



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu

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

**LAIRA LIANOS**

**MORFOLOGIA COMPARADA DOS GONÓPODOS I E II DE  
MITHRACIDAE (CRUSTACEA: DECAPODA: BRACHYURA)**

BOTUCATU  
2017

**LAIRA LIANOS**

**MORFOLOGIA COMPARADA DOS GONÓPODOS I E II DE  
MITHRACIDAE (CRUSTACEA: DECAPODA: BRACHYURA)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, pós-graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Zoologia, sob orientação do Prof. Dr. William Santana.

**BOTUCATU  
2017**

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 comparada dos gonópodos I e II de  
Mithracidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) / Laira  
Lianos. - Botucatu, 2017

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista  
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de  
Botucatu

Orientador: William Santana

Capes: 20402007

1. Caranguejo - Reprodução. 2. Decapode (Crustaceo).  
3. Microscopia eletrônica de varredura. 4. Taxonomia  
numérica.

Palavras-chave: Microscopia eletrônica de varredura;  
Sistema reprodutor masculino; Taxonomia.

**LAIRA LIANOS**

**MORFOLOGIA COMPARADA DOS GONÓPODOS I E II DE  
MITHRACIDAE (CRUSTACEA: DECAPODA: BRACHYURA)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, pós-graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Zoologia, sob orientação do Prof. Dr. William Santana.

Banca examinadora:

---

Prof. Dr. William Santana  
Universidade do Sagrado Coração

---

Prof. Dr. Fernando José Zara  
Unesp Jaboticabal

---

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

Botucatu, 16 de fevereiro de 2017.

Meus queridos pais, o que seria da minha vida sem vocês?

Agradeço pelo apoio e incentivo incondicional e 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.

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 Michelle por todos os anos de amizade, companheirismo e por me aturar em todos os momentos.

Ao Laboratório de Sistemática Zoológica e a todos os meus companheiros de laboratório, Michelle, Jessica, Gabriel, Rafael, Amanda, Carol e Caio pelo apoio, amizade, auxílio e cervejas.

Ao laboratório IML e a todos os companheiros Maria Alice, Lucas, Camila, Guilherme, Léo, Timóteo e Fernanda por terem me acolhido tão bem, pelo apoio, ajuda e amizade. À técnica Márcia que tanto nos ajudou e ensinou durante esses anos. Ao professor Juan Antônio Bolaños que muito nos auxiliou durante as coletas na Venezuela.

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. Ao meu namorado 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 a pouco tempo 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.

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

“ É muito melhor lançar-se em busca de conquistas grandiosas, mesmo expondo-se ao fracasso, do que alinhar-se com os pobres de espírito, que nem gozam muito nem sofrem muito, porque vivem numa penumbra cinzenta, onde não conhecem nem vitória, nem derrota. ”

(Theodore Roosevelt)

## RESUMO

Ao contrário dos outros Decapoda, os caranguejos Brachyura apresentam espermatozoides desprovidos de flagelo. A transferência destas células para a fêmea é realizada com o auxílio do primeiro e segundo par de pleópodos modificados em órgão copulador, os gonópodos. Estas estruturas são fundamentais para a determinação taxonômica dos Brachyura, visto que cada espécie apresenta morfologia singular deste aparato reprodutor. A superfamília Majoidea representa um grande grupo dentro de Brachyura, porém suas relações internas são pouco conhecidas, o que torna a taxonomia de Mithracidae extremamente conturbada. Desta forma, o presente estudo descreve a morfologia dos gonópodos I e II de 12 espécies de Mithracidae, além de *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) e confronta os caracteres morfológicos descritos com as recentes hipóteses filogenéticas propostas para o grupo. Para tal, foram utilizadas técnicas em estereomicroscopia e microscopia eletrônica de varredura (MEV). As análises em MEV permitiram identificar regiões estruturais até então desconhecidas e que podem acrescentar informações importantes acerca do funcionamento fisiológico e mecânico da cópula em Majoidea. Além disso, os gonópodos apresentam similaridades morfológicas dentro de cada gênero, sendo que nossos resultados corroboram com as hipóteses filogenéticas propostas com base em caracteres moleculares, salvo algumas exceções. Dentre elas, *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790) e *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) apresentam diferenças morfológicas nos gonópodos que contrariam a sinonímia proposta para estas duas espécies. Ademais, *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875), que foi incluso na família Mithracidae, possui características que diferem significativamente do padrão encontrado para esta família, enquanto *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825), excluído de Mithracidae, compartilha muitas características com os demais membros desta família.

Palavras chave: Sistema reprodutor masculino; microscopia eletrônica de varredura; taxonomia.



## ABSTRACT

Unlike other groups of animals, the Brachyuran crabs have spermatozoa without flagellum. Thus, the transfer of these cells for the female is performed with the first and second pair of pleopods modified in copulatory organs, the gonopods. These structures are essential to the taxonomic identification in Brachyura, since each species have an unique morphology of the reproductive apparatus. The superfamily Majoidea represents a large group within Brachyura, however their internal relationship is poorly known, making the taxonomy of Mithracidae extremely difficult. Therefore, the present study describes the morphology of gonopods I and II of 12 species of Mithracidae, besides *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) and confronts the morphological characters described here with the most recent phylogenetic hypotheses for the family. We used analytical techniques of estereomicroscopy and scanning electron microscopy (SEM). The SEM analysis identified structural regions unknown until now and can add important information about physiological and mechanical operation of the copulation in Majoidea. In addition, the gonopods share morphological similarities within each genera corroborating with the phylogenetic hypotheses based on molecular characters, except for a few exceptions. Among them, *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790) and *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) have morphological distinctions in the gonopods that contradict the synonym proposed to both species. Furthermore, *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875), included in the Mithracidae, has characteristics that differ significantly from the pattern of the family, while *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825), recently excluded of the family, shares many characteristics with the other members of the Mithracidae.

Key words: Male reproductive system; scanning electron microscopy; taxonomy.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Gonópodos I de *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790). A, Vista esternal. B, Vista abdominal. LD, lobo distal; LL, lobo lateral; LM, lobo mesial; LP, lobo proximal; PA, placa apical; PM, processo mesial; SE, sutura esternal. Fonte: Elaborado pelo autor..... 17

Figuras 2 – Gonópodos I e II de *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920). A, face esternal do gonópodo I; B, ápice (face abdominal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos no ápice do gonópodo I; F, Rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....19

Figuras 3 – Gonópodos I e II de *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790). A, face abdominal do gonópodo I; B, ápice (face esternal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face esternal do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor. ....20

Figuras 4 – Gonópodos I e II de *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818). A, face abdominal do gonópodo I; B, ápice (face esternal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face lateral do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....21

Figuras 5 – Gonópodos I e II de *Damithrax tortugae* (Rathbun, 1920). A, face esternal do gonópodo I; B, ápice (face esternal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor. ....22

Figuras 6 – Gonópodos I e II de *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825). A, face esternal do gonópodo I; B, ápice (face abdominal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....23

Figuras 7 – Gonópodos I e II de *Mithraculus coryphe* (Herbst, 1801). A, face esternal do gonópodo I; B, ápice (face esternal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensilas no

ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, cerdas plumosas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....24

Figuras 8 – Gonópodos I e II de *Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards, 1875. A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I com detalhe do espinho agudo no processo mesial; C, ápice do gonópodo II; D, sensilas no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....25

Figuras 9 – Gonópodos I e II de *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensilas no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo I; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....26

Figuras 10 – Gonópodos I e II de *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor. ....27

Figuras 11 – Gonópodos I e II de *Nonala holderi* (Stimpson, 1871). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face mesial) do gonópodo I; C, cerdas plumosas na base do gonópodo I; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, fileiras de sensilas no ápice do gonópodo I; F, ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, rugas e abertura no ápice do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor. ....28

Figuras 12 – Gonópodos I e II de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, cerdas plumosas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....29

Figuras 13 – Gonópodos I e II de *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875). A, face externa do gonópodo I; B, início da placa apical (face abdominal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, ápice (face abdominal) do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor. ....30

Figuras 14 – Gonópodos I e II de *Teleophrys ruber* (Stimpson, 1871). A, face esternal do gonópodo I; B, ápice (face esternal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.....31

Figura 15 – Árvore filogenética proposta com base nos resultados moleculares de Windsor & Felder (2014) e mapeamento das principais características do gonópodo I das espécies analisadas. Fonte: Modificado pelo autor.....37

Figura 16 – Gonópodo I de Mithracidae e *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) analisadas em microscopia eletrônica de varredura. A, *Nonala holderi* (Stimpson, 1871) face esternal; B, *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) face esternal; C, *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790) face abdominal; D, *Damithrax tortugae* (Rathbun, 1920) face esternal; E, *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) face abdominal; F, *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) face esternal; G, *Teleophrys ruber* (Stimpson, 1871) face esternal; H, *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790) face esternal; I, *Mithraculus coryphe* (Herbst, 1801) face esternal; J, *Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards face esternal; K, *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818) face esternal; L, *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875) face esternal; M, *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) face esternal. Fonte: Elaborado pelo autor. ....38

Figura 17 – Imagens do gonópodo I de todas as espécies de Mithracidae e *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) analisadas em estereomicroscópio. A, *Nonala holderi* (Stimpson, 1871) face esternal; B, *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) face esternal; C, *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) face esternal; D, *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) face esternal; E, *Teleophrys ruber* (Stimpson, 1871) face esternal; F, *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790) face esternal; G, *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818) face esternal; H, *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875) face abdominal; I, *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) face esternal. Fonte: Elaborado pelo autor. ....38

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	11
<b>2 OBJETIVOS</b> .....	14
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	15
3.1 COLETA DOS ESPÉCIMES.....	15
3.2 ESTEREOMICROSCOPIA.....	15
3.3 MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV).....	16
4.1 ELEMENTOS DE MORFOLOGIA.....	16
<b>4 RESULTADOS</b> .....	18
4.1 DESCRIÇÃO DOS GONÓPODOS.....	18
<i>Damithrax caribbaeus</i> (Rathbun, 1920).....	18
<i>Damithrax hispidus</i> (Herbst, 1790).....	19
<i>Damithrax spinosissimus</i> (Lamarck, 1818).....	20
<i>Damithrax tortugae</i> (Rathbun, 1920).....	21
<i>Macrocoeloma trispinosum</i> (Latreille, 1825).....	22
<i>Mithraculus coryphe</i> (Herbst, 1801).....	23
<i>Mithraculus forceps</i> A. Milne-Edwards, 1875.....	24
<i>Mithraculus sculptus</i> (Lamarck, 1818).....	25
<i>Mithrax aculeatus</i> (Herbst, 1790).....	26
<i>Nonala holderi</i> (Stimpson, 1871).....	27
<i>Omalacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825).....	28
<i>Pitho laevigata</i> (A. Milne-Edwards, 1875).....	29
<i>Teleophris ruber</i> (Stimpson, 1871).....	30
<b>5 DISCUSSÃO</b> .....	32
<b>6 CONCLUSÃO</b> .....	40
<b>REFERENCIAS</b> .....	41

## 1 INTRODUÇÃO

A infraordem Brachyura compreende os crustáceos comumente conhecidos como caranguejos e inclui 101 famílias com 7250 espécies, sendo elas distribuídas em todas as regiões do globo terrestre (Davie et al., 2015). O sistema reprodutor masculino dos Brachyura apresenta uma série de modificações morfológicas em seu espermatozoide que é desprovido de flagelo. Estes são comumente caracterizados pelo acrossomo central arredondado, circundado pelo núcleo e por braços radiais imóveis (Adiyodi & Subramoniam, 1983; Jameison, 1994; Tudge, 2009).

Para a maioria das espécies de caranguejos, os espermatozoides não são transferidos livremente em meio fluido, mas sim envoltos em um envelope protetor formado por secreções produzidas pelo vaso deferente e por glândulas sexuais acessórias do macho. Esta estrutura, denominada espermatóforo, tem como principal função proteger os gametas durante a transferência de esperma para a fêmea (Krol et al., 1992). Considerando o fato dos espermatozoides serem imóveis, o sucesso da cópula depende da inserção precisa dos espermatóforos no sistema reprodutor feminino (Adiyodi & Subramoniam, 1983). A transferência do espermatóforo para a fêmea é realizada com o auxílio do primeiro e segundo par de pleópodos, que são modificados em órgão copulador acessório, chamados gonópodos (Hartnoll, 1969). O primeiro par (GI) é caracterizado por gonópodos tubulares e ocos que trabalham em consonância com o segundo par (GII), formando estruturas similares a pistões ou êmbolos que impulsionam o espermatóforo para fora do tubo (McLaughlin, 1983; Bauer, 1986). O funcionamento do pênis e dos gonópodos como uma única estrutura é uma importante sinapomorfia dos Brachyura (Guinot et al., 2013).

Para assegurar o total sucesso da fertilização, é essencial uma interação precisa dos gonópodos com os orifícios genitais da fêmea, representando assim um encaixe perfeito. Os dois pares de gonópodos do macho, são também estruturas fundamentais para a determinação taxonômica dos caranguejos. A maioria das espécies apresenta uma morfologia singular deste aparato reprodutor, onde sua especificidade se deve ao funcionamento das estruturas genitais como um sistema semelhante ao da chave/fechadura (Smalley, 1964). Diversos autores utilizam e demonstram a importância do estudo da morfologia dos gonópodos como fonte de caracteres diagnósticos das espécies de Brachyura em geral e Majoidea em particular (Garth, 1958; Griffin & Tranter, 1986; Martin & Abele, 1986). Melo (2003), também utilizou a morfologia dos gonópodos como importante caráter taxonômico, incluindo esta estrutura em chaves de identificação para espécies brasileira de Brachyura de água doce.

Dentre os Brachyura, a superfamília com maior representatividade é Majoidea, composta em sua maioria por caranguejos de médio e pequeno porte. Atualmente, dependendo da classificação adotada, Majoidea compreende 8 famílias e algumas subfamílias, sendo suas espécies popularmente conhecidas como caranguejos-aranha (De Grave et al., 2009; Davie et al., 2015). Juntamente com os Xanthoidea, estas duas superfamílias representam os dois maiores grupos de Brachyura, onde ambos têm suas relações internas menos compreendidas (Ng et al., 2008). Talvez, por esta razão, a subdivisão de Majoidea em famílias e subfamílias seja tão conturbada. Um ponto central desta discussão são os Mithracidae que teve seu posicionamento taxonômico por inúmeras vezes modificado (Wagner, 1990; Ng et al., 2008; De Grave, 2009; Windsor & Felder, 2014).

A família Mithracidae MacLeay, 1838, por sua vez, é composta atualmente por 13 gêneros e 60 espécies, sendo que 35 tem o Atlântico Ocidental como sua área de ocorrência (Davie et al., 2015). Diversas espécies deste grupo estão intimamente associadas a esponjas, anêmonas e corais, já que utilizam esse ambiente como fonte alimentar, refúgio de predadores, reprodução e simbiose (Garth, 1984; Windsor & Felder, 2014). Esta família tem sido protagonista de intensas revisões taxonômicas e debates sobre suas relações evolutivas, principalmente relacionadas aos gêneros *Mithrax* Latreille, 1818 e *Mithraculus* White, 1847 e o complexo de espécies que compõem estes grupos (Wagner, 1990; Santana et al., 2003; Windsor & Felder, 2009, 2014). Porém, diversos autores apresentam resultados conflitantes quando comparados caracteres genéticos e morfológicos (adultos e larvais), confirmando a necessidade de estudos adicionais que possam contribuir com as recentes hipóteses filogenéticas.

O estudo da morfologia dos apêndices reprodutores, a ultraestrutura do espermatozoide e as análises moleculares tornaram-se ferramentas muito importantes para a compreensão da taxonomia de grandes grupos e diferenciação de espécies crípticas. Além disso, são importantes caracteres a serem utilizados para a proposição de hipóteses filogenéticas, já que modificações sofridas por pressões adaptativas não refletem diretamente nestas estruturas (Martin & Abele, 1986; Wagner, 1990; Tudge et al., 2009; Baeza et al., 2010; Windsor & Felder, 2009, 2014). Séries ontogenéticas e um estudo detalhado da morfologia dos gonópodos foram utilizados por Wagner (1990) na separação de várias espécies de *Mithrax* Latreille, 1818 e *Mithraculus* White, 1847, sendo que os gonópodos foram fundamentais para a diferenciação de espécies nestes gêneros. Mais recentemente, dados moleculares têm sido amplamente utilizados nas análises de Mithracidae, a fim de estabelecer hipóteses filogenéticas mais bem sustentadas para este grupo (Baeza et al., 2010; Windsor & Felder, 2014). Em seu recente estudo molecular

envolvendo vários gêneros e espécies desta família, Windsor e Felder (2014) fizeram diversas modificações, com suporte para sustentar Mithracidae como família e para classifica-la como Americana, com um único representante conhecido no atlântico oriental (*Mithrax caboverdianus*). Ademais este estudo excluiu da família cinco gêneros (*Macrocoeloma*, *Micippa*, *Picroceroides*, *Stenecionops* e *Tiarinia*), incorporou dois gêneros (*Hemus* e *Pitho*), nomeou dois gêneros (*Nonala* e *Damithrax*) e ressuscitou outros dois (*Omalacantha* e *Teleophrys*) com reacomodação de 12 espécies.

Contudo, diversas questões relacionadas à biologia reprodutiva dos Mithracidae ainda precisam ser estudadas e esclarecidas, como a morfologia dos gonópodos e as interações espécie-específica destes órgãos copuladores. A descrição morfológica permite inferir sobre a existência de padrões que ajudem numa melhor separação morfológica das espécies e gêneros de Mithracidae. Além disso, compreender as regiões morfológicas e compará-las filogeneticamente pode fornecer informações valiosas a respeito da evolução dos mecanismos copulatórios dentro do grupo.



## 2 OBJETIVOS

- Descrever os gonópodos I e II de adultos de 12 espécies incluídas em sete gêneros de Mithracidae, além de *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825), previamente considerado como Mithracidae e atualmente *incertae sedis* em Majoidea.
- Confrontar os caracteres morfológicos descritos com as hipóteses filogenéticas moleculares com o intuito de averiguar se as modificações morfológicas corroboram as modificações taxonômicas propostas nas análises moleculares.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 COLETA DOS ESPÉCIMES

Foram coletados indivíduos adultos das 12 espécies de Mithracidae e *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) manualmente durante o período entre marés, com mergulho livre e autônomo. As coletas foram realizadas no Brasil em Ubatuba/SP (23°26'02"S 45°04'16"W) e na Venezuela em Isla Margarita (11°01'04"N 63°55'20"O) e Isla La Tortuga (10°55'54"N 65°18'29"O) em diferentes datas. A relação das espécies de Mithracidae com as respectivas localidades de coleta utilizadas no presente estudo está detalhada na tabela 1.

Tabela 1: Espécies de Mithracidae e *Macrocoeloma trispinosum* estudadas, número amostral e suas localidades de coleta.

<b>Espécies</b>	<b>Gonópodos</b>	<b>Número amostral</b>	<b>Localidade</b>
<i>Damithrax caribbaeus</i>	X	2	Venezuela
<i>Damithrax hispidus</i>	X	2	Ubatuba
<i>Damithrax spinosissimus</i>	X	1	Venezuela
<i>Damithrax tortugae</i>	X	1	Ubatuba
<i>Macrocoeloma trispinosum</i>	X	2	Venezuela
<i>Mithraculus coryphe</i>	X	2	Ubatuba
<i>Mithraculus forceps</i>	X	4	Ubatuba
<i>Mithraculus sculptus</i>	X	2	Venezuela
<i>Mithrax aculeatus</i>	X	2	Venezuela
<i>Nonala holderi</i>	X	2	Venezuela
<i>Omalacantha bicornuta</i>	X	1	Ubatuba
<i>Pitho laevigata</i>	X	2	Venezuela
<i>Teleophris ruber</i>	X	2	Venezuela

Fonte: Elaborado pelo autor.

#### 3.2 ESTEREOMICROSCOPIA

Os espécimes coletados foram dissecados em estereomicroscópio para retirada de um gonópodo I e um gonópodo II. Posteriormente, os gonópodos foram fixados em formalina tamponada a 4%, durante 48 horas e estocados em etanol 70%. As imagens foram obtidas com auxílio do estereomicroscópio Leica MZ7s e programa Leica IM50 no laboratório de Morfologia de Invertebrados da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinária da UNESP de Jaboticabal-SP.

### 3.3 MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV)

Depois de dissecados, os gonópodos destinados à microscopia eletrônica de varredura foram submetidos ao seguinte protocolo (Robinson et al., 1985): as amostras foram fixadas em formalina tamponada a 4%, durante 48 horas e posteriormente submetidas ao processo de desidratação em sequência crescente de soluções de álcool 30-100%. Após a desidratação foi realizada a secagem completa do material em ponto crítico CPD 020 da Balzers Union, com CO<sub>2</sub> líquido. Após desidratados, os gonópodos foram montados em stubs aderidos com fita dupla face. Em seguida o material foi metalizado em aparelho MED 010 da Balzers Union, com camada de 10 nm de ouro. Os materiais foram analisados e fotografados em microscópio eletrônico de varredura S.E.M. 5154 da Jeol, com voltagens variando de 10-20 K, no laboratório de microscopia eletrônica da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinária da UNESP de Jaboticabal-SP.

### 3.4 ELEMENTOS DE MORFOLOGIA

(Figs. 1A-B)

Para descrição detalhada dos gonópodos I e II das 12 espécies de Mithracidae e de *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825), foram adotadas nomenclaturas para cada região morfológica com base na descrição dos caranguejos dulcícolas *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Pinheiro & Santana, 2016).

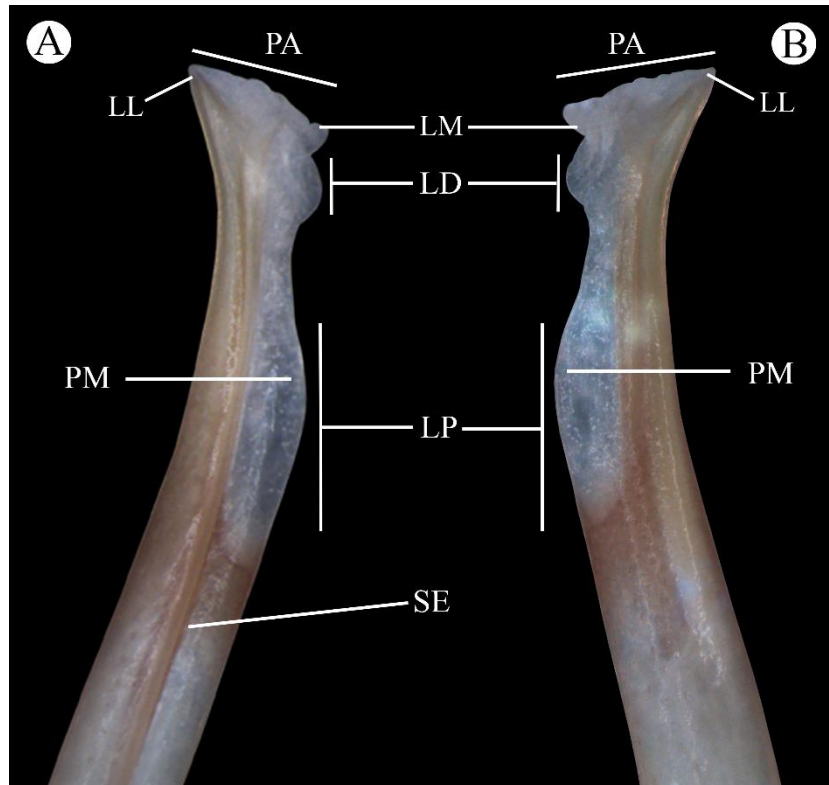


Figura 1 – Gonópodos I de *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790). A, Vista esternal. B, Vista abdominal. LD, lobo distal; LL, lobo lateral; LM, lobo mesial; LP, lobo proximal; PA, placa apical; PM, processo mesial; SE, sutura esternal. Fonte: Elaborado pelo autor.

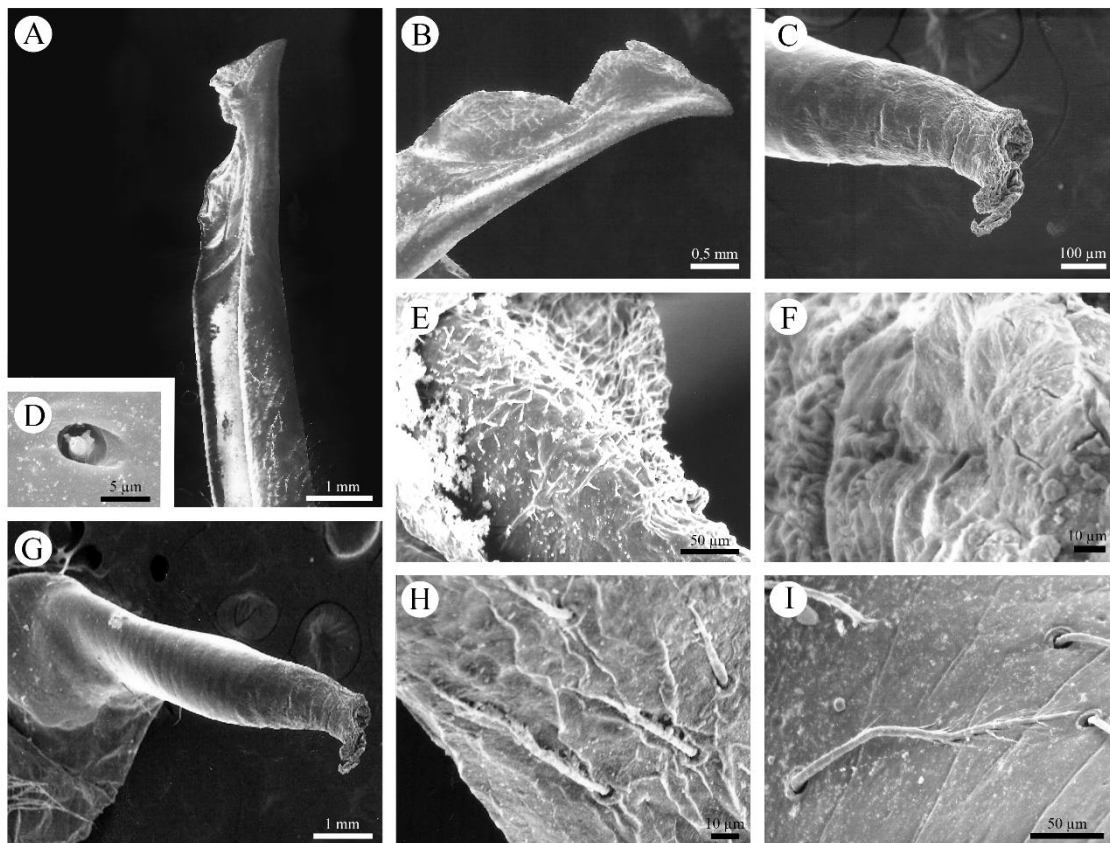
## 4 RESULTADOS

### 4.1 DESCRIÇÃO DOS GONÓPODOS

*Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920)

(Figs. 2A-I)

Gonópodo I (Figs. 2A, B, D, E, H) robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, com cerdas simples da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura esternal da base a extremidade distal da placa apical. Quarto distal afilado, levemente curvado lateralmente, dividido em dois lobos, lobo proximal formando o processo mesial, ligeiramente arredondado; lobo distal formando a placa apical. Placa apical com canal ejaculatório voltado para a região esternal, dividida em dois lobos, lobo mesial subarredondado, curto; lobo lateral subtriangular, terminando em ápice agudo, com sensilas circulares na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório. Gonópodo II (Figs. 2C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Cerdas simples apenas na região basal. Ápice enrugado, com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.



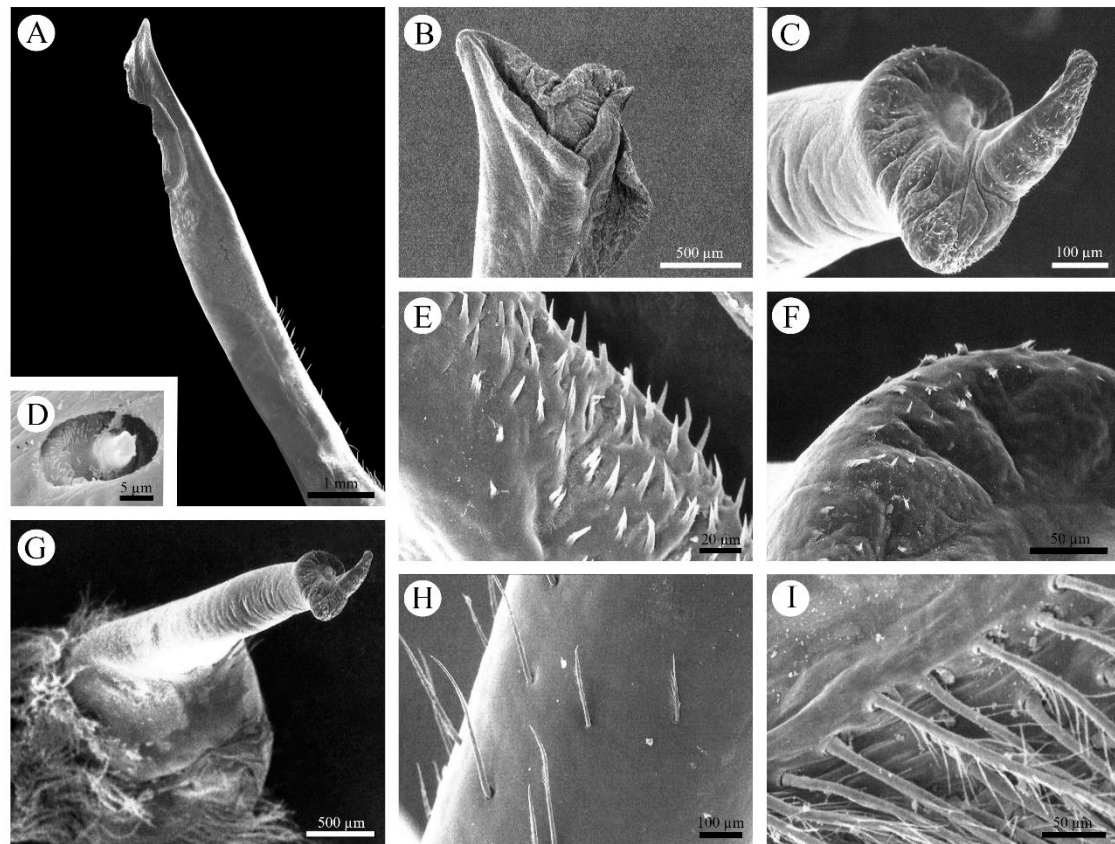
Figuras 2 – Gonópodos I e II de *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920). A, face esternal do gonópodo I; B, ápice (face abdominal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos no ápice do gonópodo I; F, Rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790)

(Figs. 3A-I)

Gonópodo I (Figs. 3A, B, D, E, H) alongado, robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, com cerdas simples da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura esternal da base a extremidade distal da placa apical. Terço distal ligeiramente afilado, levemente curvado lateralmente, dividido em dois lobos. Lobo proximal formando o processo mesial, ligeiramente subtriangular; lobo distal formando a placa apical, com canal ejacutório voltado para a região esternal. Lobo distal com região mesial subarredondada, curta; região lateral subtriangular, terminando em ápice agudo, com sensilas ovaladas na região lateral. Lobo distal com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejacutório. Gonópodo II (Figs. 3C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afinamento no segundo terço distal. Cerdas plumodenticuladas apenas na região basal. Superfície apical com rugas pronunciadas, muitos espinhos circundantes, região esternal da superfície apical com processo

mediano rombudo, coniforme, ápice ligeiramente agudo, com espinhos mais densamente agrupados.



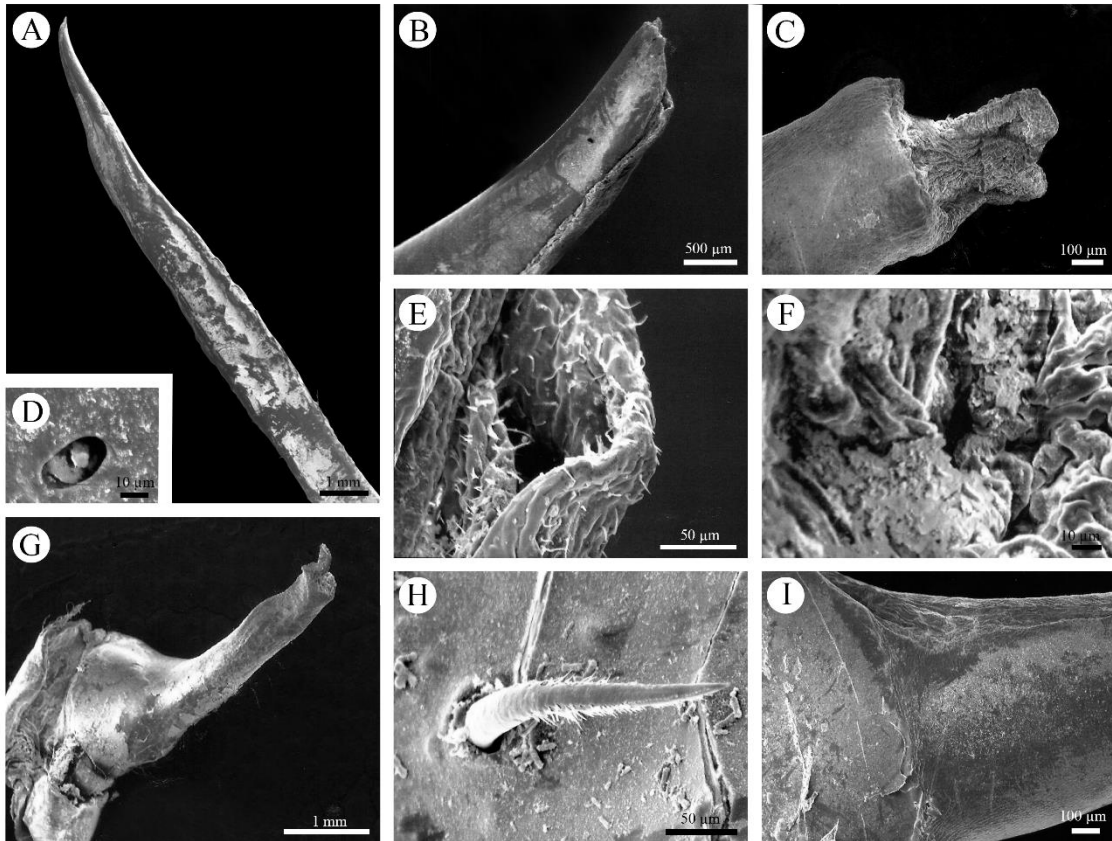
Figuras 3 – Gonópodos I e II de *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790). A, face abdominal do gonópodo I; B, ápice (face esternal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face esternal do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818)

(Figs. 4A-I)

Gonópodo I (Figs. 4A, B, D, E, H) alongado, robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, com cerdas simples da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura esternal da base a extremidade distal da placa apical. Terço distal afilado, levemente curvado lateralmente, dividido em dois lobos, lobo proximal formando o processo mesial, curto, ligeiramente arredondado; lobo distal formando a placa apical. Placa apical com canal ejaculatório voltado para a região esternal, com apenas um lobo, região mesial subarredondada, curta; região lateral terminando em ápice agudo, com sensilas ovaladas na região lateral. Região lateral do lobo distal com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório, rugas na superfície interna. Gonópodo II (Figs. 4C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Poucas cerdas apenas na região basal.

Ápice enrugado, região esternal da superfície apical com processo mediano rombudo, com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.



Figuras 4 – Gonópodos I e II de *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818). A, face abdominal do gonópodo I; B, ápice (face esternal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face lateral do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

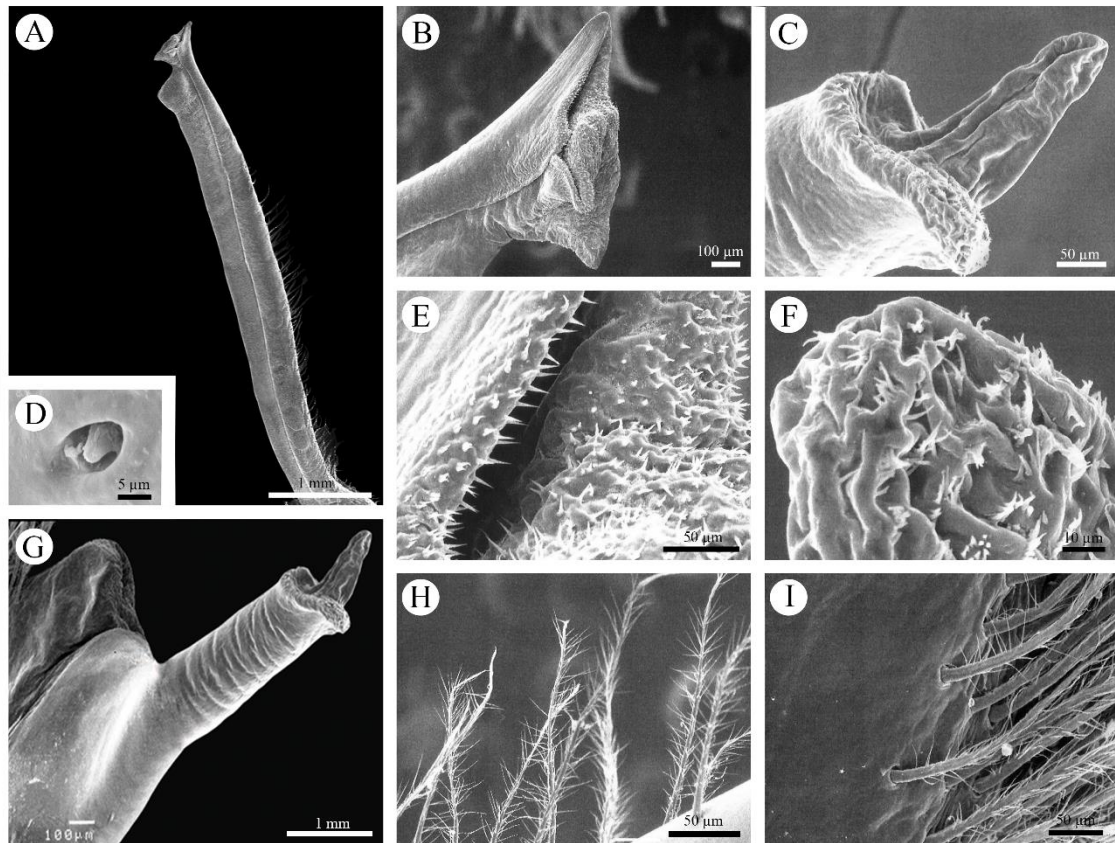
### *Damithrax tortugae* (Rathbun, 1920)

(Figs. 5A-I)

Gonópodo I (Figs. 5A, B, D, E, H) alongado, robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, curvado na margem lateral, com cerdas plumodenticuladas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura esternal da base a extremidade distal da placa apical. Quarto distal ligeiramente afilado na margem lateral, levemente curvado lateralmente, dividido em dois lobos. Lobo proximal formando o processo mesial, pronunciado, ligeiramente subtriangular; lobo distal formando a placa apical, com canal ejaculatório voltado para a região esternal, dividida em dois lobos, lobo mesial subarredondado, curto, extremidade aguda; lobo lateral subtriangular, terminando em ápice agudo, com sensilas coniformes na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório, superfície enrugada. Gonópodo II (Figs. 5C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga,



com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Cerdas plumodenticuladas apenas na região basal. Superfície apical com rugas pronunciadas, muitos espinhos circundantes, região central da superfície apical com processo mediano rombudo, coniforme, ápice ligeiramente agudo, sem espinhos.



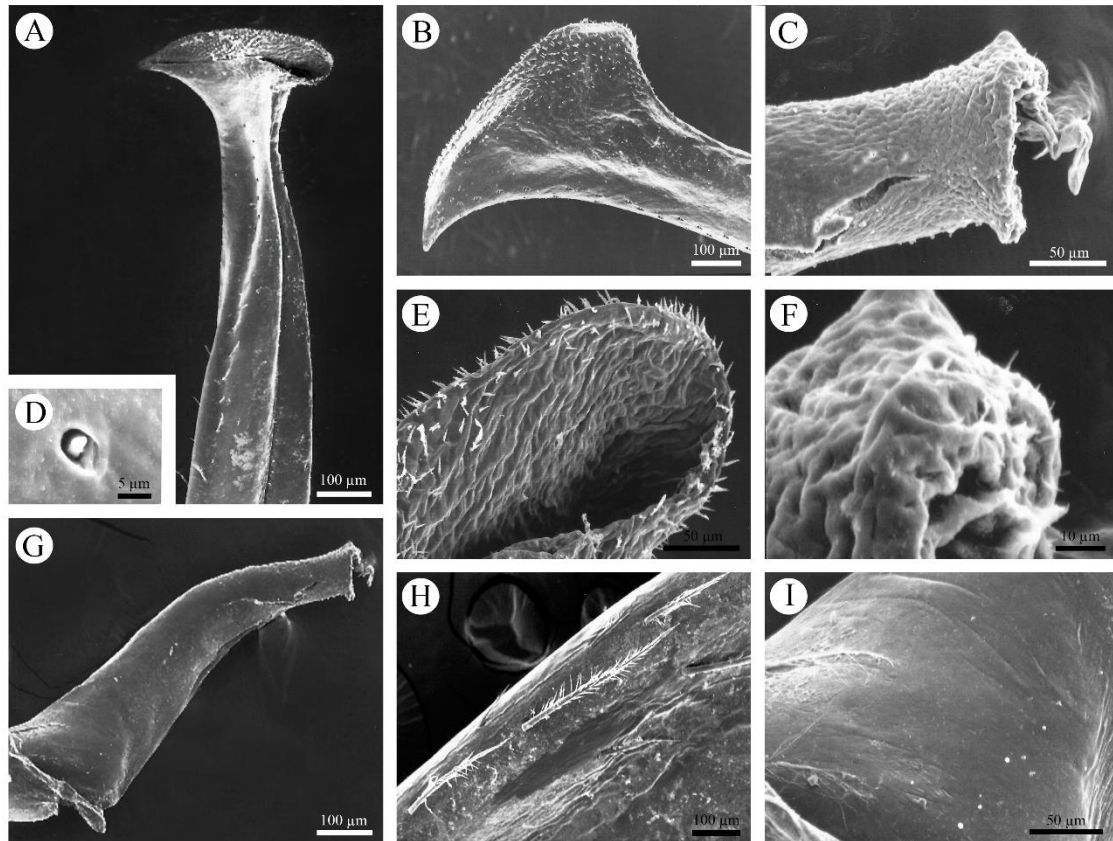
Figuras 5 – Gonópodos I e II de *Damithrax tortugae* (Rathbun, 1920). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825)

(Figs. 6A-I)

Gonópodo I (Figs. 6A, B, D, E, H) robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, com cerdas paposas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura externa da base a extremidade distal da placa apical. Quarto distal afilado, levemente curvado lateralmente, com apenas um lobo, lobo distal formando a placa apical. Placa apical com canal ejacutório voltado para a região externa, apenas um lobo, região mesial subarredondada, com abertura piriforme; região lateral terminando em ápice agudo, com sensilas circulares na região lateral. Região lateral do lobo distal com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejacutório, rugas na superfície interna. Gonópodo II (Figs. 6C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais

larga, com ligeiro afilamento no último terço distal. Raras cerdas apenas na região basal. Ápice enrugado, região abdominal da superfície apical com processo mediano, com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.



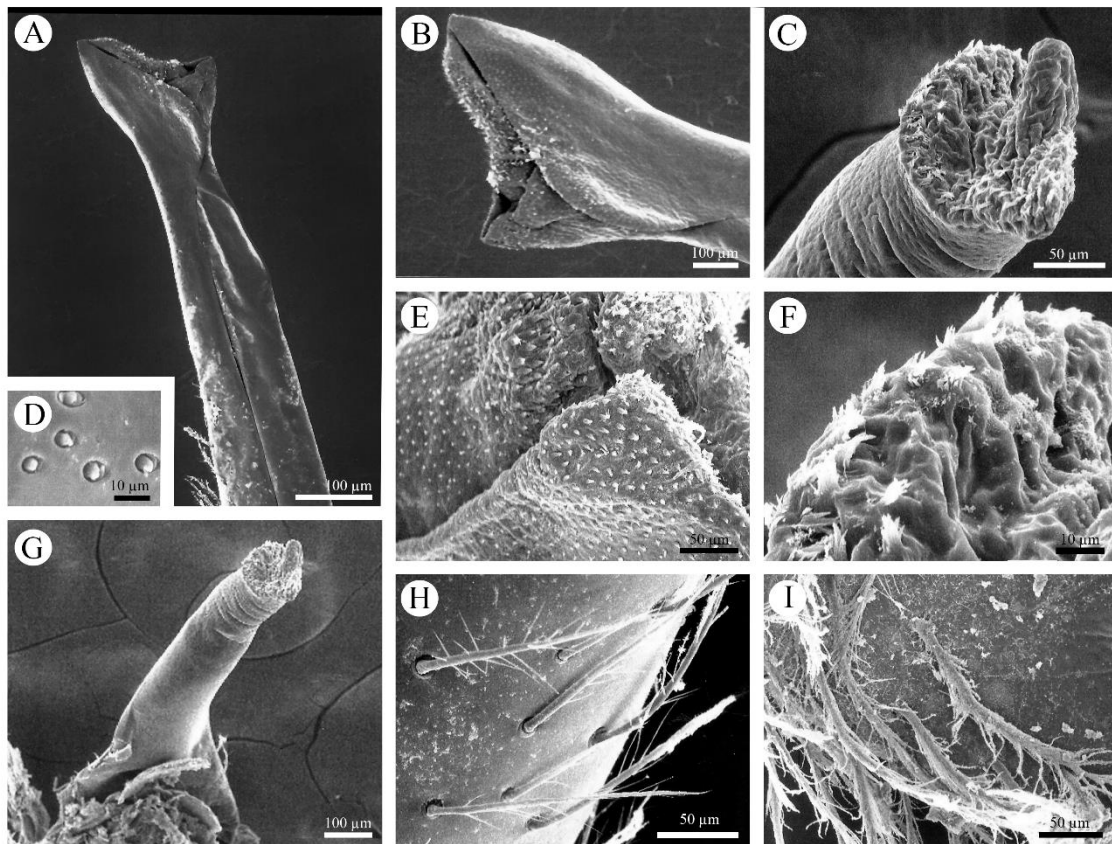
Figuras 6 – Gonópodos I e II de *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825). A, face esternal do gonópodo I; B, ápice (face abdominal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Mithraculus coryphe* (Herbst, 1801)

(Figs. 7A-I)

Gonópodo I (Figs. 7A, B, D, E, H) alongado, robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, com cerdas paposas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura esternal da base a extremidade distal da placa apical. Quarto distal ligeiramente afilado, levemente curvado lateralmente, com apenas um lobo. Lobo distal formando a placa apical, com canal ejaculatório voltado para a região esternal, dividida em dois lobos. Lobo mesial subtriangular, curto; lobo lateral subtriangular, longo, terminando em ápice ligeiramente agudo, com sensilas ovaladas na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório. Gonópodo II (Figs. 7C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Cerdas plumosas apenas

na região basal. Superfície apical com rugas pronunciadas, muitos espinhos circundantes, região central da superfície apical com processo mediano rombudo, conforme, sem espinhos.



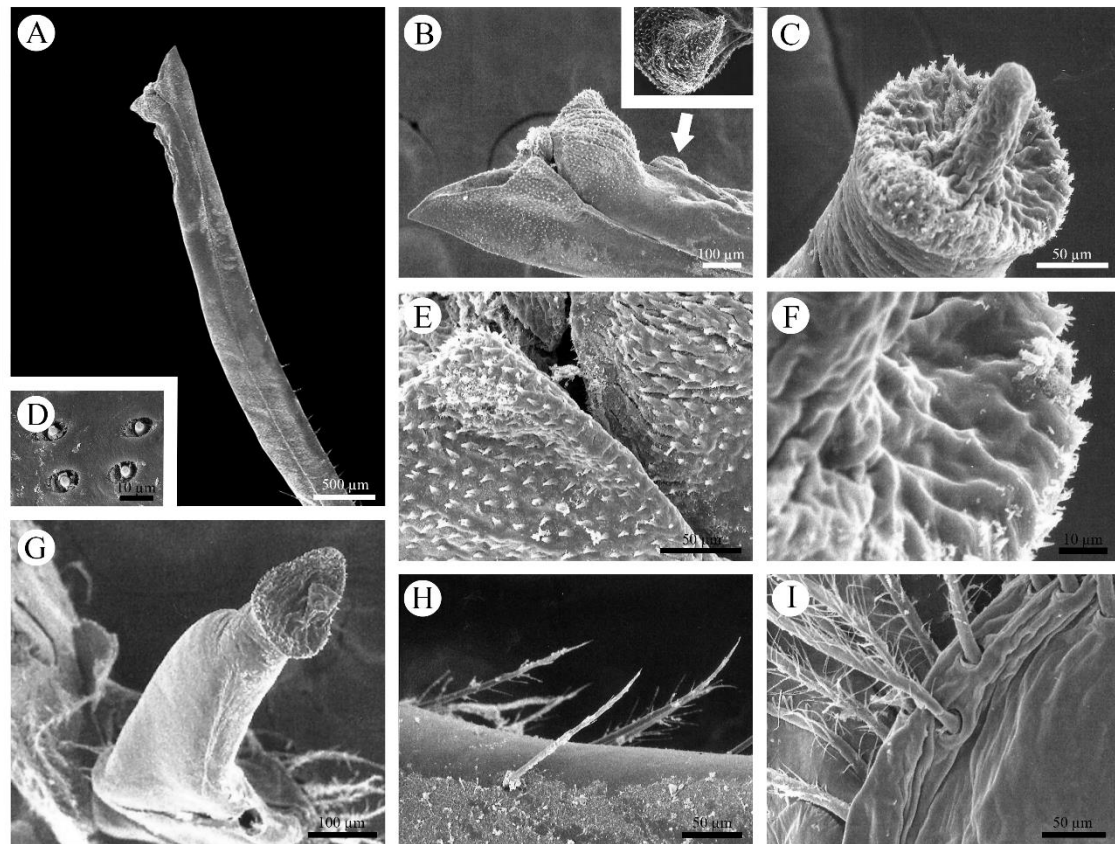
Figuras 7 – Gonópodos I e II de *Mithraculus coryphe* (Herbst, 1801). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensilas no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, cerdas plumosas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards, 1875

(Figs. 8A-I)

Gonópodo I (Figs. 8A, B, D, E, H) robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, com cerdas plumodenticuladas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura externa da base a extremidade distal da placa apical. Quarto distal afilado, levemente curvado lateralmente, com espinho mesial ligeiramente arredondado na base, extremidade aguda, recoberto por espinhos menores; lobo distal formando a placa apical. Placa apical com canal ejaculatório voltado para a região externa, dividida em dois lobos, lobo mesial subtriangular, curto; lobo lateral subtriangular, terminando em ápice agudo, com sensilas circulares na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório. Gonópodo II (Figs. 8C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no último terço distal. Cerdas plumodenticuladas apenas na região basal.

Superfície apical com rugas pronunciadas, muitos espinhos circundantes, região central da superfície apical com processo mediano rombudo, cilíndrico, sem espinhos.



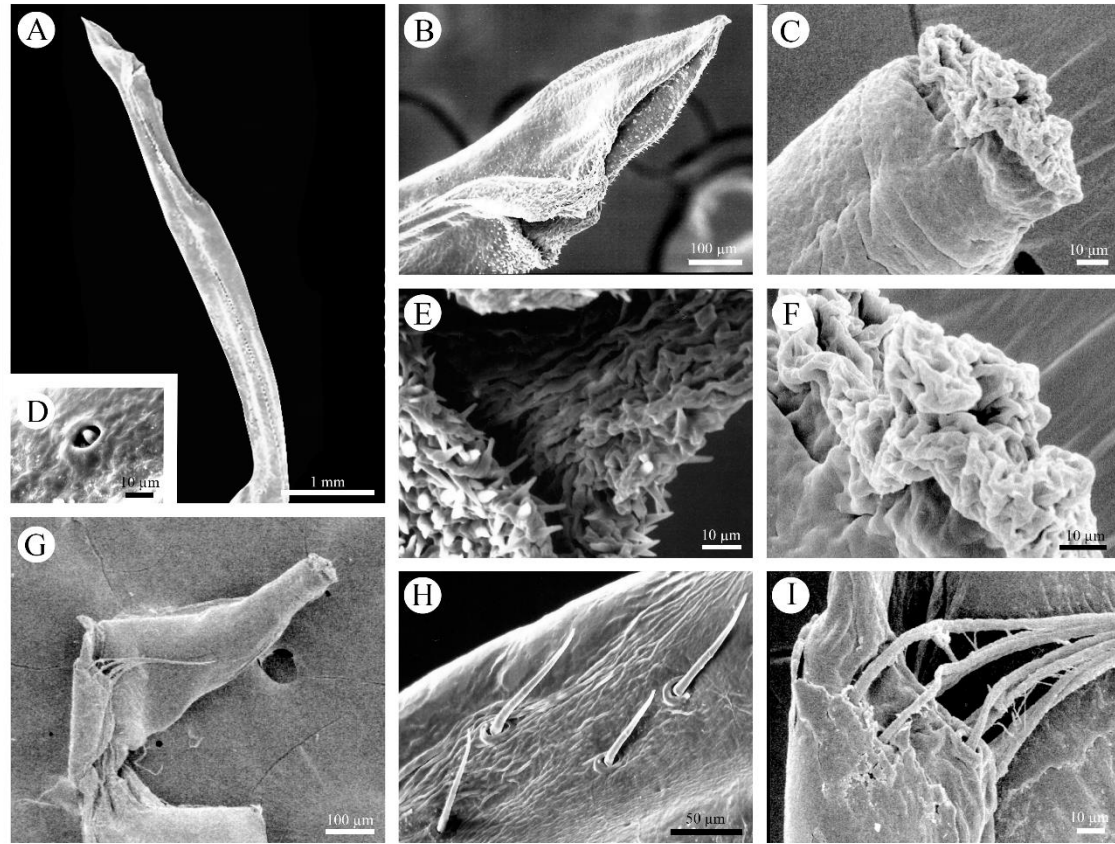
Figuras 8 – Gonópodos I e II de *Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards, 1875. A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I com detalhe do espinho agudo no processo mesial; C, ápice do gonópodo II; D, sensilas no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818)

(Fig. 9A-I)

Gonópodo I (Figs. 9A, B, D, E, H) alongado, robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, curvado na margem lateral, com cerdas simples da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura externa da base a extremidade distal da placa apical. Terço distal afilado, levemente curvado lateralmente, dividido em dois lobos, lobo proximal formando o processo mesial, ligeiramente subtriangular, curto; lobo distal formando a placa apical. Placa apical com canal ejaculatório voltado para a região externa, com lobo mesial reduzido, lobo lateral terminando em ápice agudo, com sensilas ovaladas na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório, rugas na superfície interna. Gonópodo II (Figs. 9C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Cerdas plumodenticuladas apenas na região

basal. Superfície apical com rugas pronunciadas, com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.



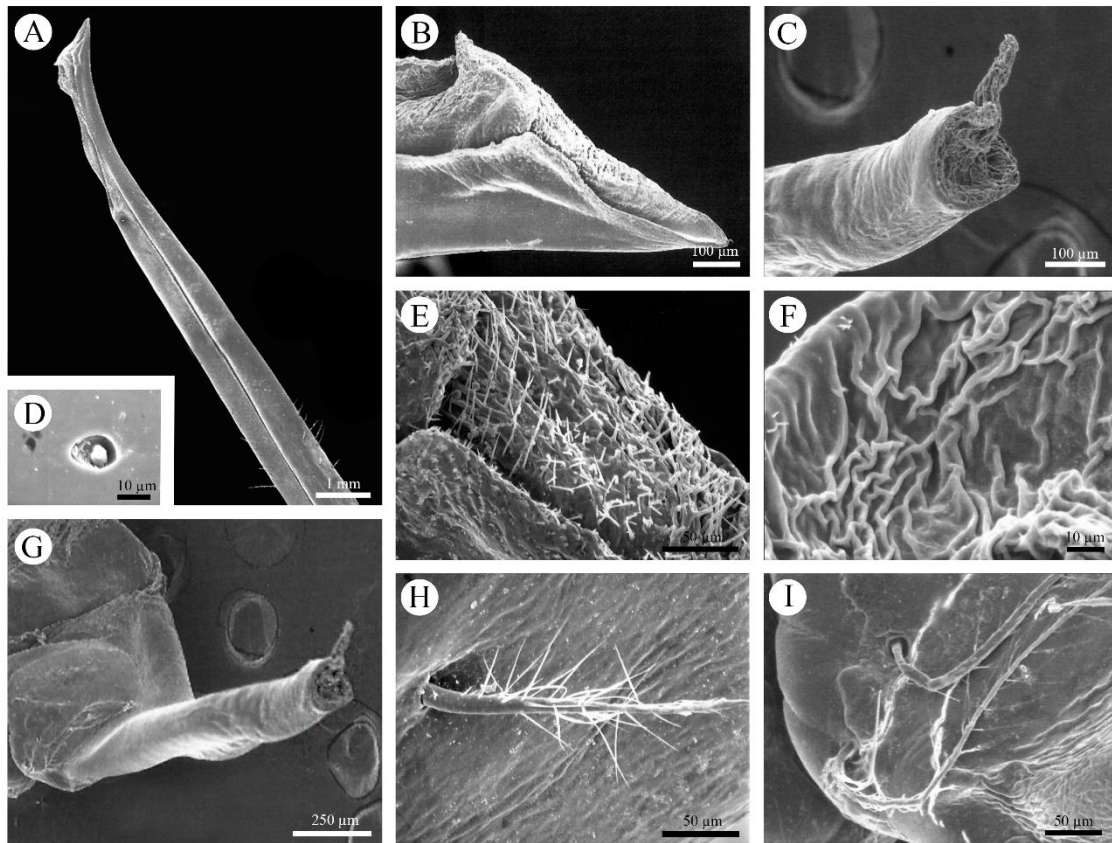
Figuras 9 – Gonópodos I e II de *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensilas no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo I; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790)

(Figs. 10A-I)

Gonópodo I (Figs. 10A, B, D, E, H) alongado, robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, curvado na margem lateral, com cerdas paposas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura externa da base a extremidade distal da placa apical. Terço distal afilado gradativamente, levemente curvado lateralmente, abrupto afunilamento na margem mesial, dividido em dois lobos, lobo proximal formando o processo mesial, ligeiramente arredondado, curto; lobo distal formando a placa apical. Placa apical com canal ejaculatório voltado para a região externa, dividida em dois lobos, lobo mesial triangular, reduzido, agudo; lobo lateral subtriangular, terminando em ápice agudo, com sensilas ovaladas na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório, rugas na superfície interna. Gonópodo II (Figs. 10C, F, G, I) curto, cilíndrico,

região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Cerdas plumodenticuladas apenas na região basal. Superfície apical com rugas pronunciadas, região esternal da superfície apical com processo mediano rombudo com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.



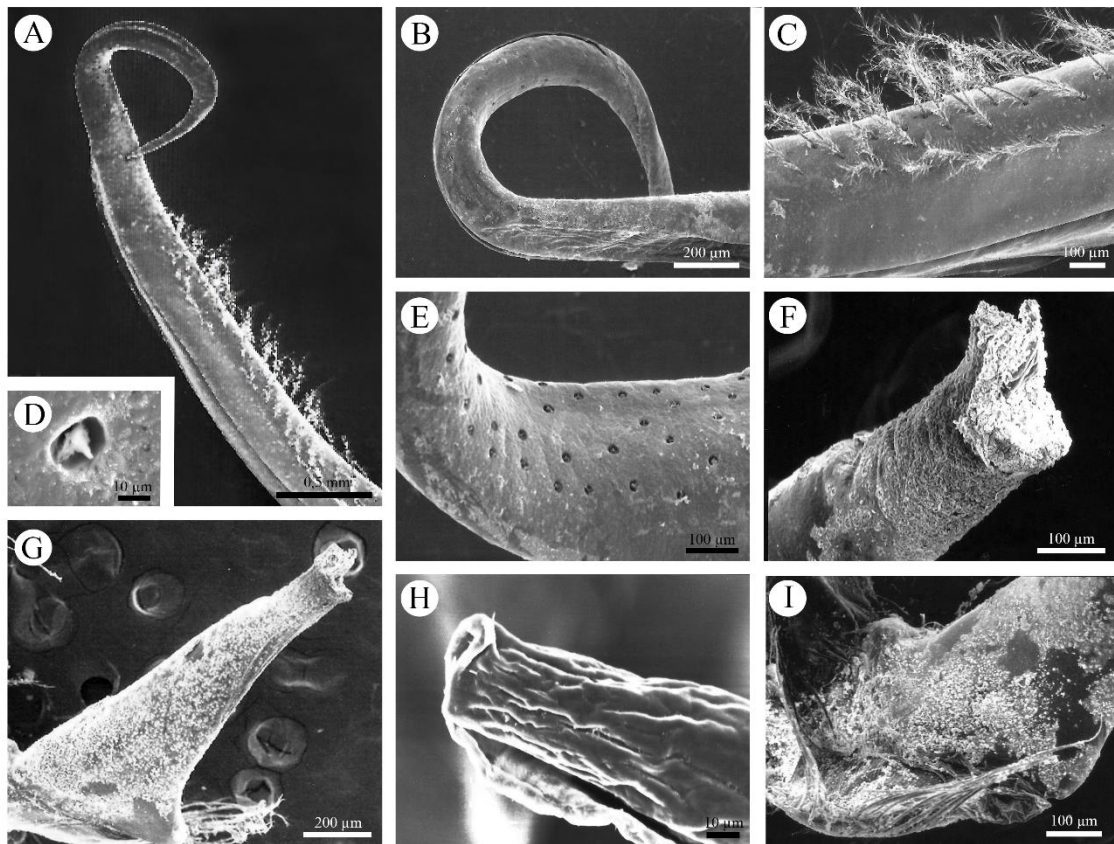
Figuras 10 – Gonópodos I e II de *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Nonala holderi* (Stimpson, 1871)

(Figs. 11A-I)

Gonópodo I (Figs. 11A, B, C, D, E, H) robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, curvado na margem lateral, com cerdas plumosas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura esternal da base a extremidade distal do ápice. Terço distal afilado gradativamente, desprovido de lobos, com torção pronunciada no último quinto distal na margem lateral, ápice encostando na face mesial. Ápice com canal ejaculatório curvado voltado para a região esternal terminando em ápice agudo, com sensilas agudas na região curvada, rugas na superfície externa da abertura. Gonópodo II (Figs. 11F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com afilamento distal gradativo. Raras cerdas apenas na região basal.

Superfície apical com rugas, região esternal da superfície apical com processo mediano rombudo com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.



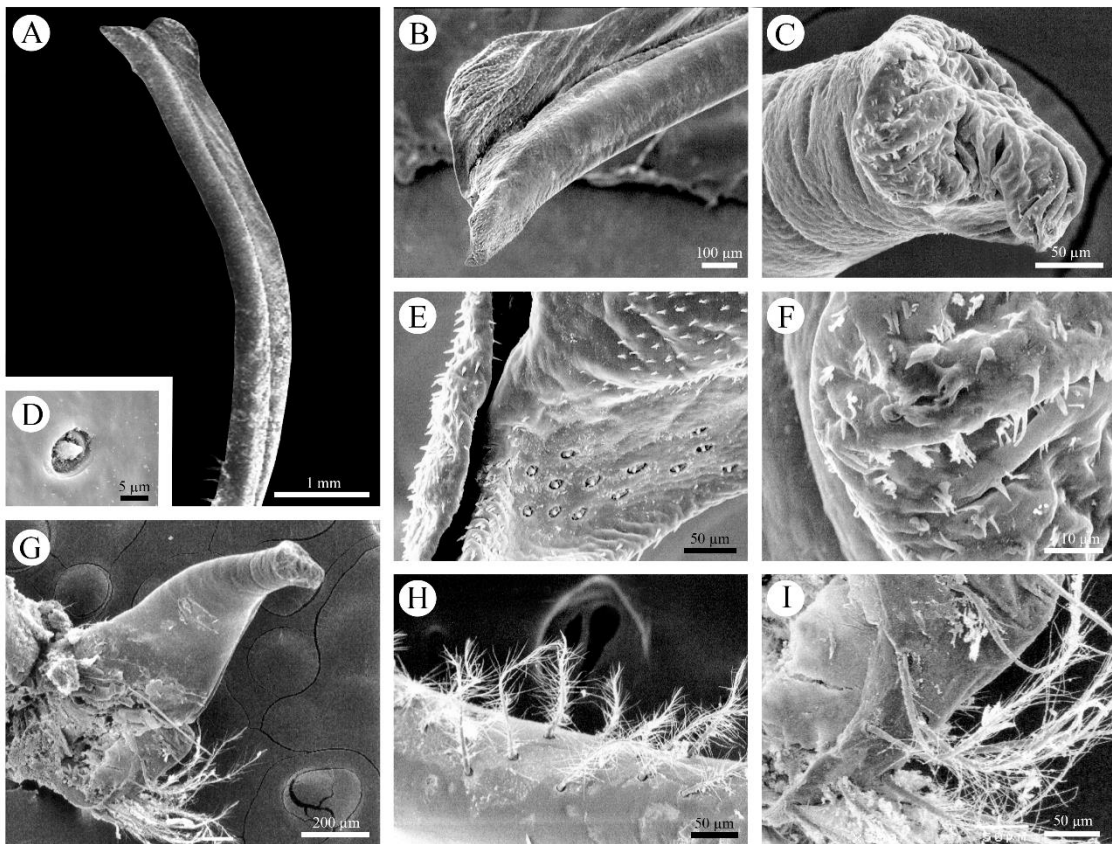
Figuras 11 – Gonópodos I e II de *Nonala holderi* (Stimpson, 1871). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face mesial) do gonópodo I; C, cerdas plumosas na base do gonópodo I; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, fileiras de sensilas no ápice do gonópodo I; F, ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, rugas e abertura no ápice do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825)

(Figs. 12A-I)

Gonópodo I (Figs. 12A, B, D, E, H) robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, curvado na margem lateral, cerdas paposas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura esternal da base a extremidade distal da placa apical. Quarto distal ligeiramente curvado lateralmente, com apenas um lobo. Lobo distal formando a placa apical, com canal ejacutório voltado para a região esternal, dividida em dois lobos. Lobo mesial subarredondado, pronunciado; lobo lateral subtriangular, alongado, terminando em ápice ligeiramente agudo, com sensilas ovaladas na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos, alguns inclinados para o interior do canal ejacutório. Gonópodo II (Figs. 12C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Cerdas plumosas apenas na região basal. Superfície apical com rugas pronunciadas, muitos espinhos

circundantes, região central da superfície apical com discreto processo mediano rombudo, com poucos espinhos.



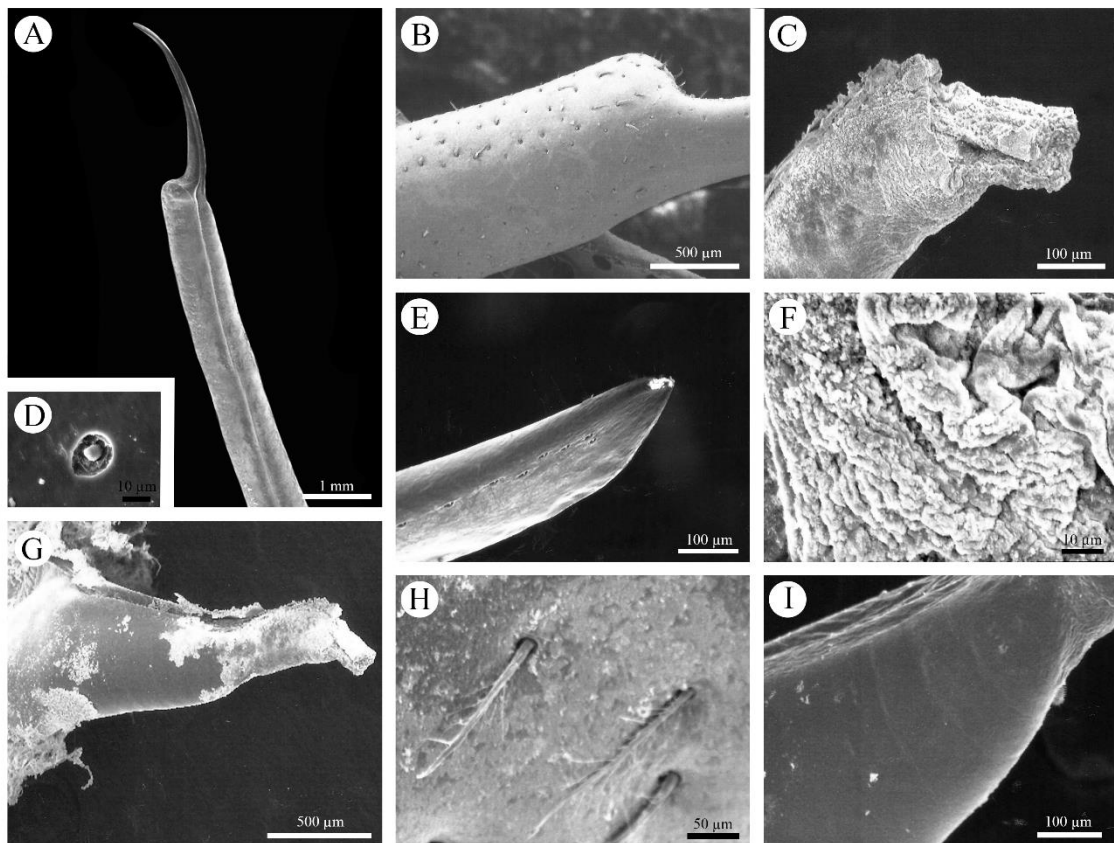
Figuras 12 – Gonópodos I e II de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face externa do gonópodo II; H, cerdas paposas na base do gonópodo I; I, cerdas plumosas na base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875)

(Figs. 13A-I)

Gonópodo I (Figs. 13A, B, D, E, H) robusto, arredondado, cerdas plumodenticuladas curtas da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura externa da base a extremidade distal da placa apical. Quarto distal curvado lateralmente, com abrupto afilamento terminando em um processo agudo, curvado mesialmente. Lobo distal com canal ejacutório voltado para a região externa, com sensilas ovaladas na região lateral. Gonópodo II (Figs. 13C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Cerdas plumosas apenas na região basal. Superfície apical com rugas pronunciada, região central da superfície apical com processo mediano rombudo cilíndrico, sem espinhos, com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.





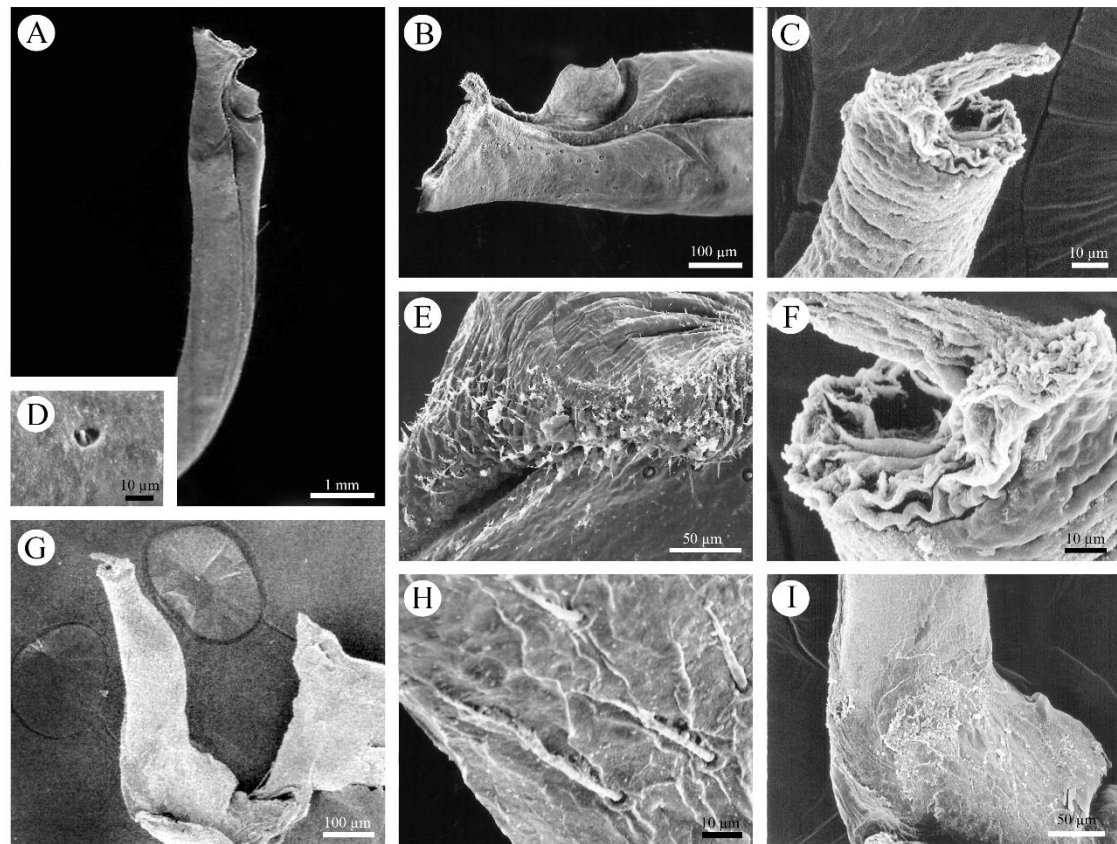
Figuras 13 – Gonópodos I e II de *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875). A, face externa do gonópodo I; B, início da placa apical (face abdominal) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, ápice (face abdominal) do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas plumodenticuladas na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

### *Telephris ruber* (Stimpson, 1871)

(Figs. 14A-I)

Gonópodo I (Figs. 14A, B, D, E, H) robusto, ligeiramente achatado dorsoventralmente, curvado na margem lateral, com cerdas simples da base ao segundo terço distal na margem lateral. Sutura externa da base a extremidade distal da placa apical. Quinto distal afilado, levemente curvado lateralmente, dividido em dois lobos, lobo proximal formando o processo mesial, ligeiramente triangular, com ranhura profunda na superfície; lobo distal formando a placa apical. Placa apical com canal ejaculatório voltado para a região externa, dividida em dois lobos, lobo mesial subcilíndrico, curto; lobo lateral subtriangular, terminando em ápice agudo, com sensilas agudas na região lateral. Lobos mesial e lateral com fileiras de espinhos, alguns inclinados para o interior do canal ejaculatório. Gonópodo II (Figs. 14C, F, G, I) curto, cilíndrico, região basal mais larga, com ligeiro afilamento no segundo terço distal. Raras cerdas apenas na região basal. Superfície apical com rugas, região externa da superfície apical com

processo mediano rombudo, com deformidades estruturais decorrentes dos processos de fixação e desidratação.



Figuras 14 – Gonópodos I e II de *Teleophris ruber* (Stimpson, 1871). A, face externa do gonópodo I; B, ápice (face externa) do gonópodo I; C, ápice do gonópodo II; D, sensila no ápice do gonópodo I; E, espinhos e abertura no ápice do gonópodo I; F, rugas no ápice do gonópodo II; G, face abdominal do gonópodo II; H, cerdas simples na base do gonópodo I; I, base do gonópodo II. Fonte: Elaborado pelo autor.

## 5 DISCUSSÃO

Assim como outros Brachyura, os gonópodos de Mithracidae possuem protopodito articulado ao pléon e endopodito alongado, o que sugere que este caráter seja plesiomórfico dentro do grupo (Beninger et al., 1991; Becker et al., 2012). Durante a ontogenia, o primeiro par de gonópodos é formado pela sobreposição dos pleópodos, onde suas margens unidas formam um tubo com sutura longitudinal e abertura distal, que juntamente com o pênis, direciona o material a ser ejaculado para o interior dos gonóporos da fêmea. Em contrapartida, o gonópodo II possui ontogenia similar, porém com ausência de orifício e algumas vezes, comprimento reduzido (Hartnoll, 1969; McLaughlin, 1983; Bauer, 1986). Algumas espécies de Mithracidae tiveram seus gonópodos descritos por Wagner (1990), entretanto, sua descrição incluiu apenas o primeiro par destes apêndices e resultou em desenhos pouco detalhados como caracterização morfológica. Desta forma, em nosso presente estudo, diversas estruturas e regiões ainda pouco estudadas foram observadas, além da padronização na nomenclatura para cada região estrutural descrita.

Os gonópodos I de Mithracidae apresentam, em todos os casos, sensilas no lobo lateral (figs. 2 à 14 D) e espinhos majoritariamente inclinados para o interior do canal ejaculatório (figs. 2 à 14 E). Tais estruturas, até o momento, são quase desconhecidas na literatura, com único registro para *Inachus phalangium* (Fabricius, 1775) (veja Rorandelli et al., 2008). As sensilas possuem variações específicas com relação ao tamanho e formato que podem contribuir na diferenciação taxonômica das espécies. Todas as espécies analisadas apresentaram sensilas apicais com inserção caracterizada por um poro na superfície do GI que, provavelmente, recebe informações sensoriais durante a cópula e sugere função no reconhecimento de espécies ou seleção sexual. Já os espinhos, apesar de variações em número, tamanho e formato, podem estar relacionados com o rompimento dos espermatóforos durante a ejaculação, liberando espermatozoides livres no receptáculo seminal. Esta pode ser uma forte evidência de competição espermática em Brachyura, que possibilitaria a fertilização por machos dominantes e não dominantes (Rorandelli et al., 2008).

Durante a cópula, o gonópodo II encontra-se inserido no gonópodo I, porém, o comprimento e função do segundo par variam consideravelmente dentro de Brachyura. O tamanho do GII pode apresentar sinal filogenético, já que o GII longo é encontrado em caranguejos podotrematas, onde o GI normalmente possui tubulação incompleta e abertura basal que permite a introdução do GII na vagina. Desta forma a redução do GII está diretamente relacionada com o GI mais especializado (Guinot et al., 2013). Similar ao sistema ao sistema

descrito para Pinnotheridae (Becker et al., 2012), em Mithracidae, todas as espécies analisadas possuem GII reduzido, que, portanto, não entram em contato com o orifício genital da fêmea, excluindo a possibilidade de ajuda no transporte físico do material ejaculado. A região apical com processo mediano demonstra ser uma estrutura altamente modificada, que varia para cada espécie, e apesar de possivelmente ser importante durante a cópula, não apresenta função tão óbvia. Especulações sobre o processo de transferência espermática em Canceridae e *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) presumem que o GII robusto na base ajuda na obstrução do canal ejaculatório, o que veda o tubo e otimiza a hidrodinâmica na ejaculação (Williamson, 1900; Beninger et al., 1991; Becker et al., 2012).

Para todas as espécies analisadas, notou-se um padrão no tipo e disposição das cerdas, inseridas majoritariamente da base ao segundo terço distal no GI e exclusivamente na base do GII. Além disso, também houve similaridade na orientação das mesmas, que quase sempre se encontram inclinadas para a região apical. Até o momento, nenhuma correlação entre estrutura e função foi comprovada, porém algumas inferências podem ser estabelecidas com base em posição e orientação. Os poros de inserção destas cerdas são profundos e articulados, o que pode sugerir função mecanorreceptora. Além disso, padrões no acúmulo de cerdas em regiões basais dos gonópodos também podem ajudar na remoção das sujidades dos orifícios genitais da fêmea, na remoção do ejaculado de machos precedentes e na barragem de detritos que possam diminuir o fluxo espermático no canal ejaculatório (Phillips & Macmillan, 1987; Beninger et al., 1991).

O caranguejo *Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards, 1875, por sua vez, apresentou no GI processo mesial com estrutura aguda e espinhosa, comumente descrita em espécies dulcícolas (Campos, 2011; Campos & Lemaitre, 2002). Tal estrutura, apesar de possuir diferenças morfológicas significativas em relação aos Pseudothelphusidae, pode apresentar a mesma função, já que possivelmente ajuda na fixação do gonópodo aos orifícios genitais da fêmea durante a cópula. Este espinho é quase desconhecido para outros Majoidea até então descritos, sendo que *Paratymolus pubescens* Miers, 1879 (Inachidae) (Griffin & Tranter, 1986) possui uma estrutura aguda no ápice do gonópodo I, porém com divergências morfológicas significativas ao encontrado em *M. forceps*. Já os gonópodos dos Xanthoidea são classificados por Martin & Abele (1986) como apresentando dente lateral, principalmente nas espécies *Lophopanopeus leucomanus* (Lockington, 1877), *Hexapanopeus beebei* Garth, 1961 e *Metopocarcinus truncatus* Stimpson, 1860. Em contrapartida, estas descrições taxonômicas incluem apenas desenhos, o que dificulta a visualização dos detalhes estruturais e a comparação com as estruturas aqui descritas.

As relações de parentesco entre os gêneros da família Mithracidae têm sido discutidas a muito tempo. Desde que A. Milne-Edwards (1875) propôs *Mithraculus* com um subgênero de *Mithrax* iniciou-se diversos debates taxonômicos com rearranjos destas espécies. Baeza et al. (2010) abordaram a validade do gênero *Mithraculus* com base em um único locus genético, sendo que seus resultados sugeriram que este gênero não deve ser colocado como subgrupo dentro de *Mithrax*. Wagner (1990) realizou um estudo morfológico detalhado desta família e com base na ranhura dos gonópodos analisados, propôs sinonímias entre as espécies *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790), *Damithrax tortugae* (Latreille, 1825), *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) e *Damithrax pleuracanthus* (Stimpson, 1871). Mais recentemente, por meio de análises moleculares, Windsor e Felder (2009) reafirmaram a sinonímia apenas entre *D. hispidus* e *D. caribbaeus*, sendo as outras espécies descritas como grupos irmãos. Contudo, ambos os trabalhos utilizaram espécimes de localidades muito distantes, sendo que os dados de Windsor e Felder (2009) mostram uma pequena distância genética entre os indivíduos de *D. hispidus* e *D. caribbaeus* sinonimizados. Santana et al. (2003), com base em caracteres larvais, também admitem que estas espécies são similares, apenas com algumas variações intraespecíficas entre elas. Porém, no presente trabalho, a morfologia dos gonópodos de *D. hispidus* (figs. 3A-I) e *D. caribbaeus* (figs. 2A-I) demonstram diferenças significativas que contrariam as sinonímias adotadas, e por este motivo, *D. caribbaeus* foi representada na filogenia (fig. 15).

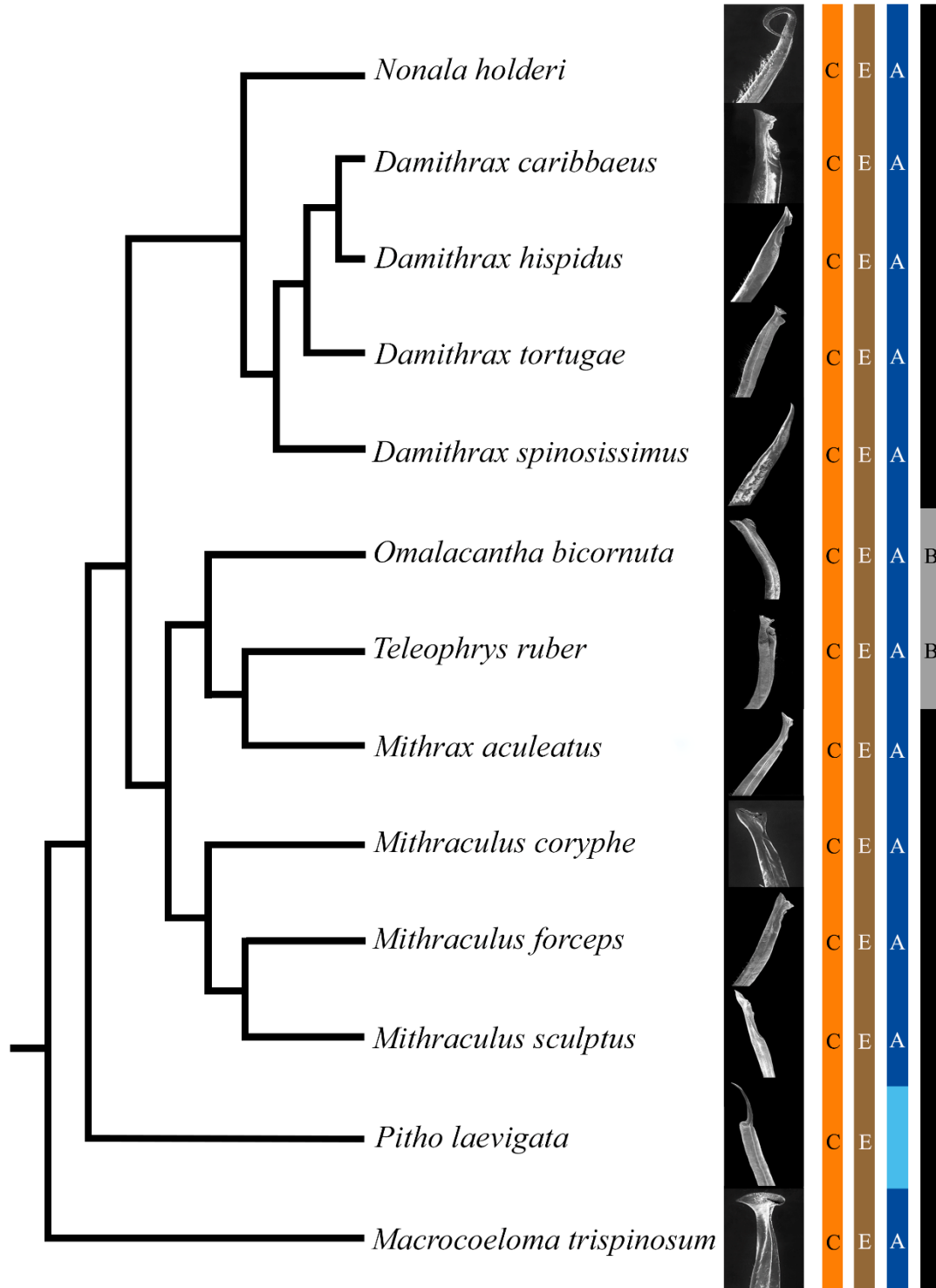
Com base na morfologia dos gonópodos, também confrontamos nossos dados com a recente filogenia proposta por Windsor e Felder (2014) (fig. 15). Para tal, as imagens em MEV (fig. 16) e estereomicroscópio (fig. 17) de todas as espécies analisadas foram agrupadas de acordo com a sequência filogenética dos ramos, a fim de observar com clareza as semelhanças e diferenças entre elas. O mapeamento das principais características (fig. 15) permitiu diagnosticar caracteres conservativos nos gonópodos das espécies analisadas, como a sutura esternal oriunda da envaginação dos pleópodos. Para penetrar na vulva, tal estrutura deve ser esclerotizada e com presença de orifício para direcionamento e transferência do esperma, comum aos Brachyura (Guinot et al., 2013). As cerdas, apesar de variações com relação à disposição e tipos, também se demonstram como caráter plesiomórfico a outros Brachyura, já que essa estrutura está presente em Dromiidae (McLay, 2001; Guinot e Quenette, 2005). Além disso, as sensilas e espinhos apicais foram observadas em todas as espécies analisadas o que pode indicar um caráter sinapomórfico para outros majideos (Rorandelli et al., 2008). As análises comparativas indicam que o primeiro par de gonópodo achatado dorsoventralmente é comum a todos os Mithracidae analisados, exceto *Pitho laevigatha*, recém incluído na

família. Dentre os Majoidea, os gonópodos arredondados são conhecidos para *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) (veja Beninger et al., 1991), enquanto diversos Majidae *Acanthophrys costatus* Griffin e Tranter, 1986, *Austrolibinia* Griffin, 1966 e *Doclea* Leach, 1815, Inachidae *Achaeus* Leach, 1817, *Chorinachus dolichorhyncus* (Alcock e Anderson, 1894), *Cyrtomaia murrayi* Miers, 1885, *Platymaia* Miers, 1885 e *Paratymolus* Miers, 1879 e Epialtidae *Acanthonyx euryseroche* Griffin e Tranter, 1986, *Huenia bifurcata* Streets, 1870 e *Pugettia* Dana, 1851 possuem gonópodos achatados dorsoventralmente (veja Griffin & Tranter, 1986). Desta forma, os gonópodos arredondados representam estado ancestral do caráter em relação a outros majoídeos, já que as filogenias conhecidas para Majoidea sugerem que os Oregonidae formam um clado basal nesta superfamília (Hultren e Stachowicz, 2008; Hultgren et al., 2009). Outra característica compartilhada entre os Mithracidae analisados é a curvatura apical do gonópodo I, exceto nas espécies *O. bicornuta* e *T. ruber* que apresentam curvatura basal. Esta característica é uma forte evidencia de que ambas as espécies são próximas filogeneticamente e formam um grupo irmão como demonstrado nas análises moleculares (Windsor & Felder, 2014).

A relação entre *Mithrax* e *Mithraculus* têm se mostrado bastante controversa em diversos estudos, porém os resultados aqui obtidos corroboram com as recentes modificações taxonômicas propostas por Windsor e Felder (2014), pois a morfologia dos gonópodos demonstram similaridades dentro do complexo de espécies recém agrupadas no gênero *Damithrax*. Contudo, *Damithrax spinosissimus* apresentou modificações que divergem do padrão observado para o gênero, já que seu ápice é unilobado com extremidade aguda pronunciada. Esta espécie também demonstrou variação quanto à genética, pois Windsor e Felder (2014) reconheceram *D. spinosissimus* como “outlier” dentro do grupo proposto por eles. Além disso, *D. spinosissimus* apresenta larvas bastante diferentes do encontrado para os Mithracidae, que de maneira geral formam um grupo bastante similar e com poucas variações (Santana et al., 2003). Isto sugere que uma análise detalhada da morfologia de *D. spinosissimus* seja feita para melhor definição desta espécie dentre os *Damithrax* ou em um gênero diferente. O clado de *Mithraculus* é tido Windsor e Felder (2014) como altamente suportado, exceto pelo posicionamento de *Mithraculus ruber* que foi transferido para *Teleophrys*. De fato, os gonópodos demonstraram diversas modificações morfológicas entre *T. ruber* e as demais espécies de *Mithraculus* analisadas, concordando com a transferência de gênero. Já *Nonala holderi* também apresenta gonópodo I morfologicamente bastante distinto dos demais gêneros, e tais diferenças corroboram com a separação de *Mithrax holderi* em um novo gênero que por enquanto permanece monotípico.

O gênero *Pitho* Bell, 1836 também foi incorporado à família por Windsor e Felder (2014) com base no desenvolvimento relativo do mecanismo de bloqueio dactilar da perna ambulatorial e também do assoalho orbital expandido, típicos dos Mithracidae. No entanto, a morfologia dos gonópodos de *P. laevigata* contradiz esta inclusão, pois a principal característica observada comumente para todas as espécies de Mithracidae são gonópodos achatados dorsoventralmente. *Pitho laevigata* apresenta esta estrutura circular com extremidade com abrupto afilamento no quarto distal e, além disso, também diverge dos demais mitracídeos no padrão e disposição de cerdas, espinhos e sensilas apicais, o que sugere uma revisão do posicionamento de *Pitho* em Mithracidae. As características morfológicas apontadas por Windsor e Felder (2014) para inclusão de *Pitho* em Mithracidae também necessitam de revisão, uma vez que podem ser plesiomórficas para o grupo. Apesar disso, a morfologia larval aponta para uma proximidade entre *Pitho* e os demais Mithracidae (Santana et al., 2016), mas com características únicas de *Pitho* que podem indicar que este gênero basal aos Mithracidae, mas não incluído nesta família.

Por sua vez, o gênero *Macrocoeloma* Miers, 1879 foi retirado da família, porém, diferente de *P. laevigata*, *M. trispinosum* apresenta GI achatado dorsoventralmente, o que indica maior semelhança com os outros gêneros de Mithracidae. As diferenças mais marcantes entre os Mithracidae e *Macrocoeloma* estão na placa apical, nitidamente distinta (fig. 6A e B), mas apresentando lobos lateral e distal com espinhos inclinados para o interior do canal ejaculatório (fig. 15E) e cerdas inseridas até o segundo terço distal do gonópodo (fig. 15H) assim como nos demais Mithracidae. Apesar das similaridades entre *Macrocoeloma* e os demais mitracídeos, as diferenças morfológicas na placa apical são claras e, associadas aos demais dados (i.e. moleculares e larvais, para larvas ver Colavite et al., 2016), fazem que a asserção sobre a posição de *Macrocoeloma* necessite de mais análises para confirmação.



Sutura e cerdas **C** Espinhos e sensilas **E** Formato GI Achatado **A** Arredondado **A** Curvatura GI Apical **B** Basal **B**

Figura 15 – Árvore filogenética proposta com base nos resultados moleculares de Windsor & Felder (2014) e mapeamento das principais características do gonópodo I das espécies analisadas. Fonte: Modificado pelo autor.



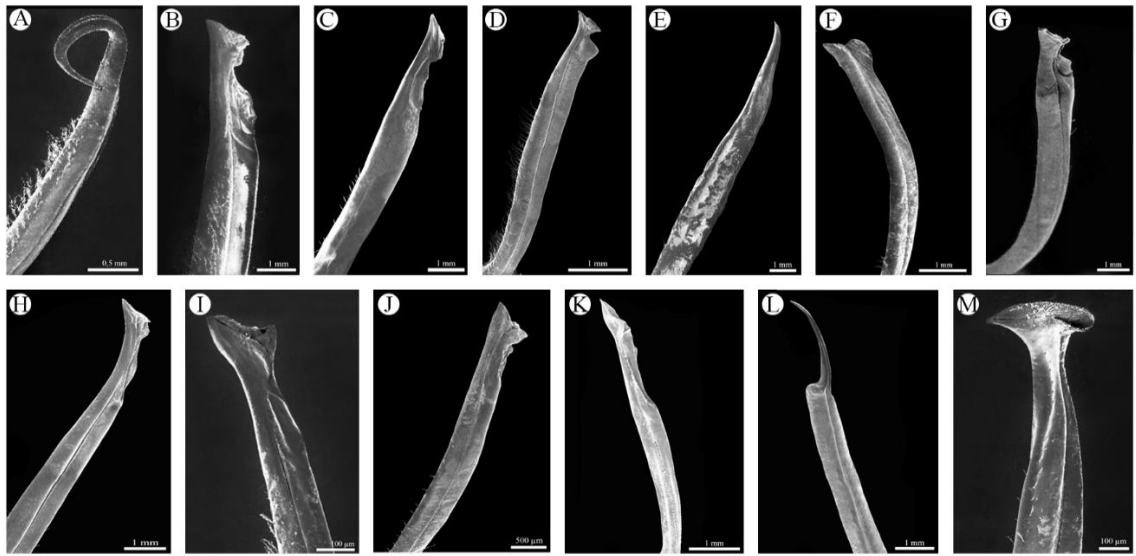


Figura 16 – Gonópodio I de Mithracidae e *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) analisadas em microscopia eletrônica de varredura. A, *Nonala holderi* (Stimpson, 1871) face esternal; B, *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) face esternal; C, *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790) face abdominal; D, *Damithrax tortugae* (Rathbun, 1920) face esternal; E, *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) face abdominal; F, *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) face esternal; G, *Teleophrys ruber* (Stimpson, 1871) face esternal; H, *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790) face esternal; I, *Mithraculus coryphe* (Herbst, 1801) face esternal; J, *Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards face esternal; K, *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818) face esternal; L, *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875) face esternal; M, *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) face esternal. Fonte: Elaborado pelo autor.

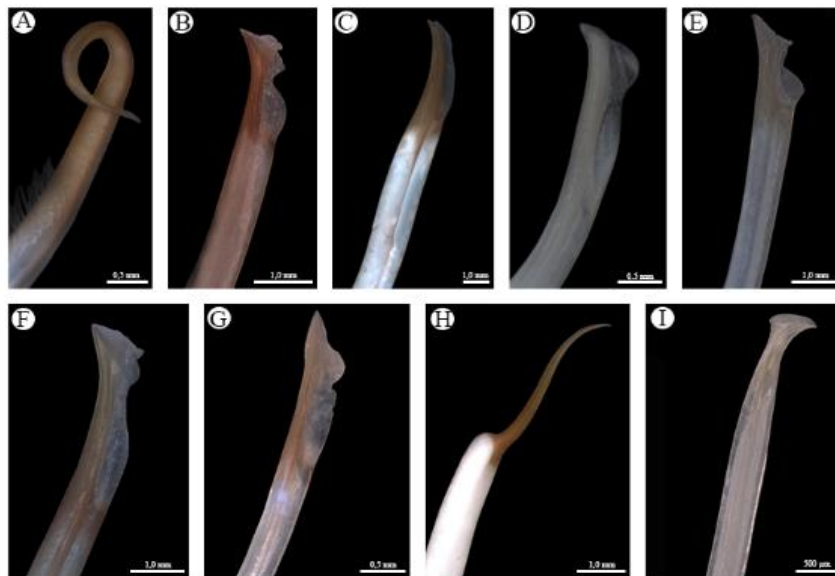


Figura 17 – Imagens do gonópodio I de todas as espécies de Mithracidae e *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) analisadas em estereomicroscópio. A, *Nonala holderi* (Stimpson, 1871) face esternal; B, *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) face esternal; C, *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) face esternal; D, *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) face esternal; E, *Teleophrys ruber* (Stimpson, 1871) face esternal; F, *Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790) face esternal; G, *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818) face esternal; H, *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875) face abdominal; I, *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) face esternal. Fonte: Elaborado pelo autor.

Desta forma, nossos resultados sugerem que a morfologia dos gonópodos não corresponde a todas as proposições feitas por Windor e Felder (2014), já que *D. spinosissimus* não parece pertencer ao gênero no qual foi incluído. Além disso, a inclusão de *Pitho* Bell, 1836 também diverge do padrão notado para os demais Mithracidae, sendo necessárias análises adicionais para saber sua real posição em Majoidea. A inclusão de caracteres morfológicos, associados aos dados moleculares, poderia ser uma forma de melhor conhecimento das relações internas em Mithracidae em particular e Majoidea em geral.

## 6 CONCLUSÃO

Apesar de anteriormente descritos, os gonópodos de Mithracidae analisados apresentaram novidades estruturais até então desconhecidas que podem contribuir com informações valiosas acerca do funcionamento fisiológico e mecânico da cópula em Majoidea. Além disso, o mapeamento dos caracteres morfológicos permitiu a comparação filogenética das espécies e o diagnóstico das características conservativas do grupo, podendo inferir a respeito da evolução dos mecanismos copulatórios em Brachyura. A morfologia dos gonópodos desta família corrobora com as recentes filogenias com base em caracteres moleculares, salvo algumas exceções. Dentre elas *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790) e *Damithrax caribbaeus* (Rathbun, 1920) apresentam variações morfológicas nos gonópodos que sugerem que estas espécies não sejam sinônimos. *Damithrax spinosissimumus* também apresenta divergências morfológicas em relação às outras espécies do gênero. Ademais, *Pitho laevigata* (A. Milne-Edwards, 1875) possui características que diferem do padrão encontrado para as outras espécies de Mithracidae, o que sugere sua exclusão desta família, enquanto *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) compartilha muitas características morfológicas com os demais membros da mesma, sugerindo sua inclusão.

## REFERENCIAS

- Adiyodi RG, Subramonian T. Arthropoda-Crustacea. In: Adiyodi KG, Adiyodi RG (Eds). Reproductive Biology of Invertebrates, vol. 1, Oogenesis, Oviposition and Oosorption. New York: Wiley & Sons; 1983. p. 443-495.
- Baeza JA, Bolarños JA, Fuentes S, Hernandez JE, Lira C, López R. Molecular phylogeny of enigmatic Caribbean spider crabs from the *Mithrax–Mithraculus* species complex (Brachyura: Majidae: Mithracinae): ecological diversity and a formal test of genera monophyly. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom; 2010. 90: 851–858.
- Bauer RT. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in Decapod Crustaceans. Journal of Crustacean Biology; 1986. 6: 313-325.
- Becker C, Turkay M, Brandis D. The Male Copulatory System of European Pea Crabs (Crustacea, Brachyura, Pinnotheridae). Journal of Morphology; 2012. 273: 1306–1318.
- Beninger PG, Elnor RW, Poussart Y. Gonopods of the majid crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). J Crustacean Biol; 1991. 11: 217–228.
- Campos M, Lemaitre R. A new species of freshwater crab of the genus *Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Panamá. Proceedings of the Biological Society of Washington; 2002. 115(3): 600-604.
- Campos M. A new species of freshwater crab of the genus *Neostrengeria* Pretzmann, 1965, from Meta department, Colombia (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). Zoología-taxonomía; 2011. 33(2): 659-664.
- Davie PJF, Guinot D, Ng PKL. Systematics and classification of Brachyura. In: Castro, P, Davie PJF, Guinot D, Schram FR, Vaupel Klein JC (Eds.). Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Crustacea. Volume 9C-II. Decapoda: Brachyura (Part 2). Boston: Brill Leiden; 2015. p.1221.
- De Grave S, Pentcheff ND, Ahyong ST, Chan TY, Crandall KA, Dworschak PC, et al. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. Raffles Bulletin of Zoology; 2009. 21: 1-109.
- Garth JS. Brachyura of the pacific coast of America Oxyrhyncha. Allan Hancock Foundation Pacific Expeditions; 1958. 21: 1-373.
- Garth JS. Brachyuran decapod crustaceans of coral reef communities of the Seychelles and Amirante Islands. In: Stoddart DR (Ed.) Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands. The Hague, Netherlands: Dr W. Junk Publishers; 1984. p. 103–122.
- Griffin DJG, Tranter HA. The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. Part VIII: Majidae. Siboga-Expeditie; 1986. 39: 1–335.
- Guinot D, Quenette G. The spermatheca in podotreme crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Podotremata) and its phylogenetic implications. Zoosystema; 2005. 27(2): 267-342.

Guinot D, Tavares M, Castro P. Significance of the sexual openings and supplementary structures on the phylogeny of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura), with new nomina for higher-ranked podotreme taxa. *Zootaxa*; 2013. 3665: 1- 414.

Hartnoll RG. Mating in the Brachyura. *Crustaceana*; 1969. 16: 161- 181.

Jameison BGM. Phylogeny of the Brachyura with particular reference to the Podotremata: evidence from a review of spermatozoal ultrastructure (Crustacea, Decapoda). *The Royal Society Research*; 1994. 345 (1314): 373-393.

Kroll RM, Hawkins WE, Overstreet RM. Reproductive Components. In: Harrison FW, Humes AG (Eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Crustacea*. New York: Wiley-Liss; 1992. p. 295-343.

Martin JW, Abele LG. Notes on male pleopod morphology in the Brachyuran crab family Panopeidae Ortmann, 1893, sensu Guinot (1978) (Decapoda). *Crustaceana*; 1986. 50: 182-198.

McLaughlin PA. *Comparative Morphology of Recent Crustacea*. New York: W.H. Freeman and Company; 1983. 177p.

McLay CL. Dynomenidae and Dromiidae (Decapoda, Brachyura) from Guam, Philippine Islands, Tonga and Samoa. *Zoosystema*; 2001. 23(4): 807-856.

Melo GAS. *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil*. São Paulo: Editora Loyola; 2003. 430p.

Ng PKL, Guinot D, Davie PJF. *Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world*. *Raffles Bulletin of Zoology*; 2008. 17: 1-286.

Phillips BF, Macmillan DL. Antennal receptors in puerulus and postpuerulus stages of the rock lobster *Panulirus cygnus* (Decapoda: Palinuridae) and their potential role in puerulus navigation. *Journal of Crustacean Biology*; 1987. 7: 122-135.

Pinheiro AP, Santana W. A new and endangered species of *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. *Zootaxa*; 2016. 4171(2): 365-372.

Robinson DGU, Ehlers R, Herken B, Herrmann F, Mayer F, Schürmann WF. *Präparationsmethodik in der Elektronenmikroskopie. Eine Einführung für Biologen und Mediziner*. Springer, Berlin; 1985. 208p.

Rorandelli R, Paoli F, Cannicci S, Mercati D, Giusti F. Characteristics and Fate of the Spermatozoa of *Inachus phalangium* (Decapoda, Majidae): Description of Novel Sperm Structures and Evidence for an Additional Mechanism of Sperm Competition in Brachyura. *Journal of Morphology*; 2008. 269: 259–271.

Santana W, Pohle G, Marques FPL. Zoal stages and megalopa of *Mithrax hispidus* (Herbst, 1790) (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae): a reappraisal of larval characters from

laboratory cultured material and a review of larvae of the *Mithrax*–*Mithraculus* species complex. *Invertebrate Reproduction & Development*; 2003. 44: 17–32.

Smalley AE. The river crabs of Costa Rica, and the subfamilies of the Pseudothelphusidae. *Tulane Studies in Zoology*; 1964. 12: 5-12.

Tudge C. Spermatozoal morphology and its bearing on decapod phylogeny. In: Martin JW, Crandall A, Felder DL. *Crustacean issues: decapod crustacean phylogenetics*; 2009. p. 101–119.

Wagner HP. The Genera *Mithrax* Latreille, 1818 and *Mithraculus* White, 1847 (Crustacea: Brachyura: Majidae) in the Western Atlantic Ocean. *Zoologische - Verhandelingen*; 1990. 264: 1–65.

Williamson HC. Contributions to the life-history of the edible crab (*Cancer pagurus*, Linn). *Rep Fish Board Scotl*; 1900. 18: 77–142.

Windsor AM, Felder DL. Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae MacLeay (Decapoda : Brachyura : Majoidea). *Invertebrate Systematics*; 2014. 28: 145–173.

Windsor AM, Felder DL. Re-evaluation of species allied to *Mithrax hispidus* (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae) based on three mitochondrial genes. *Zootaxa*; 2009. 2302: 61–68.