

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 19/01/2019.



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
Instituto de Biociências do Litoral Paulista**



**Espermiotaxonomia e análise comparativa do sistema reprodutor  
de caranguejos aranha (Mithracidae)**

**Camila de Oliveira Assugeni**

**São Vicente - SP**

**2017**



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA**  
**“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”**  
**Instituto de Biociências do Litoral Paulista**



Espermiotaxonomia e análise comparativa do sistema reprodutor  
de caranguejos aranha (Mithracidae)

**CAMILA DE OLIVEIRA ASSUGENI**

**FERNANDO JOSÉ ZARA**

Dissertação apresentada ao Campus do Litoral Paulista, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Aquática.

**São Vicente - SP**

**2017**

Assugeni, Camila de Oliveira  
A851e Espermiotaxonomia e análise comparativa do sistema reprodutor  
de caranguejos aranha (Mithracidae) / Camila de Oliveira Assugeni. –  
– São Vicente, 2017  
xii, 99 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto  
de Biociências, Campus Litoral Paulista, 2017  
Orientador: Fernando José Zara  
Banca examinadora: Natália Rossi, Thiago Maia Davanso  
Bibliografia

1. Mithracidae. 2. Histologia. 3. Espermiotaxonomia. I. Título. II.  
São Vicente-Instituto de Biociências-Campus Litoral Paulista.

CDU 591.16:595.384.2

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da Informação –  
Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de Jaboticabal.

## AGRADECIMENTOS

Á Deus por tudo, por todas as oportunidades, por ter me dado forças para alcançar meus objetivos e por sempre me proteger...

Aos meus pais Eliana e Edilson por terem me possibilitado de realizar sonhos os quais vocês não tiveram a oportunidade de realizar na época de vocês e que agora se tornaram nossos sonhos! Obrigado por me ensinar respeitar as pessoas, os animais, ter me ensinado a amar, por sempre estar ao meu lado e não me deixar desistir nos momentos de fraqueza. Obrigada por todo apoio afetivo e financeiro. Amo vocês!

A minha irmã Leticia por ser minha melhor amiga, aguentar meus desesperos, grosserias e por estar me acompanhando em todos os momentos nessa jornada.

Aos meus avós Nilton, Dolores, Jair e Cida por estarem sempre cuidando de mim, rezando por mim, me recebendo com coisas maravilhosas nos finais de semana e por sempre torcerem por minha vitória.

As minhas tias, tios e primos que sempre estão ao meu lado torcendo por mim.

A Maria Eduarda Tozato por ser minha segunda família durante esses anos, compartilhar medos, angustias, alegrias, aguentar meu stress e torcer por mim.

As meninas da Rep. Arapuca (São Vicente) que me receberam com tanto carinho, me acolhendo como um membro da família e que me ensinaram ver o mundo de uma maneira diferente, por estarem ao meu lado em um dos momentos mais difíceis da minha vida. Vocês fazem parte da minha vida, sempre vou me lembrar de cada uma de vocês... Tamara, Priscila, Carol, Camila.

Ao meu orientador Fernando J. Zara pela confiança, pela oportunidade de trabalhar ao seu lado, por toda paciência, por sempre ensinar novas coisas sobre crustáceos, por me fazer pensar sobre tudo que aprendo de diferentes maneiras, por me ajudar a amadurecer como futura pesquisadora, por me incentivar na superação de limites e acima de tudo pela amizade.

Ao IML (Laboratório de morfologia de Invertebrados): Fernanda, Maria Alice, Guilherme, Lucas, Léo, Timotéo e Marcia. Aos que passaram pelo IML, Tavani e Jean, vocês foram muito importante nesta caminhada e fazem muita falta! Marcia obrigada por todo acolhimento, pelos ensinamentos, pela paciência, por cuidar de mim, por me ouvir

e por todo apoio técnico, sem você eu não teria chegado até aqui. Maria e Fernanda obrigada pela companhia, pelos ensinamentos compartilhados, por crescerem comigo, por me ouvir, pelos perrengues que passamos juntas, por ficarem bravas junto comigo e por todas as vezes que já aprontamos e rimos muito. Vocês fizeram toda diferença nesta caminhada.

A minha orientadora de iniciação científica, Kátia Hiroki por ter me apresentado o mundo dos crustáceos, por sempre acreditar em mim, pelas inúmeras oportunidades e principalmente pela amizade e preocupação que sempre teve comigo.

A Tati Magalhães, companheira de pesquisa, sempre gentil, alegre e presente. Obrigada pelos ensinamentos durante o estágio no Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), pela dedicação em nosso trabalho e por sua amizade.

Ao Fernando L. Mantelatto pelas oportunidades durante o estágio no Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC), pelos ensinamentos e todo suporte.

A professora Laura López – Greco pelos claros ensinamentos, cumplicidade e amizade durante a disciplina no Brasil.

Ao Professor Christopher Tudge por sua simpatia, pela paciência ao conversar em inglês comigo, pelos ensinamentos e pela colaboração em meu trabalho que foram imprescindíveis.

Aos amigos Isa, Chuck, Dino, Zara por estar comigo em meu primeiro mergulho na Laje de Santos que foi maravilhoso e inesquecível, obrigada pela parceria.

Ao William Santana e Raquel Buranelli pelas sugestões durante a banca de qualificação.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo financiamento de minha bolsa de mestrado através do projeto Ciências do Mar II (#1989/2014 - 23038.004309/2014-51).

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) pelo Projeto Universal que permitiu a realização deste trabalho.

Ao Biota Fapesp (#2010/50188-8) pelo apoio financeiro para materiais, aparelhos, reagentes, coletas e tudo mais.

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP/FCAV e aos técnicos por todo suporte, infraestrutura, ajuda e atenção.

Por fim, a UNESP por todo espaço físico e material.

**“Bom mesmo é ir à luta com determinação, abraçar a vida e viver com paixão,  
perder com classe e vencer com ousadia, pois o triunfo pertence a quem se atreve...  
E a vida é muito para ser insignificante”.**

**Charles Chaplin**



# SUMÁRIO

RESUMO .....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO.....	3
CAPÍTULO 1.....	7
DOCUMENTAÇÃO FOTOGRÁFICA CAP. 1.....	28
CAPÍTULO 2.....	52
DOCUMENTAÇÃO FOTOGRÁFICA CAP. 2.....	67
CAPÍTULO 3.....	72
DOCUMENTAÇÃO FOTOGRÁFICA CAP. 3.....	86
CONCLUSÕES.....	92
REFERÊNCIAS.....	94

## Resumo

Os caranguejos aranha pertencentes à superfamília Majoidea possuem grande diversidade de cor, morfologia corpórea e de habitat. A família Mithracidae recentemente foi revisada com base em dados morfológicos e moleculares, sendo assim novos gêneros foram propostos e algumas espécies redistribuídas. O objetivo deste estudo foi descrever a biologia reprodutiva de alguns membros de Mithracidae por meio da ultraestrutura dos espermatozoides e espermatóforos utilizando a microscopia eletrônica de transmissão e varredura, a fim de corroborar hipóteses baseadas em DNA e morfologia existentes para Mithracidae. Assim, os resultados encontrados na espermiotaxonomia mostram que esta é uma ferramenta eficiente para o estabelecimento de relações filogenéticas uma vez que, a morfologia dos espermatozoides, com base no padrão encontrado em Brachyura, permitiu a divisão das espécies entre os gêneros e, desta maneira, corroborou a filogenia molecular mais recente para a família. A histologia do sistema reprodutor masculino e dos receptáculos seminais (RS) de algumas espécies dos gêneros *Mithrax*, *Mithraculus*, *Damithrax* e *Omalacantha* foi realizada para verificar mecanismos de transferência espermática. A histologia dos receptáculos seminais mostrou que as fêmeas não são formadoras de pacotes espermáticos, já que todo material genético encontra-se misturado no interior do RS, sendo assim impossível identificar se a fêmea copula com mais de um macho. Caso isto ocorra, o esperma é utilizado de maneira aleatória durante o processo de fertilização, quando o órgão de estocagem torna-se uma ampla câmara de fertilização. As secreções produzidas pelo epitélio dorsal do receptáculo seminal são reativas para proteínas e polissacarídeos neutros, entretanto, ao redor das massas espermáticas foi encontrada uma secreção reativa para polissacarídeos ácidos. Assim, propõe-se que a secreção ao redor dos espermatozoides no RS com reação positiva para polissacarídeos ácidos é proveniente do fluido seminal dos machos com provável função antibacteriana. A histologia do sistema reprodutor masculino mostrou uma morfologia simplificada com ausência de glândulas acessórias. Sendo assim, em espécies com esta característica pode-se prever que este padrão reflita na ausência de pacotes espermáticos ao menos em Majoidea.

## **Abstract**

Spider crabs belonging to the superfamily Majoidea possess great diversity of color, body morphology and habitat. The family Mithracidae has recently been revised based on morphological and molecular data, thus new genera have been proposed and some species redistributed. The objective of this study was to describe the reproductive biology of some members of Mithracidae by means of the ultrastructure of spermatozoa and spermatophores using transmission and scanning electron microscopy in order to corroborate the hypotheses based on DNA and morphology existing for Mithracidae. Thus, the results found in spermiotaxonomy show that this is an efficient tool for the establishment of phylogenetic relationships based on the morphology of the spermatozoa, following the pattern found in Brachyura, allowed the division of the species between the genera and, in this way, corroborated the most recent molecular phylogeny for the family. The histology of the male reproductive system and the seminal receptacles (RS) of some species of the genera *Mithrax*, *Mithraculus*, *Damithrax* and *Omalacantha* were performed to verify mechanisms of sperm transfer. The histology of the seminal receptacles showed that females are not spermpacket forming, since all genetic material is mixed within the RS, thus it is impossible to identify if the female copulates with more than one male. If this occurs, the sperm is used at random during the fertilization process, when the storage organ becomes a large fertilization chamber. The secretions produced by the dorsal epithelium of the seminal receptacle are reactive for proteins and neutral polysaccharides, however, around the sperm masses a reactive secretion was found for acidic polysaccharides. Thus, it is proposed that the secretion around the spermatozoa in RS with positive reaction for acid polysaccharides comes from the seminal fluid of males with probable antibacterial function. The histology of the male reproductive system showed a simplified morphology with absence of accessory glands. Thus, in species with this characteristic it can be foreseen that this pattern reflects in the absence of spermatic packages at least in Majoidea.

## Introdução

Os caranguejos aranha pertencentes à superfamília Majoidea Samouelle, 1819, ocorrem em diferentes sistemas marinhos e de transição, representando assim parcela significativa dos braquiúros (Hendrickx, 1999). Estes caranguejos estão classificados em cinco famílias, sendo Mithracidae MacLeay, 1838 bastante estudada devido à morfologia e ornamentação dos seus representantes, os quais são de interesse na crescente aquarioria marinha (Baeza *et al.*, 2010). Os membros desta família são encontrados em habitats tropicais e subtropicais, recifes de coral, substratos de entulho e partículas grossas, em profundidades que variam do intertidal até 450 m (Melo, 1996; Baeza *et al.*, 2010; Windsor & Felder, 2014). Os Mithracidae são caracterizados por conter uma carapaça mais larga do que longa em formato oval, três ou quatro espinhos nas margens antero-lateral ou na órbita frontal (Rathbun, 1925). O gênero *Mithrax* foi apresentado em 1825 por Desmarest e, posteriormente separado em dois subgêneros *Mithrax* e *Mithraculus* (White, 1847). Wagner (1990) propôs que ambos sejam categorizados como gêneros separados baseando-se exclusivamente na morfologia adulta, o que foi mantido na última revisão mundial de Brachyura (Ng *et al.*, 2008). Em contraposição, alguns estudos baseados em semelhanças da morfologia larval colocam em discussão a separação de *Mithrax* e *Mithraculus* (Bolaños & Scelzo, 1981; Fransozo & Hebling, 1982; Bolaños *et al.*, 1990, 2000; Pohle & Marques, 2000; Santana *et al.*, 2003; Rhyne *et al.*, 2004). Além disso, Baeza *et al.* (2010) não encontrou suporte para a separação de algumas espécies entre os gêneros *Mithrax* e *Mithraculus* por meio de análises moleculares.

Uma última revisão taxonômica foi proposta para a família Mithracidae pelos autores Windsor & Felder (2014). Estes autores realizaram um estudo filogenético, baseado em características morfológicas e moleculares, sendo o mais completo até o momento. Os autores utilizaram para o estudo dois genes nucleares (18S, H3) e três mitocondriais (12S, 16S, COI), propondo o desdobramento do gênero *Mithrax*. Desta maneira, criou-se um novo gênero, *Damithrax*, no qual figuram as espécies *Damithrax tortugae* (Rathbun, 1920) e *Damithrax hispidus* (Herbst, 1790), ambos com ocorrência na costa brasileira. O gênero *Omalacantha* foi revalidado e separado de *Microphrys*, onde se figura a espécie *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) (Atlântico). A validade do gênero *Mithraculus* se manteve, no qual a espécie *Mithraculus ruber* Stimpson, 1871 estava inserida e foi relocada então para o gênero *Teleophrys*, como

*Teleophrys ruber* (Stimpson, 1871) (Windsor & Felder, 2014). Estes mesmos autores elevaram Mithracinae ao status de família como previamente sugerido por Garth (1958).

De maneira geral, o sistema reprodutor masculino é visto como um órgão bilateral em forma de letra “H”, constituído pelo par de testículos, localizado em ambas às margens superiores do cefalotórax, os quais são contínuos aos vasa deferentia, estendendo-se longitudinalmente sobre o hepatopâncreas, abaixo do coração, terminando na região posterior do corpo (Krol *et al.*, 1992). Este é o padrão descrito para Brachyura (Krol *et al.*, 1992).

O testículo pode ser classificado como lobular ou tubular, segundo a proposta de Nagao & Munehara (2003). O tipo lobular exhibe vários lóbulos, cistos ou ácinos seminíferos, conectados por um ducto seminífero central, sendo o padrão mais comumente encontrado em Brachyura (Hinsch & Walker, 1974; Johnson, 1980; Batoy *et al.*, 1989; Diesel, 1989; Moriyasu & Benhalima, 1998; Nagao & Munehara, 2003; Castilho *et al.*, 2008; Erkan *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2009; Simeó *et al.*, 2009). Por sua vez, o tipo tubular é constituído por um túbulo único e convoluto, preenchido em seu interior por células germinativas em diferentes estágios de maturação, como observado em *Maja brachydactyla* Balss, 1922 em Simeó *et al.*, (2009). Em geral, a região periférica do túbulo seminífero é constituída por espermatogônias, nas quais formam os centros germinativos. Os espermatócitos e espermátides ocupam amplo espaço da região intermédia dos túbulos seminíferos, formando a zona de maturação (Nagao & Munehara, 2003). A zona de evacuação é formada pelo túbulo coletor, as quais armazenam e carregam espermatozoides maduros através dos ductos seminíferos em direção ao vaso deferente (Nagao & Munehara, 2003; Simeó *et al.*, 2009). Desta maneira, o testículo tubular é atribuído principalmente aos Majoidea, Xanthoidea e Grapsoidea (Simeó *et al.*, 2009).

O vaso deferente é comumente dividido em três regiões: anterior (AVD), média (MVD) e posterior (PVD) (Krol *et al.*, 1992). A AVD tem a função de produzir as secreções que levarão a formação dos espermatóforos (Castilho *et al.*, 2008; Nicolau *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2009; Simeó *et al.*, 2009; Zara *et al.*, 2012; Klaus *et al.*, 2013; Nascimento & Zara, 2013). Por sua vez, a MVD e PVD são responsáveis por armazenar os espermatóforos e produzir a maior parte do fluido seminal (Krol *et al.*, 1992; Simeó *et al.*, 2009; Zara *et al.*, 2012). Em algumas espécies, a MVD e PVD podem exhibir projeções laterais, denominadas bolsas laterais, nos Portunidae (Johnson, 1980; Jivoff *et*

*al.*, 2007; Zara *et al.*, 2012), glândulas acessórias, expansões laterais, divertículos ou cecos em Majoidea e Grapsoidea (Simeó *et al.*, 2009; Tiseo *et al.*, 2014). Tais estruturas produzem secreções que são adicionadas ao fluido seminal, simplesmente para aumentar o volume de fluido produzido, como ocorre nos siris azuis (Zara *et al.*, 2012; Nascimento & Zara, 2013). O fluido seminal pode auxiliar na manutenção e transferência dos espermátóforos, ou formar o “plug” espermático durante a cópula (Hartnoll, 1968, Sainte-Marie & Sainte-Marie, 1998; Guinot & Quenette, 2005; Wolcott *et al.*, 2005; Jivoff *et al.*, 2007; Simeó *et al.*, 2009; Zara *et al.*, 2012; Guinot *et al.*, 2013; Tiseo *et al.*, 2014; Nascimento & Zara, 2013).

Os espermatozoides em Brachyura são células imóveis e aflageladas, com acrossomo ou vesícula acrossomal, camadas concêntricas, revestido por uma membrana moderadamente eletrondensa, sendo centralmente penetrado pelo *perforatorium* ou tubo perfurador (Tudge, 2009). Sobre o ápice do *perforatorium* observa-se o opérculo eletrondenso, o qual pode ser perfurado ou contínuo, sendo algumas vezes adornado (Jamieson, 1994; Jamieson & Tudge, 2000; Tudge, 2009). O núcleo demonstra cromatina condensada e braços radiais que podem formar projeções, além de conter elementos de citoesqueleto, como microtúbulos (para revisão ver, Jamieson, 1994; Jamieson & Tudge, 2000; Tudge, 2009, Tudge *et al.*, 2014). Algumas características têm sido descritas como sinapomorfias em Eubrachyura, como a presença de anel espessado, opérculo perfurado, presença de braços radiais e processo mediano posterior que são características típicas de Majoidea (Tudge *et al.*, 2014). A ultraestrutura dos espermátóforos e espermatozoides tem sido utilizada como ferramenta para relacionar grupos taxonômicos e estabelecer relações de parentesco (Jamieson, 1994; Jamieson & Tudge, 2000; Tudge, 2009). Recentemente, diferentes trabalhos vêm correlacionando os dados da ultraestrutura dos espermatozoides com a filogenia molecular, buscando encontrar padrões mais robustos para estudos filogenéticos e evolução dos caracteres espermáticos (Klaus & Brandis, 2010, Tudge *et al.*, 2014, Camargo *et al.*, 2015).

Os Podotremata Guinot, 1977, agrupa espécies em que as fêmeas mostram duas aberturas: uma do oviduto, por onde os ovócitos são externalizados, localizada na coxa do terceiro pereópodo e a vulva, cujo canal estende-se até a espermateca, a qual abre-se em diferentes esternitos, dependendo das famílias e subfamílias (Guinot & Tavares, 2001; Guinot & Quenette, 2005; Guinot *et al.*, 2013). Enquanto, as Fêmeas de Eubrachyura possuem um par receptáculos seminais que são ligados ao oviduto e a vagina (McLay & López-Greco, 2011). O receptáculo seminal é de origem ecto-

mesodérmica e armazena os espermatóforos após a cópula (Hartnoll, 1968; McLay & López-Greco, 2011). A região dorsal de origem mesodérmica está ligada ao ovário através do oviduto, enquanto a região ventral é ectodérmica, recoberta por cutícula, contínua à vagina que se abre na abertura genital ou vulva (Hartnoll, 1968; McLay & López-Greco, 2011; Zara, *et al.*, 2014). Diesel (1991) classificou o receptáculo seminal em dois tipos: dorsal e ventral. No tipo dorsal a abertura do oviduto encontra-se numa posição relativamente dorsal, sobre o receptáculo seminal, estando assim à vagina oposta ventralmente ao oviduto. No tipo ventral o oviduto e a vagina encontram-se próximos e posicionados ventralmente. Recentemente, um tipo intermediário foi proposto, demonstrando que a abertura do oviduto no receptáculo seminal encontra-se entre os extremos dorso-ventral (McLay & López-Greco, 2011; Gonzáles-Pisani *et al.*, 2012; Guinot *et al.*, 2013).

No presente estudo foi realizado a ultraestrutura do espermatóforo e espermatozoide de diferentes espécies do gênero *Mithraculus*, *Damithrax*, *Mithrax*, *Omalacantha* e *Teleophrys* provenientes do mar do Caribe e da costa do estado de São Paulo, a fim de corroborar ou não as filogenias moleculares proposta por Baeza *et al.* (2010) e Windsor & Felder (2014). Foram observadas características similares e distintas dos espermatóforos e espermatozoides de cada espécie considerando o padrão encontrado em Brachyura. Adicionalmente, foi analisado se os espermatozoides apresentam características exclusivas para cada gênero. Dentro deste objetivo, também foi comparado a ultraestrutura dos espermatozoides de animais da mesma espécie, provenientes de regiões zoogeográficas distintas (Venezuela e Brasil). Adicionalmente, foi realizada por meio da histologia e histoquímica a descrição comparativa das espécies *Mithraculus forceps*, *Damithrax hispidus*, *Mithrax aculeatus* e *Omalacantha bicornuta* no tocante à espermatogênese, produção de fluido seminal e receptáculo seminal, em busca de compreender os mecanismos de transferência espermática e ocorrência ou não de competição espermática, sendo um estudo pioneiro para estes Mithracidae.

## Conclusões

O estudo da ultraestrutura dos espermatozoides se mostrou uma ferramenta muito eficiente no estabelecimento de relações de parentesco. Uma vez que, a partir da morfologia do espermatozoide as espécies podem ser agrupadas em gêneros. O estudo da espermiotaxonomia, principalmente com animais da mesma espécie de regiões zoogeográficas distantes mostra a precisão desta ferramenta para o relacionamento de espécies. A filogenia molecular deste trabalho realizada com base no mapeamento dos caracteres dos espermatozoides mostrou os mesmos resultados encontrados na última revisão filogenética e morfológica para Mithracidae, bem como a ultraestrutura dos espermatozoides. Desta maneira, estas duas ferramentas são complementares, evidenciando resultados mais completos.

A divisão de espécies dentro dos gêneros *Mithrax* e *Mithraculus*, mostra-se possível através deste trabalho e principalmente a comprovação da classificação de ambos como gêneros separados.

Nas espécies de Mithracidae que tiveram o receptáculo seminal estudados notou-se a ausência de pacotes espermáticos e o receptáculo seminal do tipo ventral, sendo o tipo mais comum para Majoidea. A ausência de pacotes espermáticos indica que o receptáculo seminal funciona como uma grande câmara de fertilização, já que não é possível identificar se a fêmea copula com mais de um macho, sendo assim impossível selecionar um esperma específico. Ao redor dos espermatozoides que se encontram no lúmen do receptáculo seminal notou-se uma secreção positiva para polissacarídeos ácidos, que é proveniente dos machos, uma vez que a região mesodérmica deste, foi negativa para azul de Alcian.

O sistema reprodutor masculino seguiu o padrão encontrado em Brachyura, entretanto, com a ausência de glândulas acessórias no vaso deferente. Tais glândulas parecem estar fortemente relacionadas a formação de pacotes espermáticos, já que as espécies descritas na literatura que não possuem glândulas acessórias também não possuem pacotes espermáticos, fato que foi demonstrado com as espécies de Mithracidae deste estudo. Sendo assim, para investigações futuras esta característica deve ser examinada com cuidado e levada em conta principalmente para os Majoidea.

O estudo do sistema reprodutor se mostrou relevante para o entendimento dos mecanismos de transferência e competição espermática. Apesar das espécies de Mithracidae estudadas terem um sistema reprodutor simples, o mecanismo de funcionamento se mostrou extremamente interessante. Assim, o conhecimento sobre a



biologia reprodutiva é imprescindível ainda mais para este grupo de caranguejos aranha, os quais mostram elevado índice de utilização em aquariofilia marinha, área bastante crescente no Brasil. Assim, a verificação das estratégias reprodutivas com a ausência de competição espermática é informação crucial para futuros estudos de criação comercial, o que levaria ao declínio da atividade de retirada de animais da natureza.

## Referências da introdução

- Baeza JA, Bolaños JA, Fuentes S, Hernandez JE, Lira C, Lopez 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.
- Batoy CB, Sarmago JF, Pilai BC. Breeding season, sexual maturity and fecundity of the blue crab *Portunus pelagicus* (L.) in selected coastal waters in Leyte and Vicinity, Phillipines. *Annals of Tropical Research*. 1989, 9, 157-177.
- Bolaños JA, Scelzo, MA. Larval development of the spider crab *Mithrax verrucosus* Milne-Edwards, reared in the laboratory (Decapoda: Brachyura: Majidae). *The American Zoologist*. 1981, 21, 989.
- Bolaños JA, Lares LB, Hernández JE. Desarrollo larval de *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Crustacea: Decapoda: Majidae) realizado en condiciones de laboratorio. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*. 1990, 29, 67–89.
- Bolaños JA, Hernández G, Lira C. *Mithraculus cinctimanus* Stimpson, 1860 y *Speloeophorus pontifer* (Stimpson, 1871) (Crustacea: Decapoda: Brachyura), dos nuevas adiciones a la carcinofauna venezolana. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*. 2000, 39, 25–31.
- Camargo TR, Rossi N, Castilho AL, Costa RC, Mantelatto FL, Zara FJ. Integrative analysis of sperm ultrastructure and molecular genetics supports the phylogenetic positioning of the sympatric rock shrimps *Sicyonia dorsalis* and *Sicyonia typica* (Decapoda, Sicyoniidae). *Zoomorphology*. 2015, DOI 10.1007/s00435-015-0287-2.
- Castilho GG, Ostrensky A, Pie M R, Boeger WA. Morphology and histology of the male reproductive system of the mangrove land crab *Ucides cordatus* (L.) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). *Acta Zoologica (Stockholm)*. 2008, 89: 157–161.
- Desmarest AG. Malacostracés. in: *Dictionaire des Sciences Naturelle*, 1825. 28.
- Diesel R. Structure and function of the reproductive system of the symbiotic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda: Majidae): Observations on sperm transfer, sperm storage, and spawning. *Journal of Crustacean Biology*. 1989, 9, 266–277.

- Diesel R. Sperm competition and mating behaviour in Brachyura. In: Bauer RT, Martin JW, editors. Crustacean Sexual Biology. Columbia University Press, New York, NY. 1991, pp. 145–163.
- Erkan M, Tunali Y, Balkis H, Oliveria E. Morphology of Testis and Vas Deferens in the Xanthoid Crab, *Eriphia verrucosa* (ForskÅL, 1775) (Decapoda: Brachyura). Journal of Crustacean Biology. 2009, 29: 458-465.
- Fransozo A, Hebling NJ. Desenvolvimento pós -embrionário de *Mithrax hispidus* (herbst, 1790) (Decapoda, Majidae) em laboratório. Ciência e Cultura. 1982, 34, 385–395.
- Garth JS. Brachyura of the Pacific coast of America: Oxyrhyncha. Allan Hancock Pacific Expeditions. 1958, 21,1–499
- González-Pisani X, Barón P, López-Greco LS. Functional anatomy of the female reproductive systems of two spider crabs (Decapoda, Majoidea). Invertebrate Biology. 2012. 131:61–74.
- Guinot D, Tavares M. Une nouvelle famille de crabes du Crétacé, et la notion de Podotremata Guinot, 1977 (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Zoosystema. 2001, 23: 507–546.
- Guinot D, Quenette G. The spermatheca in Podotreme crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Podotremata) and its phylogenetic implications. Zoosystema. 2005, 27, 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 higherranked podotreme taxa. Zootaxa. 2013, 3665, 1–414.
- Hartnoll RG. Morphology of the genital ducts in female crabs. Zoological Journal of the Linnean Society. 1968, 47,279–300.
- Hendrickx ME. Los Cangrejos Braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano. (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [CONABIO] e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología: UNAM, México. 1999.
- Hinsch GW, Walker MH. The Vas Deferens of the Spider Crab, *Libinia emarginata*. Journal of Morphology. 1974, 143: 1-20.

- Jamieson BGM. Phylogeny of the Brachyura with particular reference to the Podotremata: evidence from a review of sperml ultrastructure (Crustacea, Decapoda). *Philosophical transactions: Biological Sciences*. 1994, 345, 373–393.
- Jamieson BGM, Tudge CC. Crustacea-Decapoda. 1–95pp. In: Jamieson, BGM. (ed.), *Reproductive Biology of Invertebrates*. Vol. IX, part C: *Progress in Male Gamete Ultrastructure and Phylogeny*: John Wiley & Sons, Chichester. 2000.
- Jivoff P, Hines AH, Quackenbush, LC. *Reproductive Biology and Embryonic Development*, 255-286 p. In, Cronin, L. E.; Kennedy, V. S. (eds.), *The Blue Crab *Callinectes sapidus**. Maryland, Maryland Sea Grant College. 2007.
- Johnson PT. *Histology of the Blue Crab *Callinectes sapidus*: A Model for the Decapoda*. Praeger, New York. 1980.
- Klaus S, Schubart CD, Brandis D. Ultrastructure of sperm and spermatophores of old world freshwater crabs (Brachyura: Potamoidea: Gecarcinucidae, Potamidae, and Potamonautidae). *Journal of Morphology*. 2009, 270, 175–193.
- Klaus S, Brandis D. Evolution of sperm morphology in potamid freshwater crabs (Crustacea: Brachyura: Potamoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2010, 161: 5.
- Klaus S, Münzner S, Modenbach AC, Streit B, Tudge CC. Spermatophore formation and spermultrastructure of *Sundathelphusa philippina* (Crustacea: Brachyura: Gecarcinucidae). *Acta Zoologica (Stockholm)*. 2013. 94: 267–272.
- Krol RM, Hawkins WE, Overstreet RM. Reproductive components, pp. 295-343. In, Harrison, F. W.; Humes, A. G. (eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 10: *Decapod Crustacea*, Wiley-Liss Inc., New York. 1992, 474.
- McLay CL & López-Greco LS. A hypothesis about the origin of sperm storage in the Eubrachyura, the effects of seminal receptacle structure on mating strategies and the evolution of crab diversity: how did a race to be first become a race to be last? *Zoologischer Anzeiger*. 2011, 250, 378–406.
- Melo GAS. *Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro*. São Paulo. 1996.
- Moriyasu M., Benhalima K. Snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Crustacea: Majidae) have two types of spermatophore: hypotheses on mechanism of fertilization and population reproductive dynamics in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Natural History*. 1998, 32: 1651-1665.

- Nagao J, Munehara H. Annual cycle of testicular maturation in the helmet crab *Telmessus cheiragonus*. Fisheries Science. 2003, 69: 1200–1208.
- Nascimento FA, Zara FJ. Development of the male reproductive system in *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Brachyura: Portunidae). Nauplius. 2013, 21(2): 161-177.
- Nicolau CF, Nascimento AA, Machado-Santos C, Sales A, Oshiro LM Y. Gonads of males and females of the mangrove tree crab *Aratus pisonii* (Grapsidae: Brachyura: Decapoda): a histological and histochemical view. Acta Zoologica (Stockholm). 2012, 93: 222–230.
- 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.
- Pohle GW, Marques FPL. Larval stages of *Paradasygius depressus* (Bell, 1835) (Brachyura: Majidae) and a phylogenetic hypothesis for 21 genera of Majidae. Proceedings of the Biological Society of Washington. 2000, 113, 739–760.
- Rathbun MJ. The spider crabs of America. Bulletin of the United States National Museum. 1925, 129, 1–613.
- Rhyne AL, Fujita Y, Calado. Larval development and 1st crab of *Mithraculus sculptus* (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae) described from laboratory-reared material. Journal of the Marine biological association of the United Kingdom. 2004, 86, 1133–1147.
- Santana W, Pohle G, Marques F. Zoeal stages and megalopa of *Mithrax hispidus* (herbst, 1790). (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae): a reappraisal of larval characters from laboratory cultured material and review of larval of *the Mithrax–Mithraculus* species complex. Invertebrate Reproduction & Development. 2003, 44, 1, 17–32.
- Sainte-Marie G, Sainte-Marie B. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). II. Multiple types of sperm cells and of spermatophores in the Spermathecae of mated females. Canadian Journal of Zoology. 1998, 77: 451–462.
- Santos C M, Lima G V, Nascimento A A, Sales A, Oshiro L M Y. Histological and histochemical analysis of the gonadal development of males and females of *Armases rubripes* (Rathbun 1897) (Crustacea, Brachyura, Sesamidae). Brazilian Journal of Biology. 2009, 69: 161-169.

- Simeó, C.G.; Ribes, E. and Rotllant, G. Internal anatomy and ultrastructure of the male reproductive system of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Brachyura). *Tissue and Cell*. 2009, 41: 345-361.
- Tiseo GR, Mantelatto FL, Zara FJ. Is cleistosperry and coenospermy related to sperm transfer? A comparative study of the male reproductive system of *Pachygrapsus transversus* and *Pachygrapsus gracilis* (Brachyura: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology*. 2014, 34(6), 704-716.
- Tudge CC. Sperml morphology and its bearing on decapod phylogeny. 101-119 pp. In: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds) *Decapod crustacean phylogenetics. Crustacean issues 18*. Taylor and Francis/CRC Press, Boca Raton. 2009.
- Tudge CC, Scheltinga DM, Jamieson BGM, Guinot D, Forges BR. Comparative ultrastructure of the sperm of the Majoidea (Crustacea, Decapoda, Brachyura) with new data on six species in five genera. *Acta Zoologica (Stockholm)*. 2014, 95, 1–20.
- 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.
- White A. List of the specimens of Crustacea in the collection of the British Museum. London: British Museum. 1847.
- Windsor AM, Felder DL. Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae Macleay (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Systematics*. 2014, 28, 145–173.
- Wolcott DL, Hopkins WB, Wolcott TG. Early events in seminal fluid and sperm storage in the female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. Effects of male mating history, male size, and season. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2005.319: 43-55.
- Zara FJ, Toyama MH, Caetano FH, López-Greco LS. Spermatogenesis, Spermatophore, and Seminal Fluid Production in the adult Blue Crab, *Callinectes danae* (Portunidae). *Journal of Crustacean Biology*. 2012, 32:249-262.
- Zara FJ, Pereira RR, Sant'anna BS. Morphological changes in the seminal receptacle during ovarian development in the speckled swimming crab *Arenaeus cribarius*. *The Biological Bulletin*. 2014, 227, 19-32.

