

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 16/02/2018.



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

1 INTRODUÇÃO	11
2 OBJETIVOS	14
3 MATERIAL E MÉTODOS	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
4 RESULTADOS	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
5 DISCUSSÃO	32
6 CONCLUSÃO	40
REFERENCIAS	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.

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.