

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 25/10/19.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP

**Morfologia comparada do sistema reprodutor
masculino e transferência espermática de
caranguejos da família Trichodactylidae H. Milne
Edwards, 1853 (Decapoda, Brachyura)**

Leo Jaime Filgueira de Oliveira

Jaboticabal, São Paulo

2017

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP

**Morfologia comparada do sistema reprodutor
masculino e transferência espermática de
caranguejos da família Trichodactylidae H. Milne
Edwards, 1853 (Decapoda, Brachyura)**

Leo Jaime Filgueira de Oliveira

Orientador: Dr. Fernando José Zara

Coorientador: Bruno Sampaio Sant’Anna

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Aquicultura do Centro de Aquicultura da UNESP - CAUNESP, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Aquicultura (Biologia Aquática).

Jaboticabal, São Paulo

2017

Oliveira, Leo Jaime Filgueira de

O48m Morfologia comparada do sistema reprodutor masculino e transferência espermática de caranguejos da família Trichodactylidae H. Milne Edwards, 1853 (Decapoda, Brachyura) / Leo Jaime Filgueira de Oliveira. -- Jaboticabal, 2017
xii, 85 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Centro de Aquicultura, 2017

Orientador: Fernando José Zara

Coorientador: Bruno Sampaio Sant'Anna

Banca examinadora: Mariana Terossi Rodrigues Mariano, William Ricardo Amâncio Santana

Bibliografia

1. Caranguejo de água doce. 2. Morfologia. 3. Reprodução. I. Título. II. Jaboticabal-Centro de Aquicultura.

CDU 639.518

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

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: *Morfologia comparada do sistema reprodutor masculino e transferência espermática de caranguejos da família Trichodactylidae H. Milne Edwards, 1853 (Decapoda, Brachyura)*

AUTOR: LEO JAIME FILGUEIRA DE OLIVEIRA

ORIENTADOR: FERNANDO JOSÉ ZARA

COORIENTADOR: BRUNO SAMPAIO SANT'ANNA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em AQUICULTURA, pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. FERNANDO JOSÉ ZARA
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal



Profa. Dra. MARIANA TEROSSI RODRIGUES MARIANO
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto / Universidade de São Paulo



Prof. Dr. WILLIAM RICARDO AMÂNCIO SANTANA
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação / Universidade Sagrado Coração

Jaboticabal, 25 de outubro de 2017.

“A inteligência está além de equipamentos cognitivos. A ideia de uma inteligência mais apurada está mais associada a percepção de que, para se chegar a algum lugar no conhecimento, você depende de muita gente à sua volta”.

Luiz Felipe Pondé

“A tragédia não é quando um homem morre. A tragédia é aquilo que morre dentro de um homem enquanto ele ainda está vivo”.

Albert Schweitzer

“Há três caminhos para o sucesso: 1 – ensinar o que se sabe (generosidade mental); 2 – praticar o que se ensina (coerência ética); 3 – perguntar o que se ignora (humildade intelectual)”.

Mário Sergio Cortella

Ao meu pai João Jaime de Oliveira (*in memoriam*), minha mãe Maria José Pena Filgueira, irmã Marleicy, sobrinhas Mirela e Mariana e avós José Filgueira e Alexandrina Filgueira que demonstram constantemente todo seu amor por mim, mesmo estando sempre distante e ausente.

À minha noiva Aldenize Oliveira e minha segunda Família, Aristino e Fátima, Alteniza, Altemiza e Adison. Todo amor à vocês!

Agradecimentos

Ao programa de Pós-graduação em Aquicultura (CAUNESP) pela bolsa CNPq (#134523/2015-6) concedida para realização deste trabalho.

Aos auxílios vinculados ao IML, CAPES Ciências do Mar (CIMAR) II (Proc. #1989/2014) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Biota #2010/50188-8 e 2016/25344-2).

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela autorização #52258-1 para captura dos animais utilizados neste estudo.

Ao Prof. Dr. Fernando José Zara pela recepção, orientação e importantes ensinamentos nos âmbitos pessoal e profissional durante meu período de mestrado no Invertebrate Morphology Laboratory (IML) – FCAV/Unesp – Jaboticabal.

Ao meu Coorientador Prof. Dr. Bruno Sampaio Sant'Anna pelo apoio juntamente com o Prof. Dr. Gustavo Yomar Hattori pela recepção no Laboratório de Zoologia (ICET/UFAM), auxílio nas coletas, ideias que contribuíram para a realização deste trabalho e pela amizade e respeito. Além disso, pelos ensinamentos no âmbito pessoal e principalmente de como a ética pode ser o alicerce pessoal/profissional.

Às colegas de trabalho e amigos do IML Camila Assugeni, Fernanda Salti, Maria Alice e Bárbara Paiva pelas conversas e convivência que contribuíram para esse trabalho. Ao Timóteo Watanabe, Lucas Paschoal e Guilherme Andrioli pelo apoio e bate-papos científicos (ou não) e pelos trabalhos em cooperação (sempre trabalhando e relaxando!). Especialmente à Márcia Fiorese Mataqueiro, com quem muito aprendi e me auxiliou em todos os procedimentos laboratoriais no IML nos momentos que precisei.

À Chica, técnica do Laboratório de Histopatologia do Departamento de Patologia Veterinária da FCAV/Unesp – Jaboticabal pelas dicas e auxílio no processamento de material biológico.

Ao pessoal do Laboratório de Fisiologia do Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal da FCAV/Unesp – Jaboticabal por me permitirem utilizar materiais e equipamentos.

À Márcia, Aracyara, Aldo e Lucinda, e todo o pessoal do Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária (FCAV/Unesp – Jaboticabal) pela permissão na utilização das dependências deste departamento, auxílio em quaisquer fossem minhas dúvidas e obrigações burocráticas.

Aos funcionários do Caunesp, David Lorente e Veralice Cappatto pelos auxílios em todas as burocracias da PG.

Ao pessoal do Laboratório de Zoologia do ICET/UFAM, Neucilene Almeida, Loyanna Pedreño, Karine Coelho, Eberlanny Rolim pelas informações, disposição em auxiliar nas coletas e cuidados com os animais nos aquários em Itacoatiara.

Aos meus amigos de Ita, pelo apoio incondicional, Elidianne, Bruna, Taty, Ray, Khalled, CJ, Mad e Danilo pelo apoio incondicional. Pelo auxílio em algumas coletas e fuga dos búfalos com o George! Haja coração!

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP/FCAV e às técnicas Claudinha e Cláudia por todo suporte, ajuda e atenção com o microscópio eletrônico de transmissão.

Ao Dr. Célio Magalhães pelo auxílio na confirmação da identificação das espécies coletadas em Itacoatiara (AM) utilizadas neste estudo.

Ao Fabrício Carvalho e Edvanda Carvalho pela confirmação da identificação dos animais coletados em Cotriguaçu (MT).

Ao PhD. Christopher Tudge pela amizade, bate-papos, ensinamentos em espermiotaxonomia durante o curso em Jaboticabal e no CBC 2016 em Juazeiro do Norte.

Aos membros da minha banca de qualificação profa. Dra. Maria Célia Portella e profa. Dra. Mariana Antunes da Silva pelas sugestões e correções deste trabalho.

À profa. Dra. Mariana Terossi Rodrigues Mariano e ao prof. Dr. William Ricardo Amâncio Santana, membros da banca de defesa de dissertação, pelas correções e excelentes sugestões que ajudaram a aprimorar os manuscritos.

À minha noiva Aldenize Oliveira, por todo seu amor, chatices, carinho, gordices, cumplicidade, maluquices, diversões e compreensão. Acima de tudo, por segurar a onda comigo! Amo você!

À Alteniza Oliveira e Daniel Estumano por tudo! Ainda não encontrei adjetivos para expressar o quanto vocês são fantásticos!

À minha segunda família, Aristino Magalhães de Oliveira, Maria de Fátima Lima de Oliveira, Adison, Alteniza e Altemiza pelo apoio incondicional, carinho e compreensão.

Ao Timóteo Watanabe e Adriany Pimentão por me receberem em sua residência e pelas ajudas prestadas durante minha permanência em Jaboticabal. Vocês são incríveis! Sem palavras para descrever o meu apreço por vocês. Ao Guilherme Andrioli e Gabriela Monteiro por todo apoio prestado em Jaboticabal. Obrigado pela amizade, todos encontros e comelaças desestressantes!

Muito obrigado!

Apoio financeiro

CNPq – Bolsa modalidade GM (Mestrado) (#134523/2015-6)

BIOTA FAPESP (#2010/50188-8 e #2016/25344-2)

CAPES CIMAR II (#1989/2014-23038.004309/2014-51 e #2005/2014 - 23038.004308/2014-

14)

SUMÁRIO

Resumo	13
Abstract	14
Introdução Geral	15
Referências	18
Capítulo I. Morfologia do sistema reprodutor masculino, espermatogênese e produção de fluido seminal em <i>Dilocarcinus pagei</i> e <i>Sylviocarcinus pictus</i> (Decapoda: Trichodactylidae): existe formação de “plug” ou pacote espermático em caranguejos de água doce?	24
Resumo	26
Abstract	27
Introdução	28
Material e métodos	30
Resultados	32
<i>Anatomia</i>	32
<i>Histologia e histoquímica</i>	32
<i>Dilocarcinus pagei</i>	32
<i>Sylviocarcinus pictus</i>	35
<i>Experimento de transferência espermática</i>	38
Discussão	38
Referências	47
Lista de Tabela	54
Lista de Figuras	55
Capítulo II. Ultraestrutura dos espermatóforos e espermatozoides de <i>Dilocarcinus pagei</i> , <i>Zilchiopsis oronensis</i> e <i>Valdivia serrata</i> (Crustacea: Decapoda: Trichodactylidae)	67

Resumo	69
Abstract	70
Introdução	71
Material e métodos	73
Resultados	74
<i>Dilocarcinus pagei</i>	74
<i>Zilchiopsis oronensis</i>	76
<i>Valdivia serrata</i>	77
Discussão	78
Referências	84
Lista de Tabela	89
Lista de Figuras	91
Considerações finais	97

Resumo

O sistema reprodutor masculino em caranguejos de água doce da família Trichodactylidae ainda é pouco conhecido. No capítulo I deste estudo foram analisados a morfologia do sistema reprodutor masculino, espermatogênese e produção de fluido seminal de *Dilocarcinus pagei* e *Sylviocarcinus pictus*, bem como a investigação experimental sobre a transferência espermática para verificar se o fluido seminal forma “plug” ou pacote espermático em *D. pagei*. O sistema reprodutor masculino em Trichodactylidae apresenta morfologia de “U” invertido, conectados pelos testículos, e vasos deferentes divididos em anterior (AVD), médio (MVD) e posterior (PVD). A espermatogênese ocorre de forma similar em ambas espécies, e a produção do fluido seminal para formação de espermátóforos ocorre na AVD, sendo a MVD responsável pelo armazenamento e PVD pela produção de fluido seminal adicional para transferência espermática. Não há formação de “plug” espermático, mas há formação de pacotes espermáticos quando em múltiplas cópulas com diferentes machos. No capítulo II desta dissertação foram investigados os espermatozoides de *D. pagei*, *Zilchiopsis oronensis* e *Valdivia serrata* em um enfoque filogenético, comparando também ao único tricodactilídeo descrito, *Dilocarcinus septemdentatus*. As espécies estudadas apresentam espermátóforos coenospérmicos. *Zilchiopsis oronensis* e *V. serrata* apresentaram também cleistospermia. Os espermatozoides apresentam morfologia globular, com opérculo pontiagudo fechado e vesícula acrossomal com três camadas concêntricas de diferentes eletrondensidades. As três espécies neste estudo, bem como *D. septemdentatus* apresentam uma placa núcleo-citoplasmática espessa e elétron-densa que provavelmente é uma autapomorfia para Trichodactylidae. Esta característica diverge dos outros caranguejos de água doce da Ásia e África, suportando a hipótese do surgimento de duas linhagens independentes de caranguejos dulcícolas.

Palavras-chave: caranguejo de água doce; morfologia; reprodução.

Abstract

The male reproductive system in freshwater crabs of the family Trichodactylidae is still little known. In Chapter I of this study, we studied the morphology of the male reproductive system, spermatogenesis and seminal fluid production of *Dilocarcinus pagei* and *Sylviocarcinus pictus*, as well as the experimental investigation on the sperm transfer to verify if the seminal fluid create a sperm plug or spermatophore in *D. pagei*. The male reproductive system in Trichodactylidae shows inverted U-shape, connected by the testes, and vas deferens divided into anterior (AVD), medium (MVD) and posterior (PVD). Spermatogenesis occurs in a similar way in both species, and seminal fluid production for spermatophore formation occurs in AVD, and MVD is responsible for storage and PVD for the production of additional seminal fluid for sperm transfer. There is no sperm plug formation, but there is formation of spermatophores when in multiple copulations with different males. In Chapter II of this work, the spermatozoa of *D. pagei*, *Zilchiopsis oronensis* and *Valdivia serrata* were investigated in a phylogenetic context, also comparing to the trichodactylid described, *Dilocarcinus septemdentatus*. The species studied present coenospermic spermatophores. *Zilchiopsis oronensis* and *V. serrata* also presented cleistospermia. The morphology of the spermatozoa is globular, with closed operculum and acrosomal vesicle with three concentric layers in different electron densities. The three species in this study, as well as *D. septemdentatus* present a thick and electron dense nucleo-cytoplasmic plate that is probably an autapomorphy for Trichodactylidae. This feature differs from other freshwater crabs of Asia and Africa, supporting the hypothesis of the emergence of two independent lineages of freshwater crabs.

Keywords: freshwater crab; morphology; reproduction.

Introdução Geral

A Infraordem Brachyura compreende cerca de 7.250 espécies descritas (Davie et al. 2015), dentre os quais estão cinco famílias de caranguejos de água doce. Estas famílias apresentam aproximadamente 1300 espécies com distribuição nas regiões tropical e subtropical das Américas Central e do Sul, África, Europa, Ásia e Austrália (Yeo et al. 2008; Cumberlidge & Ng 2009). Dentre os caranguejos de água doce neotropicais estão as famílias Pseudothelphusidae Ortmann, 1893 e Trichodactylidae H. Milne Edwards, 1853, que apresentam espécies exclusivas da região amazônica (Magalhães et al. 2016). A família Trichodactylidae apresenta cerca de 50 espécies semi-terrestres exclusivamente dulcícolas, distribuídos nas Américas Central e do Sul, desde o sul do México até a Argentina (Yeo et al. 2008; Magalhães et al. 2016).

Os caranguejos da família Trichodactylidae H. Milne Edwards, 1853 habitam rios e lagos, em áreas marginais com barranco, no interior de buracos em áreas rasas e associados à macrófitas flutuantes (Magalhães 2016). Estes animais são importantes componentes dos ecossistemas em que habitam participando do fluxo de energia da teia trófica, atuando como necrófagos (Segadilha & Silva-Soares 2015), predadores de anuros (Affonso & Signorelli 2011), moluscos (Torres et al. 2012) e presas de diversos vertebrados (Magalhães 1990; Silveira & Magnusson 1999; Quadros & Monteiro-Filho 2001; Lima & Batista 2012).

As famílias de caranguejos de água doce compreendem um grupo polifilético (Tsang et al. 2014), entretanto apresentam diversas características de convergência evolutiva. Estes animais desenvolveram adaptações morfológicas e fisiológicas aos ambientes dulcícolas desenvolvidos durante sua história de vida (Stevcic 1971). Dentre as adaptações está a baixa fecundidade com ovos lecitotróficos (Mansur & Hebling 2002), desenvolvimento direto (Vieira et al. 2013), cuidado parental (Sant'Anna et al. 2013) e ausência de fases larvais pelágicas (Vogt 2013). Com isso, estes animais apresentam ampla distribuição geográfica (Magalhães et al.

2016), e no Brasil podem ser encontrados em serrapilheiras, associados à macrófitas (Magalhães 2003), tocas nas margens de rios e lagos (Sant’Anna et al. 2013), em regiões montanhosas, associados a bromélias (Wehrtmann et al. 2016) e planícies de inundação periódicas (Magalhães & Türkay 2008).

Além de sua importância ecológica, participando em vários níveis da teia trófica, os caranguejos tricodactilídeos foram reportados como item alimentar na dieta de índios Yanomami (Magalhães et al. 2006). Apesar destes animais terem recebido atenção quanto aos estudos relacionados à sua biologia populacional (Davanso et al. 2013), fecundidade (Silva et al. 2012), cuidado parental (Sant’Anna et al. 2013), comportamento (Senkman et al. 2015; Sant’Anna et al. 2014) e fisiologia (Onken & McNamara 2002), são escassos estudos sobre biologia de Trichodactylidae na Amazônia brasileira.

Espécies dos gêneros *Dilocarcinus* H. Milne Edwards, 1853, *Sylviocarcinus* H. Milne Edwards, 1853 e *Valdivia* White, 1847 foram encontrados como fauna acompanhante na pesca de camarões no Estado do Pará (Lima et al. 2013). A captura desta fauna acompanhante pode levar à morte e descarte destes animais, pois não apresentam valor comercial culinário como os camarões. Com isso, pode haver declínio das populações de caranguejos de água doce como consequência da captura acidental excessiva (Eayrs 2007). Assim, estudos sobre a biologia de Trichodactylidae são importantes para se obter dados sobre o estado de conservação destes animais (Magalhães 2016).

Recentemente, diversos estudos têm adicionado dados relevantes à taxonomia a partir de dados morfológicos do sistema endofragmal de Trichodactylidae. Sternberg & Cumberlidge (2003) examinaram o sistema torácico endofragmal em *Poppiana* Bott, 1969 e *Trichodactylus* Latreille, 1828 e identificaram diversas características derivadas que parecem ser restritas a tricodactilídeos. Pedraza et al. (2015) analisaram o esqueleto axial de 17 espécies em 10 gêneros dando suporte a particularidades ao nível de família, subfamília e tribo. Lima-Gomes et al.

(2017) apresentaram novos dados sobre a estrutura dos ossículos do sistema digestivo em *Sylviocarcinus pictus* H. Milne Edwards, 1853 e *Valdivia serrata* White, 1847 que podem ser úteis para identificar relações taxonômicas neste grupo.

Estudos sobre o sistema reprodutor de crustáceos decápodes têm sido extensivamente realizados em animais marinhos. Estes trabalhos são relevantes para entender não só os aspectos reprodutivos (Castilho et al. 2008; Zara et al. 2012), como também a filogenia destes animais (Camargo et al. 2015, 2017). Em relação a animais dulcícolas, a maioria dos estudos está concentrada nas superfamílias Potamoidea (Klaus et al. 2009; Klaus & Brandis 2011) e Gecarcinucoidea (Klaus et al. 2009; Klaus et al. 2011), de ocorrência principalmente nos continentes da África e Ásia.

Os tricodactídeos foram pouco estudados quanto a morfologia, histologia e histoquímica do sistema reprodutor. Dentre os poucos estudos realizados, está o desenvolvimento gonadal de *S. pictus* investigado por Silva et al. (2012). Entretanto, este estudo apresenta lacunas que ainda necessitam ser preenchidas, tais como a formação dos espermatóforos, características histoquímicas do fluido seminal, espermatogênese e morfologia dos espermatozoides. Esta última somente foi descrita em *Dilocarcinus septemdentatus* Herbst, 1783 foi descrito (Matos et al. 1996). Ainda não existem estudos sobre a morfologia do sistema reprodutor masculino em outros Trichodactylidae, estando os trabalhos restritos a outros aspectos da biologia destes animais.

A região amazônica necessita de estudos sobre a biologia de caranguejos tricodactídeos, uma vez que estes animais são abundantes nos rios, lagos e planícies de inundação. Compreender a biologia reprodutiva e seu ciclo nestes caranguejos pode auxiliar no entendimento de como estes animais participam das comunidades naqueles ambientes. Além disso, estes animais são indicadores de qualidade ambiental e com a rápida expansão do agronegócio e hidrelétricas, muitas espécies podem desaparecer sem mesmo terem sido

descobertas pela ciência. Com isso, o presente estudo visa fornecer informações sobre a biologia reprodutiva, especificamente sobre a morfologia do sistema reprodutor masculino e descrição da morfologia dos espermatozoides de caranguejos da família Trichodactylidae.

Assim, a estrutura da presente dissertação está organizada em dois capítulos. O primeiro trata da descrição e comparação da morfologia do sistema reprodutor masculino de *S. pictus* e *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861, com detalhes sobre a espermatogênese ao microscópio de luz para cada uma destas espécies. No segundo capítulo foi realizada a descrição e comparação dos espermatozoides em de três espécies de Trichodactylidae: *D. pagei*, *Zilchiopsis oronensis* (Pretzmann, 1968) e *V. serrata*.

Referências

- Affonso IP, Signorelli L. 2011. Predation on frogs by the introduced crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Decapoda, Trichodactylidae) on a Neotropical floodplain. *Crustaceana* 84: 1653–1657.
- Camargo TR, Rossi N, Castilho AL, Costa RC, Mantelatto FL, Zara FJ. 2015. 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* 135: 67–81.
- Camargo TR, Rossi N, Castilho AL, Costa RC, Mantelatto FL, Zara FJ. 2017. Sperm ultrastructure of shrimp from family Penaeidae (Crustacea: Dendrobranchiata) in a phylogenetic context. *Arthropod Structure & Development* 10: 588–600.
- Castilho GG, Ostrensky A, Pie MR, Boeger WA. 2008. Morphology and histology of the male reproductive system of the mangrove land crab *Ucides cordatus* (L.) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). *Acta Zoologica* 89: 157–161.

- Cumberlidge N, Ng PKL. 2009. Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs. In: Martin JW, Crandall KA, Felder DL, editors. Decapod crustacean phylogenetics. Crustacean Issues. Boca Raton: Taylor and Francis/CRC Press.
- Davanso TM, Taddei FG, Simões SM, Fransozo A, Costa RC. 2013. Population dynamics of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in tropical waters in southeastern Brazil. Journal of Crustacean Biology 33: 235–243.
- Eayrs S. 2007. A Guide to by-catch reduction in Tropical shrimp-trawl fisheries. FAO. Rome. 108 pp.
- Davie PJ, Guinot D, Ng PK. 2015. Systematics and classification of Brachyura. In: Castro P, Davie PJF, Guinot D, Schram FR, von Vaupel Klein JC, editors. Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, Vol. 9, Part C (2 vol.). Leiden: Brill; pp. 1049–1130.
- Klaus S, Brandis D. 2011. Evolution of sperm morphology in potamid freshwater crabs (Crustacea: Brachyura: Potamoidea). Zoological Journal of the Linnean Society 161: 53–63.
- Klaus S, Schubart CD, Brandis D. 2009. Ultrastructure of spermatozoa and spermatophores of old world freshwater crabs (Brachyura: Potamoidea: Gecarcinucidae, Potamidae, and Potamonautidae). Journal of Morphology 270: 175–193.
- Klaus S, Münzner S, Modenbach AC, Streit B, Tudge CC. 2011. Spermatophore formation and sperm ultrastructure of *Sundathelphusa philippina* (Crustacea: Brachyura: Gecarcinucidae). Acta Zoologica 94: 267–272.
- Lima LG, Batista VS. 2012. Estudos etnoictiológicos sobre o pirarucu *Arapaima gigas* na Amazônia Central. Acta Amazonica 42: 337–344.

- Lima-Gomes RC, Lima JF, Magalhães C. 2017. Description of ten additional ossicles in the foregut of the freshwater crabs *Sylviocarcinus pictus* and *Valdivia serrata* (Decapoda: Trichodactylidae). *Zoologia* 34: 1–7.
- Lima JF, Silva TC, Silva LMA, Garcia JS. 2013. Brachyuran crustaceans from the bycatch of prawn fisheries at the mouth of the Amazon River. *Acta Amazonica* 43: 91–98.
- Magalhães C. 1990. Hábitos alimentares e estratégia de forrageamento de *Rostrhamus sociabilis* no Pantanal de Mato Grosso, Brasil. *Ararajuba* 1: 95–98.
- Magalhães C. 2003. Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. In: Melo GAS, editor. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil. São Paulo: Editora Loyola; pp. 143–287.
- Magalhães C. 2016. Avaliação dos caranguejos tricodactilídeos (Decapoda: Trichodactylidae). In: Pinheiro MAA, Boos H, editors. Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014. Porto Alegre, RS: Sociedade Brasileira de Carcinologia – SBC. pp. 420–440.
- Magalhães C, Barbosa UC, Py-Daniel V. 2006. Decapod crustaceans used as food by the Yanomami Indians of the Balawa-ú village, State of Amazonas, Brazil. *Acta Amazonica* 36: 369–374.
- Magalhães C, Campos MR, Collins PA, Mantelatto FL. 2016. Diversity, distribution and conservation of freshwater crabs and shrimps in South America. In: Kawai T, Cumberlidge N, editors. A global overview of the conservation of freshwater decapod crustaceans. Berlin: Springer. pp. 303–322.
- Magalhães C, Türkay M. 2008. Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae. *Senckenbergiana Biologica* 19: 185–215.
- Mansur CB, Hebling NJ. 2002. Análise comparativa entre a fecundidade de *Dilocarcinus pagei* Stimpson e *Sylviocarcinus australis* Magalhães & Turkay (Crustacea, Decapoda,

- Trichodactylidae) no Pantanal do Rio Paraguai, Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 797–805.
- Matos E, Matos P, Corral L, Azevedo C. 1996. Ultrastructural and morphological aspects of the spermatozoon of *Dilocarcinus septemdentatus* Herbst, 1873 (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) of the Northern sea coast of Brazil. *Brazilian Journal of Morphological Sciences* 13: 31–35.
- Ng P, Guinot D, Davie P. 2008. Systema Brachyrorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology* 17: 1–286.
- Onken H, McNamara JC. 2002. Hyperosmoregulation in the red freshwater crab *Dilocarcinus pagei* (Brachyura, Trichodactylidae): structural and functional asymmetries of the posterior gills. *The Journal of Experimental Biology* 205: 167–175.
- Pedraza M, Magalhães C, Tavares M. 2015. Morfología comparada del esqueleto axial en la familia de cangrejos de agua dulce Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Papéis Avulsos de Zoologia* 55: 103–114.
- Quadros J, Monteiro-Filho ELA. 2001. Diet of the Neotropical otter, *Lontra longicaudis*, in an Atlantic forest area, Santa Catarina State, southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36: 15–21.
- Sant’Anna BS, Andrade DR, Watanabe TT, Hattori GY. 2014. Behavioral repertoire and substrate choice of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Decapoda, Trichodactylidae). In: Ardovini C. editor. *Crabs: global diversity, behavior and environmental threats*. New York: Nova Science Publishers. pp. 57–73.
- Sant’Anna BS, Takahashi LHT, Hattori GY. 2013. Parental care in the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* (Milne-Edwards, 1853). *Open Journal of Ecology* 3: 161–163.

- Segadilha J, Silva-Soares T. 2015. Necrophagy on *Rhinella ornata* (Anura: Bufonidae) by the crab *Trichodactylus fluviatilis* (Crustacea: Trichodactylidae) in Atlantic Rainforest mountains of state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Herpetology Notes* 8: 429–431.
- Senkman LE, Negro CL, Lopretto EC, Collins PA. 2015. Reproductive behaviour of three species of freshwater crabs of the family Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda) including forced copulation by males. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 48: 77–88.
- Silva LS, Martinelli-Lemos JM, Ferreira MAP, Rocha RM. 2012. Gonadal development in the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* (H. Milne Edwards, 1853) (Brachyura: Trichodactylidae) from the Guamá River, State of Pará, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84: 789–798
- Silveira R, Magnusson WE. 1999. Diets of spectacled and black caiman in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 33: 181–192.
- Sternberg R, Cumberlidge N. 2003. Autapomorphies of the endophragmal system in trichodactylid freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Eubrachyura). *Journal of Morphology* 256: 23–28.
- Stevcic Z. 1971. The main features of brachyuran evolution. *Systematic Zoology* 20: 331–340.
- Torres MV, Giri F, Williner V. 2012. Size selective predation on an invasive bivalve, *Limnoperna fortunei* (Mytilidae), by a freshwater crab, *Zilchiopsis collastinensis* (Trichodactylidae). *Journal of Crustacean Biology* 32: 698–710.
- Tsang LM, Schubart CD, Ahyong ST, Lai JCY, Au EYC, Chan TY, Ng PKL, Chu KH. 2014. Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. *Molecular Biology and Evolution* 31: 1173–1187.

- Vieira RRR, Rieger PJ, Cichowski V, Pinheiro MAA. 2013. Juvenile development of *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Brachyura, Trichodactylidae) reared in the laboratory, with emphasis on setae morphology. *Crustaceana* 86: 1644–1663.
- Vogt G. 2013. Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews* 88: 81–116.
- Wehrtmann IS, Magalhães C, Bello-González OC. 2016. First confirmed report of a primary freshwater crab (Brachyura: Pseudothelphusidae) associated with bromeliads in the Neotropics. *Journal of Crustacean Biology* 36: 303–309.
- Yeo DCJ, Ng PKL, Cumberlidge N, Magalhaes C, Daniels SR, Campos MR. 2008. A global assessment of freshwater crab diversity (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Hydrobiologia* 595: 275–286.
- Zara FJ, Toyama MH, Caetano FH, López-Greco LS. 2012. Spermatogenesis, spermatophore, and seminal fluid production in the adult blue crab, *Callinectes danae* (Portunidae). *Journal of Crustacean Biology* 32: 249–262.

Lista de Figuras

Figura 1. Anatomia do sistema reprodutor masculino de *Sylviocarcinus pictus* e *Dilocarcinus pagei*.

A, Vista dorsal da disposição interna do sistema reprodutor masculino de *S. pictus*. B-G, Anatomia do sistema reprodutor masculino de *D. pagei*. B, Vista dorsal da disposição interna do sistema reprodutor masculino de *D. pagei*. C, Sistema reprodutor masculino de *D. pagei* completo (bilateral) mostrando testículos e vaso deferente convoluto. D, Vista de um dos lados do sistema reprodutor masculino de *D. pagei* com detalhe para as colorações dos testículos e vaso deferente. Asteriscos indicam as glândulas acessórias localizadas na PVD. E, Detalhe da AVD de *D. pagei*, túbulos convolutos com uma região central esbranquiçada, preenchida por fluidos seminais. F, Detalhe da MVD convoluta de *D. pagei* com coloração esbranquiçada característica dos fluidos seminais e com calibre relativamente maior em relação a AVD. G, Detalhe da PVD de *D. pagei* com glândulas acessórias de coloração esbranquiçada do fluido seminal. Asteriscos indicam as glândulas acessórias. AVD = vaso deferente anterior; MVD = vaso deferente medial; PVD = vaso deferente posterior; T = testículos; VD = vaso deferente.

Figura 2. Histologia dos testículos, espermatogênese e espermiogênese de *Dilocarcinus pagei*.

A, Vista geral do testículo do tipo tubular, com regiões preenchidas por espermátócitos primários, uma com espermátócitos secundários e uma preenchida por espermátides iniciais. Asteriscos indicam a zona de evacuação onde localizam-se os espermatozoides; setas pretas indicam células acessórias [HE]. B, Túbulo germinativo preenchido por espermatogônias e seus núcleos com aspecto granular. Notar células acessórias (seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. C, Espermátócitos primários em prófase em túbulo germinativo delimitado por células acessórias (seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. D, Espermátócitos secundários com cromatina com aspecto granular e condensada circundados por células acessórias (seta preta) dos túbulos germinativos [azul de toluidina pH 4.0]. E, Espermátides iniciais apresentando núcleo em forma de anel (cabeça de seta branca) com região β -metacromática e início da formação da vesícula proacrossomal (cabeça de seta preta) em túbulo germinativo delimitado por células acessórias (seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. F, Espermátides intermediárias com núcleo em forma de “D” (cabeça de seta branca) e formação da vesícula proacrossomal com α -metacromasia (cabeça de seta preta), circundadas por células acessórias (seta preta) e núcleo com região β -metacromática [azul de toluidina pH 4.0]. G, Espermátides intermediárias com vesícula proacrossomal fortemente reativa à técnica para detecção de polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) e núcleo em forma de “D” (cabeça de seta branca) [PAS]. H, Espermátides tardias com núcleo em forma de “C” com região em β -metacromasia (cabeça de seta branca) formando um copo onde se encaixa a vesícula proacrossomal α -metacromática (cabeça de seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. Notar o aumento de tamanho do núcleo das células acessórias (seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. I, Espermátides tardias com vesícula proacrossomal fortemente reativa à técnica para detecção de polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) e núcleo em forma de “C” (cabeça de seta branca) [PAS]. J, Espermatóforo com parede α -metacromática (seta preta) contendo espermatozoides com acrossomo em α -metacromasia (cabeça de seta preta) e núcleo com β -metacromasia (cabeça de seta branca) [azul de toluidina pH 4.0]. K, Espermatozoide com acrossomo fortemente reativo a técnica para detecção de polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) e núcleo formado (cabeça de seta branca) [PAS]. EST = espermátide inicial; LST = espermátide tardia; MST = espermátide intermediária; SPC1 = espermátócito primário; SPC2 = espermátócito secundário; SPG = espermatogônia; SZ = espermatozoide.

Figura 3. Histologia e histoquímica do vaso deferente de *Dilocarcinus pagei*.

A, Porção proximal da AVD com epitélio cúbico colunar simples e núcleos basais irregulares, recoberto por uma delgada camada muscular e tecido conjuntivo. Na porção luminal, os espermatozoides estão livres em secreção basófila [HE]. B, Secreção componente do fluido seminal proteica (cabeça de seta preta) na porção proximal da AVD [Xylidine ponceau]. C, Secreção componente do fluido seminal reativa a técnica para detecção de polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) na porção proximal da AVD [PAS]. D, Porção distal da AVD apresentando espermatóforos (seta preta) e epitélio cúbico colunar simples recoberto por uma delgada camada muscular e tecido conjuntivo. Nesta porção a secreção mostra-se fracamente acidófila (seta preta) [HE]. E, Secreção componente do fluido seminal fortemente proteica (cabeça de seta preta) na porção distal da AVD na qual os espermatóforos estão imersos [Xylidine ponceau]. F, Secreção da porção distal da AVD fracamente positiva à técnica de coloração para detecção de polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) [PAS]. G, MVD com epitélio cúbico simples e delgada camada muscular. Notar no detalhe os espermatóforos e secreção granular acidófila (cabeça de seta preta) [HE]. H, Secreção da MVD fortemente corada pela técnica de detecção de proteínas. Detalhe mostra os grânulos de secreção proteicos (cabeça de seta preta) [Xylidine ponceau]. I, Secreção granular da MVD fracamente positiva para técnica de polissacarídeos neutros. Detalhe dos grânulos de secreção fracamente corados para polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) [PAS]. J, MVD submetida à técnica de coloração azul de Alcian (pH 2,5) para detecção de polissacarídeos ácidos. Notar somente os núcleos dos espermatozoides corados (cabeça de seta branca). K, Glândulas acessórias da PVD com secreção acidófila no lúmen (asteriscos) [HE]. L, Glândulas acessórias com secreção proteica no lúmen. Detalhe dos grânulos de secreção (asterisco) [Xylidine ponceau]. M, Secreção das glândulas acessórias coradas para polissacarídeos neutros. Detalhe dos grânulos de secreção (asterisco) [PAS]. AVD = vaso deferente anterior; AG = glândula acessória; CT = tecido conjuntivo; EP = epitélio; M = músculo; MVD = vaso deferente medial; PVD = vaso deferente posterior; Sph = espermatóforo; SZ = espermatozoide.

Figura 4. Histologia dos testículos, espermatogênese e espermiogênese de *Sylviocarcinus pictus*.

A, vista geral do testículo do tipo tubular, com túbulos germinativos delimitados por células acessórias (setas pretas) e preenchidos por células germinativas em um mesmo estágio de espermatogênese. Notar a zona de evacuação (asteriscos) onde localizam-se os espermatozoides [HE]. B, Túbulo germinativo delimitado por células acessórias (seta preta) preenchido por espermatogônias em prófase [azul de toluidina pH 4.0]. C, Espermatócitos primários em túbulo delimitado por células acessórias (seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. D, Espermatócitos secundários e seus respectivos núcleos com aspecto granular e células acessórias (seta preta) delimitando o túbulo germinativo [azul de toluidina pH 4.0]. E, Espermátides iniciais com cromatina formando um anel (cabeça de seta branca) e centro menos reativo à coloração e início da formação da vesícula proacrossomal (cabeça de seta preta) em túbulo delimitado por células acessórias (seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. F, Espermátides intermediárias com núcleo em forma de “D” e formação da vesícula proacrossomal (cabeça de seta preta), circundadas por células acessórias (seta preta) [azul de toluidina pH 4.0]. G, Espermátides intermediárias com vesícula proacrossomal fortemente reativa à técnica para detecção de polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) e núcleo em forma de “D” (cabeça de seta branca) [PAS]. H, Espermátides tardias com núcleo em forma de “C” apresentando β -metacromasia, formando uma “taça” onde localiza-se a vesícula proacrossomal α -metacromática [azul de toluidina pH 4.0]. I, Espermátides tardias com vesícula proacrossomal fortemente reativa à técnica para detecção de polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) e núcleo em forma de “C” (cabeça de seta branca) [PAS]. J, zona de evacuação contendo espermatozoides com acrossomo em α -metacromasia e núcleo com região com β -metacromasia [azul de toluidina pH 4.0]. K, Espermatozoide com acrossomo formado (cabeça de seta preta) e núcleo formado (cabeça de seta branca) [PAS]. CT = tecido conjuntivo; EST = espermátide inicial; LST = espermátide tardia; MST = espermátide intermediária; SPC1 = espermatócito primário; SPC2 = espermatócito secundário; SPG = espermatogônia; SZ = espermatozoide.

Figura 5. Histologia e histoquímica do vaso deferente de *Sylviocarcinus pictus*.

A, Porção proximal da AVD com epitélio cúbico simples, recoberto por uma delgada camada muscular. Nesta região os espermatozoides encontram-se livres, imersos em secreção basófila [HE]. B, Secreção componente do fluido seminal proteica (cabeça de seta preta) na porção proximal da AVD [Xylidine ponceau]. C, Secreção componente do fluido seminal fracamente positiva para polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) na porção proximal da AVD [PAS]. D, Porção distal da AVD apresentando epitélio cúbico colunar simples com núcleos irregulares, recoberto por uma delgada camada muscular e tecido conjuntivo. Notar no detalhe os espermátóforos em secreção fracamente basófila (cabeça de seta preta) [HE]. E, Secreção componente do fluido seminal fortemente proteica (cabeça de seta preta) na porção distal da AVD, na qual os espermátóforos estão imersos [Xylidine ponceau]. F, Secreção componente do fluido seminal com reação fortemente positiva para técnica de coloração para polissacarídeos neutros (cabeça de seta preta) na porção distal da AVD [PAS]. G, MVD epitélio cúbico simples recoberto por delgada camada muscular e tecido conjuntivo, preenchida por espermátóforos e secreção acidófila (cabeça de seta preta) [HE]. H, Secreção da MVD com reação positiva para técnica de detecção de proteínas (cabeça de seta preta) [Xylidine ponceau]. I, Secreção da MVD fortemente positiva para técnica de polissacarídeos neutros. Notar no detalhe a secreção formadora dos espermátóforos positiva para polissacarídeos neutros [PAS]. J, PVD com epitélio cúbico simples e núcleos irregulares. Detalhe dos poucos espermátóforos no lúmen da PVD [HE]. K, Grânulos de secreção diminutos no lúmen da PVD fracamente positivo para proteínas (asterisco) [Xylidine ponceau]. L, Secreção no lúmen da PVD fracamente positiva para polissacarídeos neutros. Notar os diminutos grânulos de secreção (asterisco) [PAS]. AVD = vaso deferente anterior; CT = tecido conjuntivo; EP = epitélio; M = músculo; MVD = vaso deferente medial; PVD = vaso deferente posterior; Sph = espermátóforo; SZ = espermatozoide.

Figura 6. Experimento de transferência espermática em *Dilocarcinus pagei*.

A, Casal de *D. pagei* pareado durante a cópula. B, Receptáculo seminal de uma fêmea que realizou somente uma cópula. Notar massa espermática homogênea recebida do macho. C, Receptáculo seminal de uma fêmea que realizou duas cópulas. Notar as duas massas de fluido seminal masculino formando dois pacotes espermáticos. Asterisco indica parte do receptáculo seminal vazio. D, Receptáculo seminal de uma fêmea que realizou três cópulas. Notar as três massas de secreção seminal proveniente dos machos formando três pacotes espermáticos. F = fêmea; M = macho; Ov = ovário; V = vulva; Vg = vagina.

Lista de Figuras

Figura 1. Micrografia eletrônica de transmissão do espermatóforo e espermatozoide de *Dilocarcinus pagei*.

A, Vista geral da morfologia do espermatóforo em coenospermia de *D. pagei*. Notar a parede do espermatóforo elétron-densa. B, Detalhe da parede do espermatóforo formada por uma única camada de secreção elétron-densa. C, Corte longitudinal do espermatozoide de *D. pagei* imerso em matriz extracelular mais elétron-lúcida que a exterior ao espermatóforo. Notar a placa núcleo-citoplasmática elétron-densa delimitando a cromatina com aspecto fibrilar (seta branca). D, Detalhe do opérculo fechado delgado recobrimdo a câmara perforatorial, estendendo-se lateralmente sobre o acrossomo. Notar a camada subopercular menos elétron-densa, estendendo-se até o anel subopercular. E, Detalhe do anel subopercular menos elétron-denso e logo abaixo da projeção do opérculo. Notar as camadas interna, externa e periférica do acrossomo. F, Detalhe da base da câmara perforatorial com o anel espessado e placa núcleo-citoplasmática elétron-densa (seta branca). Cabeça de seta branca indica a leve chanfradura na base lateral do acrossomo. Notar os túbulos perforatórios em disposição perpendicular (cabeça de seta preta) e as lamelas na placa núcleo-citoplasmática (seta branca). G, Corte transversal do espermatozoide. Notar a câmara perforatorial no centro, envolta pelas camadas interna, externa e periférica do acrossomo. H, Detalhe das reentrâncias da membrana no sentido interno da câmara perforatorial. Ar = braços radiais; Cy = citoplasma; In = camada interna do acrossomo; Mt = mitocôndria; N = núcleo; O = opérculo; Oa = camada externa do acrossomo; P = câmara perforatorial; Pa = zona periférica do acrossomo; Sl = camada subopercular; Sr = anel opercular acessório; SW = parede do espermatóforo; SZ = espermatozoide; Tr = anel espessado.

Figura 2. Micrografia eletrônica de transmissão do espermatóforo e espermatozoide de *Zilchiopsis oronensis*.

A, Vista geral da morfologia dos espermatóforos em coenospermia de *Z. oronensis*. Parede do espermatóforo elétron-densa e espessa e secreção do interior do espermatóforo mais elétron-lúcida que a exterior. B, Espermatóforo de *Z. oronensis* em cleistospermia. C, Corte longitudinal do espermatozoide de *Z. oronensis* imerso em matriz extracelular mais elétron-lúcida que a exterior ao espermatóforo. Seta branca indica a placa núcleo-citoplasmática elétron-densa. D, Detalhe do ápice da câmara perforatorial, opérculo fechado que estende-se lateralmente sobre o acrossomo. Notar o material subopercular e chanfradura no opérculo (cabeça de seta branca) próximo ao ápice da câmara perforatorial. Cabeças de seta preta indicam os túbulos perforatoriais. E, Detalhe do anel subopercular menos elétron-denso e logo abaixo da projeção do opérculo. Notar chanfradura do opérculo (cabeça de seta branca) e túbulos perforatoriais (cabeça de seta preta). F, Base da câmara perforatorial com o anel espessado e túbulos perforatoriais em posição perpendicular (cabeça de seta preta). Notar a leve chanfradura na base do acrossomo (cabeça de seta branca) e placa núcleo-citoplasmática elétron-densa (seta branca). G, Corte transversal do espermatozoide de *Z. oronensis*. Notar a câmara perforatorial no centro, envolta pelo anel espessado extremamente elétron-denso, seguido pelas camadas interna, externa e periférica do acrossomo. H, Detalhe da câmara perforatorial com reentrâncias da membrana para o sentido interno. Ar = braços radiais; Cy = citoplasma; In = camada interna do acrossomo; Mt = mitocôndria; N = núcleo; O = opérculo; Oa = camada externa do acrossomo; P = câmara perforatorial; Pa = zona periférica do acrossomo; Sl = camada subopercular; Sr = anel opercular acessório; SW = parede do espermatóforo; SZ = espermatozoide; Tr = anel espessado.

Figura 3. Micrografia eletrônica de transmissão do espermatóforo e espermatozoide de *Valdivia serrata*.

A, Vista geral da morfologia do espermatóforo em coenospermia de *V. serrata*. A parede do espermatóforo é elétron-densa e espessa, e a secreção do interior do espermatóforo é mais elétron-lúcida que a exterior. B, Detalhe da parede do espermatóforo formada por duas camadas de secreção, uma elétron-densa mais espessa (cabeça de seta preta) e outra elétron-lúcida delgada. C, Espermatóforo de *V. serrata* em cleistospermia. D, Corte longitudinal do espermatozoide de *V. serrata* em matriz extracelular. Seta branca indica o envelope nuclear delimitando a cromatina. E, Detalhe do opérculo fechado elétron-denso espesso estendendo-se lateralmente sobre o acrossomo. Notar chanfradura próxima ao ápice câmara perforatorial (cabeça de seta branca) e túbulos perforatoriais (cabeça de seta preta). Notar também a camada subopercular em forma de delta menos elétron-densa, estendendo-se até o anel subopercular. Cabeças de seta preta indicam os túbulos perforatoriais. F, Anel subopercular sob o acrossomo. G, Detalhe da base da câmara perforatorial com o anel espessado e envelope nuclear (seta branca). Notar a chanfradura na base do acrossomo (cabeça de seta branca). H, Corte transversal do espermatozoide. Notar a câmara perforatorial no centro, envolta pelas camadas interna, externa e periférica do acrossomo. I, Detalhe da câmara perforatorial com reentrâncias da membrana para sentido interno. Ar = braços radiais; Cy = citoplasma; In = camada interna do acrossomo; Mt = mitocôndria; N = núcleo; O = opérculo; Oa = camada externa do acrossomo; P = câmara perforatorial; Pa = zona periférica do acrossomo; Sl = camada subopercular; Sr = anel opercular acessório; SW = parede do espermatóforo; SZ = espermatozoide; Tr = anel espessado.

Considerações finais

Este estudo apresenta pela primeira vez a descrição do sistema reprodutor masculino e espermatogênese de caranguejos de água doce da família Trichodactylidae. A morfologia do sistema reprodutor masculino é similar em *Dilocarcinus pagei* e *Sylviocarcinus pictus*, com exceção da quantidade de glândulas acessórias que é muito maior em *D. pagei*. Estas diferenças provavelmente estão relacionadas ao mecanismo de transferência espermática e competição reprodutiva. A espermatogênese ocorre de forma similar em ambas espécies, e apesar dos resultados ao microscópio de luz evidenciarem a formação dos espermátóforos no vaso deferente anterior distal, são necessários estudos ao microscópio eletrônico de transmissão para mostrar como os mecanismos de secreção estão envolvidos na formação dos espermátóforos e produção do fluido seminal.

A ultraestrutura dos espermátóforos e o fato de estes serem coenospérmicos ou cleistospérmicos podem não ser uma ferramenta taxonômica eficiente. Entretanto este estudo mostrou que a morfologia dos espermatozoides, devido as suas variabilidades interespecíficas, podem ser utilizadas como suporte para análises filogenéticas. Assim, são necessários outros estudos sobre a morfologia dos espermatozoides de caranguejos tricodactíledeos com mais de uma espécie por gênero para evitar falsas conclusões sobre as homologias dos caracteres obtidos nos espermatozoides. Novos estudos sobre este grupo podem auxiliar no entendimento dos mecanismos de transferência espermática, suas relações filogenéticas, bem como a transição do ambiente marinho para o dulcícola.