 64(3): 314-325.
- Wilson, R. 1987. Substrate selection and decorating behavior in *Acanthonyx petiveri* related to exoskeleton color (Brachyura, Majidae). *Crustaceana*, 52(2): 135-140.
- Windsor, A.M., Felder, D.L. 2014. Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae Macleay (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Systematics*, 28: 145–173.
- Winterton, S.L. 2009. Scales and Setae. In *Encyclopedia of Insects (Second Edition)* (eds VH Resh, RT Cardé) pp. 901–904. Cambridge: Academic Press.
- Woods, C.M.C., McLay, C.L. 1994. Masking and ingestion preferences of the spider crab *Notomithraxurus* (Brachyura: Majidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 28(1): 105-111.
- Wortham, J.L., LaVelle, A.D. 2016. Setal Morphology of Grooming Appendages in the Spider Crab, *Libinia dubia*. *Journal of morphology*, 277: 1045–1061.

Considerações finais

Além dos apêndices multiarticulados, as cerdas são a característica mais onipresente dos crustáceos, apresentando imensa variação de estilos e formas (Watling, 1989). Entretanto, raramente são utilizadas nas avaliações fisiológicas e ecológicas das espécies (Farmer, 1974; Watling, 1989), sendo majoritariamente discutidas as cerdas presentes nos apêndices bucais ou relacionadas ao comportamento de grooming (Watling, 1989). Quando levamos em consideração a escassa literatura a respeito das cerdas presentes na carapaça dos caranguejos majídeos, conseguimos concluir que as cerdas em gancho são de fato as únicas estruturas conhecidas por seu papel na adesão de material decorativo (ver Boone, 1930; Wicksten, 1980; Aurivillius, 1889; Hultgren & Stachowicz, 2011; Salazar & Brooks, 2012).

Não há dúvidas a respeito dos benefícios oriundos do comportamento decorativo dos majídeos. Contudo, os mecanismos relacionados a esse comportamento ainda permanecem um mistério para a maioria das espécies. Nesse estudo, acrescentamos o conhecimento das cerdas da carapaça de quatro espécies de Pisinae, incluindo majoritariamente descrições de cerdas até então desconhecidas. Além, de mostrarmos em *Macrocoeloma trispinosum* os primeiros indícios do que acreditamos ser algum tipo de secreção química, que possivelmente auxilie no hábito decorativo dessa espécie. Especulamos também que este potencial secretor se estenda para outras espécies aqui analisadas, como *Libinia spinosa* e *Stenocionops furcatus*, visto que são revestidas por cerdas morfológicamente muito similares (Fig. 18). Além disso, são espécies próximas filogeneticamente, que compõe um clado bem suportado por características genéticas e morfológicas (Windsor and Felder, 2014; Colavite et al., 2019; Colavite, et al., 2020).

O estudo da camuflagem por decoração nos caranguejos majídeos é um vasto caminho a ser percorrido. Existem muitos aspectos a serem compreendidos, e o reconhecimento morfológico dos tipos setais encontrados nas diferentes espécies decoradoras desta vasta família, é um dos caminhos para essa compreensão. Esperamos que nossas análises futuras possam contribuir para com o esclarecimento de algumas questões que aqui permaneceram em aberto. As análises histológicas das cerdas de *Libinia spinosa*, *Notolopas brasiliensis*, *Pelia rotunda* e *Stenocionops furcatus* estão em processamento e em breve serão concluídas. Buscaremos desta forma, traçar correlações mais seguras acerca das respectivas funções dos diferentes tipos de cerdas, constatando com segurança se *Libinia spinosa* e *Stenocionops furcatus*, também mostram algum índice de secreção química.

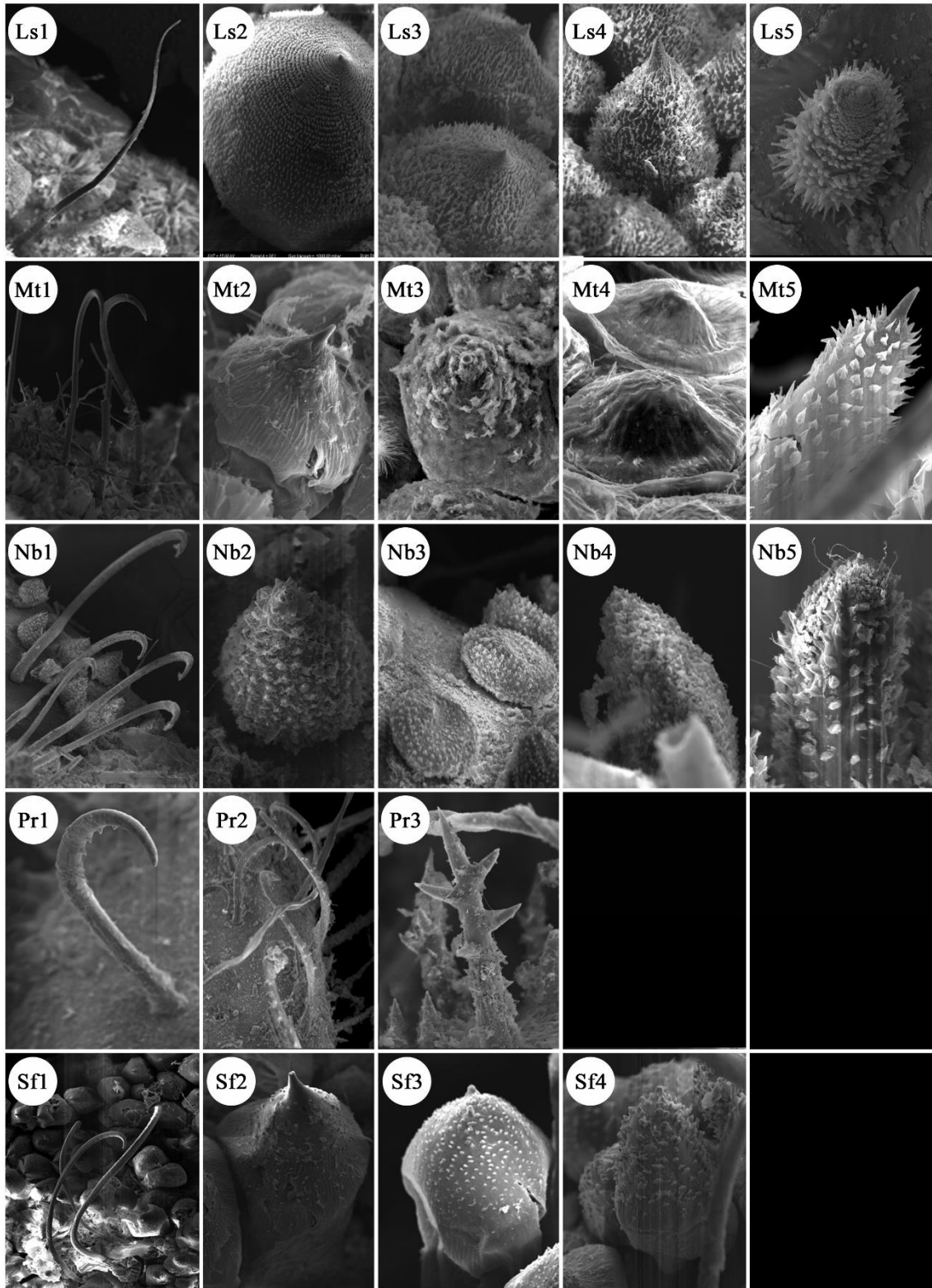


Figura 18. Compilado com todas as cerdas encontradas nas cinco espécies analisadas. Ls1 - Sf-4, microscopia eletrônica de varredura. Ls-1 - Ls-5, cerdas encontradas na carapaça de *Libinia spinosa* H. Milne Edwards in Guérin, 1832. Mt-1 - Mt-5, cerdas encontradas na carapaça de *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825). Mt-1, hooked setae. Mt-2, velvet setae. Mt-3, velvet variation. Mt-4, depressa setae. Mt-5, cattail setae.

Nb-1 - Nb-5, cerdas encontradas na carapaça de *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886. Pr-1 - Pr-3, cerdas encontradas na carapaça de *Pelia rotunda* A. Milne-Edwards, 1875. Sf-1 - Sf-4, cerdas encontradas na carapaça de *Stenocionops furcatus* (Olivier, 1791).

Referências

- Aurivillius, C.W. 1889. Die Maskirung der oxyrrhynchen Decapoden. *Kongliga Svenska vetenskaps Akademiens Handlingar*, 23(4): 1-72.
- Boone, L. 1930. Scientific results of the cruises of the Yachts “Eagle” and “Ara”, 1921-1928, William, K. Vanderbilt, commanding. Crustacea: Stomatopoda and Brachyura. Huntington, NY: Bulletin of the Vanderbilt Marine Museum. 228p.
- Colavite, J., Windsor, A.M., Santana, W. 2019. Three new species and a new genus of majoid crabs from the eastern Pacific (Decapoda, Brachyura). *ZooKeys*, 825: 1-24.
- Colavite, J., Windsor, A.M., Santana, W. 2020. A new genus for *Pericera septemspinosa* Stimpson, 1871 and *Pericera heptacantha* Bell, 1836 (Crustacea, Brachyura, Majoidea), based on morphology and molecular data. *Zoosystematics and Evolution*, 96(1): 205-216.
- Farmer A.S. 1974. The functional morphology of the mouthparts and pereopods of *Nephrops noruegicus* (Decapoda: Nephropide). *Journal of Natural History*, 8: 121-142.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2011. Camouflage in decorator crabs: integrating ecological, behavioral and evolutionary approaches. In *Animal Camouflage* (eds M, Stevens, S, Merilaita) pp. 212-236. University College London, UCL: Cambridge University Press.

-
- Salazar, M.A., Brooks, W.R. 2012. Morphology, distribution and comparative functional morphology of setae on the carapace of the Florida speck claw decorator crab *Microphrys bicornutus* (Decapoda, Brachyura). *Journal of Marine Science: Research and Development*, 2(3): 109.
- Watling, L. 1989. A classification system for crustacean setae based on the homology concept. In Felgenhauer, B.E., Watling, L. and Thistle, A.B. (Eds), *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea*. CRC Press / Balkema, Rotterdam, pp. 15–26
- Wicksten, M.K. 1980. Decorator Crabs. *Scientific American*, 242(2): 146-157.
- Windsor, A.M., Felder, D.L. 2014. Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae Macleay (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Systematics*, 28: 145–173.