

**TAXONOMIA, MORFOLOGIA REPRODUTIVA E
CRESCIMENTO RELATIVO NO CAMARÃO-FANTASMA
CALLICHIRUS MAJOR (SAY, 1818) (DECAPODA:
CALLIANASSIDAE), NO SUDESTE DO BRASIL**

JULIANA PRISCILA PIVA RIO

SÃO VICENTE – SP

2018

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”
Instituto de Biociências – Câmpus do Litoral Paulista

**TAXONOMIA, MORFOLOGIA REPRODUTIVA E
CRESCIMENTO RELATIVO NO CAMARÃO-FANTASMA
CALLICHIRUS MAJOR (SAY, 1818) (DECAPODA:
CALLIANASSIDAE), NO SUDESTE DO BRASIL**

Juliana Priscila Piva Rio

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Antonio Amaro Pinheiro

Co-orientador: Dr. Patricio Hernáez

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

SÃO VICENTE – SP

2018

595.384 Rio, Juliana Priscila Piva

R476 Taxonomia, morfologia reprodutiva e crescimento relativo no camarão-fantasma *Callichirus major* (Say, 1818) (Decapoda: Callianassidae), no sudeste do Brasil. / Juliana Priscila Piva Rio. - São Vicente, 2018.

91 p.: il, figs., gráfs.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Câmpus do Litoral Paulista - Instituto de Biociências.

Orientador: Marcelo Antonio Amaro Pinheiro

Co-orientador: Patricio Hernáez

1. Invertebrado. 2. Crustacea. 3. Camarão - Biologia.
4. Sistema reprodutivo. 5. Taxonomia. 6. Morfologia. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca da UNESP

Câmpus do Litoral Paulista



Dedico este trabalho às pessoas mais importantes da minha vida: Rosangela Rio, Reinaldo Rio, Reinaldo Rio Filho, Rogério Azevedo Piva, Lara Rio e André Pezzuol.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Marcelo Antonio Amaro Pinheiro pela oportunidade e dedicação de tempo e esforço para que este trabalho se realizasse, além de ter contribuído muito, nestes dois anos, na formação de meu conhecimento como pesquisadora. Ao meu co-orientador Dr. Patricio Hernáez, por ter compartilhado comigo seus conhecimentos sobre os camarões-fantasma, contribuindo em minha formação, além de ter me orientado durante as coletas dos animais, se dedicando muito para a realização deste trabalho.

Agradeço, as amigas Msc. Akeme Matsunaga e Camila Pimenta, por terem sido minhas parceiras na pesquisa e na vida, me auxiliando em todas as coletas dos espécimes e me ensinando sobre os testes estatísticos. Ao amigo Michel Angeloni que dedicou seu tempo ajudando em todas as minhas coletas. Agradeço ao meu amor, André Pezzuol, por fazer parte da minha vida em período integral, por sua atenção e carinho, além de ter me ajudado no transporte do material. A amiga Gabriela Daniel, por ter me ajudado com os estudos, além de compartilhar sua sabedoria de vida. Aos amigos Michael Hereman e Marcio João por terem me auxiliado com transporte e ensinamentos sobre confecção de mapas, respectivamente, e a Bruna Lopes pelo auxílio nas primeiras coletas. Ao Dr. Ivan Nunes por ter me supervisionado durante o estágio docência, contribuindo para meu conhecimento e formação.

Ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Aquática (PPGBA) e a Universidade Estadual Paulista (UNESP) Instituto de Biociências – Câmpus do Litoral Paulista. Ao SISBIO pela autorização concedida para coleta dos espécimes. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida. Agradeço aos membros da banca de qualificação Dr. Álvaro Reigada e Dra. Renata Mari pelas importantes sugestões que acrescentaram muito a este trabalho. Aos membros da banca de defesa, Dr. Fernando Abrunhosa e Dr. Rogério Costa, que contribuíram imensamente, para o aperfeiçoamento deste trabalho.

À Fabiana Cerqueira e Hana Yamanaka, membros da seção técnica de pós-graduação, por serem sempre tão solícitas e educadas comigo. Às amigas Giovanna Câneo, Amanda Rodrigues, Daniela Machado, Dra. Fabiana Nunes, Andressa Soliani, Raquel Riyuzo, Jefferson Piva, Caroline Melo, e Mariana Santiago, por fazerem parte da minha vida durante este período, sempre me dando conselhos e apoio. Por fim, agradeço à minha família, pela presença e incentivo em todos os momentos: Rosangela Rio; Reinaldo Rio; Reinaldo Rio Filho; Rogério Azevedo Piva e Lara Rio.

SUMÁRIO

	Página
Resumo Geral	07
General Abstract	09
Introdução Geral	11
Capítulo 1	15
São as populações de <i>Callichirus</i> da costa do Brasil pertencentes a <i>C. major</i> ?	
Capítulo 2	38
Biologia sexual no camarão-fantasma <i>Callichirus major</i> (Say, 1818) (Decapoda: Callianassidae) do Atlântico Sul Ocidental	
Capítulo 3	65
Morfometria quelar em <i>Callichirus major</i> (Say, 1818) (Decapoda, Callianassidae): uma ferramenta para avaliação da maturidade sexual	
Conclusões Gerais	86
Referências Bibliográficas	87

RESUMO GERAL

O presente estudo analisa a taxonomia, morfologia externa e interna do sistema reprodutivo e crescimento relativo do camarão-fantasma *Callichirus major* da costa do Brasil. Para isto, espécimes de *C. major* foram coletados ao longo de todo o litoral brasileiro e, de forma particular, mensalmente, durante um ano, na Praia do Gonzaga, região Sudeste do Brasil. Um total de 840 indivíduos (316 machos, 524 fêmeas) foram avaliados. Ocorrendo desde o estado do Pará até Santa Catarina, *C. major* apresentou um rostro com duas projeções anterolaterais triangulares, pedúnculos oculares com pontas obtusas, dátilo do quelípodo maior dos machos com uma ponta bífida e margem interna lisa, projeção proximal do carpo com margem reta, mero com porção proximal da margem dorsal dentada, quelípodo menor com borda cortante dentada e um dente grande curvado para frente entre as projeções laterais do telso. Estes animais apresentaram diferenças morfológicas marcantes em comparação aos espécimes de *C. major* procedentes da Florida (EUA), justificando a separação da grande população do Atlântico Ocidental de *C. major* e determinando uma nova espécie no gênero, ***Callichirus brasiliensis* sp. nov.** Nos capítulos desta dissertação que não trataram de taxonomia, optamos por manter o nome da espécie até o momento aceito, *C. major*. A morfologia reprodutiva externa destes camarões-fantasma se mostrou distinta entre machos, com gonóporos circulares, localizados no quinto par de pereiópodos, e fêmeas, com gonóporos ovalados, sobre o terceiro par de pereiópodos, além de apresentarem uma abertura vestigial e circular, no quinto par de pereiópodos. As gônadas dos machos são tubulares apresentando uma seção anterior testicular e uma posterior ovariana, enquanto as fêmeas apresentaram dois ovários robustos e intensamente avermelhados na fase pós-puberal. Nenhum órgão interno das fêmeas se comunicou com o gonóporo extra na coxa do quinto pereiópodo, caracterizando essa estrutura como não funcional. O primeiro par de pleópodos é sexualmente dimórfico, sendo reduzido nos machos, composto por dois segmentos, enquanto que nas fêmeas é bem desenvolvido e se compõe por três artículos. Somente fêmeas apresentaram cerdas longas e finas sobre estes apêndices abdominais, durante o período reprodutivo. O segundo pleópodo é birreme em ambos os sexos, com um apêndice interno nas fêmeas e ausência do apêndice masculino nos machos. Por mais que os ovários dos machos produzam ovócitos, a ovoposição parece não ocorrer, sem provas de uma funcionalidade para a reprodução na espécie, assim como os gonóporos não funcionais presentes nas fêmeas (jovens e adultas). Todas as evidências morfológicas externas apontam para um dimorfismo entre os sexos em *C. major*, parecendo o hermafroditismo ser uma característica não funcional na espécie. A análise do crescimento relativo entre o primeiro par de pereiópodos (quelípodos) e o comprimento da carapaça, demonstrou uma alometria positiva nos juvenis

de ambos os sexos, tanto para o comprimento quanto para a largura do carpo. O mesmo ocorreu quanto ao crescimento do comprimento do carpo nos machos adultos. As fêmeas adultas apresentaram uma alometria negativa para as duas relações, assim como os machos adultos, quanto a altura do carpo. O tamanho de maturidade foi síncrono entre os sexos da espécie, sendo estimado em 15 e 16 mm de comprimento de carapaça, para os machos e fêmeas, respectivamente. Além de ser confirmada hetero e homoquelia para ambos os sexos em *C. major*, com a heteroquelia predominante nos machos (86,9%), enquanto a maioria das fêmeas apresentaram homoquelia (59,3%). Comprovou-se que o comprimento e altura do carpo podem ser utilizados com eficiência para a obtenção do tamanho de maturidade sexual. Adicionalmente, os resultados demonstraram uma heteroquelia mais acentuada nos machos da espécie, existindo grande dimorfismo sexual quanto a morfologia e taxa de crescimento do primeiro par de pereiópodos, tanto nos indivíduos juvenis, quanto nos adultos. Levando em conta as evidências morfológicas (gonóporos, pleópodos 1 e pleópodos 2) de dimorfismo sexual, além da diferença nas taxas de crescimento e tipos quelares entre machos e fêmeas de *C. major*, os resultados aqui expostos corroboram a ideia de que a espécie apresenta sexos bem definidos, característica de um sistema sexual gonocórico. Também foram confirmadas características vestigiais de hermafroditismo (ovários nos machos e gonóporos extras nas fêmeas), portanto, não sendo funcionais nesta espécie.

Palavras-chave: Atlântico Ocidental, comparação morfológica, Crustacea, heteroquelia, sistema sexual.

GENERAL ABSTRACT

The present study analyses the taxonomy, external and internal morphology of the reproductive apparatus and relative growth of the ghost shrimp *Callichirus major* from the coast of Brazil. For this, specimens of *C. major* were collected along the entire Brazilian coast and, in particular, monthly, for one year, in Gonzaga's Beach, Southeastern region of Brazil. A total of 840 individuals (316 males, 524 females) were evaluated. Occurring from the state of Pará to Santa Catarina, *C. major* presented a rostrum with two triangular anterolateral projections, ocular peduncles with obtuse tips, dactyl of the greater chelipod of males with a bifid tip and smooth internal margin, proximal projection of the carpal with straight margin, merus with proximal portion with dentate dorsal margin, smaller chelipod with toothed cutting edge and a large tooth curved forward between the lateral projections of the telson. These animals presented marked morphological differences when compared to specimens of *C. major* from Florida (USA), justifying the separation of the large Western Atlantic population from *C. major* and determining a new species in this genus – *Callichirus brasiliensis* n. sp. In the chapters of this thesis that don't deal with taxonomy, we chose to keep the name of the species so far accepted, *C. major*. The external reproductive anatomy of these ghost shrimps was shown to be distinct between males, with circular gonopores located in the fifth pair of pereopods, and females with oval gonopores on the third pair of pereopods, in addition having a vestigial circular aperture in the fifth pair of pereopods. The gonads of the males are tubular presenting an anterior testicular section and a posterior ovarian section, while the females presented two robust and intensely reddish ovaries in the post-pubertal phase. Internal organs of the females don't communicate with the extra gonopore in the coxal of the fifth pereopod, characterizing this structure as nonfunctional. In addition, the first pair of pleopods is sexually dimorphic, being reduced in males, composed of two segments, whereas in females it is well developed and is composed of three articles. Only females presented long and slender bristles on these abdominal appendages during the reproductive period. The second pleopod is birramus in both sexes, with an internal appendix in females and absence of the male appendix in males. Although the female gonads of the males produce oocytes, ovoposition doesn't appear to occur, with no evidence of functionality for reproduction in the species, as well as nonfunctional gonopores present in females (juvenile and adult). All external morphological evidence points to a sexual dimorphism in *C. major*, and hermaphroditism seems to be a vestigial trait, probably ancestral in the genus *Callichirus*. The analysis of relative growth between the first pair of pereopods (chelipods) and carapace length, demonstrated a positive allometry in juveniles of both sexes, for carpal

length and width. The same was true for carpal length growth in adult males. Adult females showed a negative allometry for both ratios, as well as adult males, regarding carpal height. The synchronous maturity size, between the sexes of the species, was estimated at 15 and 16 mm of carapace length, for males and females, respectively. In addition, was confirmed heterochely and homoquely for both sexes in *C. major*, with predominant heteroquely in males (86.9%), while most females presented homoquely (59.3%). It was verified that carpal length and height can be used for analyzes of relative growth, being efficient to obtain the size of sexual maturity. In addition, the results showed a more pronounced heterochely in males of the species, and there is great sexual dimorphism as to the morphology and growth rate of the first pair of pereopods, in juveniles and adults. Taking into account the morphological evidence (gonopores, pleopods 1 and pleopods 2) of sexual dimorphism, besides the difference in the growth rates and chelar types between males and females of *C. major*, the results here presented corroborate the idea that the species has sex characteristics of a gonocoric sexual system. Also were registered vestigial hermaphrodite characteristics (ovaries in males and extra gonopores in females), therefore, they are nonfunctional in this species.

Key words: Crustacea, morphological comparison, heterochely, sexual system, Western Atlantic.

INTRODUÇÃO GERAL

As infraordens Axiidea e Gebiidea compreendem crustáceos decápodos, conhecidos em vários países como camarões-fantasma, enquanto no Brasil são denominados “corruptos” (Sakai 2014; Rodrigues & Shimizu 1997). São considerados engenheiros ecossistêmicos, promovendo modificação ou criação de novos ambientes, que podem ser ocupados por outras espécies, o que lhes confere relevância na estruturação das comunidades praias ou de sistemas estuarinos (Posey et al. 1991; Hernáez 2014). Isso ocorre devido às atividades de escavação e alimentação (suspensívora e detritívora), que provoca a bioturbação dos sedimentos, assim como ciclagem de nutrientes (Ziebis et al. 1996; Bertics et al. 2010).

Através do movimento de seus apêndices abdominais modificados, os corruptos criam uma corrente hídrica que oxigena suas galerias, bem como possibilita a evacuação de excrementos para o meio externo (Griffis & Suchanek 1991). Estes crustáceos podem ser utilizados como bioindicadores, pois podem acumular poluentes devido ao seu hábito alimentar filtrador (Rodrigues 1985), também se destacando pela importância que detêm na rede trófica dos ecossistemas costeiros (Griffis & Suchanek 1991; Atkinson & Taylor 2004).

A estrutura social e distribuição populacional destes crustáceos é pouco conhecida, existindo espécies solitárias (p. ex., *Callichirus seilacheri*, segundo Hernáez 2014), enquanto outras são registradas em pares heterossexuais (p. ex., as espécies de Upogebiidae, segundo Dworschak et al. 2012) ou agregados (p. ex., *Callichirus islagrande*, de acordo com Bilodeau et al. 2005). A obtenção de modelos das galerias, com resina epóxi, assim como o registro de informações experimentais, têm demonstrado a conexão temporária do ducto principal (vertical) de algumas galerias por túneis horizontais. Este comportamento já foi utilizado como estratégia de acasalamento empregada por machos de *Upogebia omissa* (vide Coelho et al. 2000) e *Upogebia noronhensis* (vide Candisani et al. 2001), quando procuram por fêmeas susceptíveis à cópula.

A genitália externa destes animais é similar à descrita por Felgenhauer (1992) para os decápodos, compreendendo fêmeas que portam gonóporos nas coxas do terceiro par de pereiópodos, enquanto nos machos, estes se abrem nas coxas do quinto par de pereiópodos (Dworschak et al. 2012). Como as fêmeas não possuem espermatecas, não armazenam o esperma para fertilizarem os ovos (Tamaki et al. 1996, 1999). Dentro de Axiidea e Gebiidea, existem espécies nas quais os indivíduos apresentam ambos os gonóporos, feminino e masculino, (p. ex., *Austinogebia spinifrons* [Haswell, 1882]: Sakai 1984; *Upogebia edentata* Lin, Ngoc-Ho & Chan, 2001: Lin, Ngoc-Ho & Chan 2001; *Ambiaxius propinquus* Komai, Lin & Chan, 2010: Komai, Lin & Chan 2010; *Mictaxius salvati* Ngoc-Ho, 2005: Ngoc-Ho 2005). Nestes casos o sistema sexual gonocórico costuma ser questionado, e esses animais

classificados como intersexuais ou hermafroditas.

Segundo a revisão feita por Dworschak et al. (2012) sobre camarões-fantasma e lagostas-de-lama, o aparelho sexual interno dos machos se compõe de dois testículos pareados e ligados aos gonóporos através de um par de vasos deferentes, enquanto, nas fêmeas ele é formado por dois ovários ligados aos gonóporos por ovidutos. Os ovócitos são liberados para o meio externo através das aberturas genitais das fêmeas e se prendem às cerdas dos pleópodos onde serão incubados até a eclosão larval (Subramoniam 2017). Caracterizando assim um sistema sexual gonocórico (sexos separados). Porém, algumas espécies apresentam variações a este padrão, como em *Upogebia major* (De Haan, 1841), da família Upogebiidae, em que os machos possuem gônadas com uma seção testicular e outra ovariana, produtora de ovócitos, sendo sugerido pelos autores Kang et al. (2008) hermafroditismo na espécie.

O primeiro par de pereiópodos pode apresentar dimorfismo sexual. Nos camarões-fantasma a heteroquelia é uma característica comum na maioria das espécies, em especial nos machos, que podem ser diferenciados das fêmeas e dos juvenis pela morfologia/tamanho quelar, embora algumas espécies tenham as quelas iguais (homoquelia) (Shimoda et al. 2005; Dworschak et al. 2012). Adicionalmente, a biometria de artículos dos quelípodos do primeiro par de pereiópodos têm sido relacionadas ao tamanho corporal, para estimativa da maturidade morfológica em Callianassidae (Hailstone & Stephenson 1961; Felder & Lovett 1989; Labadie & Palmer 1996; Berkenbusch & Rowden 1998; Dworschak 1998; Nates & Felder 1999; Hernáez & Wehrtmann 2007; Alves-Júnior et al. 2014; Hernáez & João *submetido*). Os padrões de crescimento relativo podem variar dentro de uma mesma população, ser dependente do sexo ou característico de cada fase de desenvolvimento (jovem e adulta) (Hartnoll 1982).

Callichirus major (Say, 1818) é um dos camarões-fantasma mais característicos de praias arenosas do Atlântico Ocidental. Sua distribuição latitudinal é ampla (34°N - 27°S), ocorrendo desde a Carolina do Norte, Flórida e Golfo do México (Hay & Shore, 1918), até o litoral da Venezuela, Colômbia e Brasil (Pará até Santa Catarina) (Rodrigues 1983; Melo, 1999, Abrunhosa et al., 2008). Devido a extensa ocorrência, o status taxonômico da grande população de *C. major* ao longo do Atlântico Ocidental tem sido fortemente questionado. Rodrigues (1985) comparou a morfologia das quelas de machos e fêmeas do Brasil e da Carolina do Norte, encontrando diferenças entre o dácilo do quelípodo maior dos machos e um dente no dedo fixo das fêmeas, características que considerou insuficientes para a separação destas populações. Entretanto, a partir de estudos moleculares, ressaltou-se a existência de importantes diferenças entre as populações de *C. major* da costa dos Estados

Unidos e as do Golfo do México e Caribe colombiano (Staton & Felder 1995). Estas diferenças foram confirmadas por Peiró (2012), que sugere a existência ao menos de quatro espécies, molecularmente distintas, classificadas dentro do complexo *C. major*. Além disso, este autor afirma que a espécie de *Callichirus* encontrada no Brasil seria única ao longo de todo o litoral, mas distinta de *C. major* proveniente da costa Atlântica dos EUA.

C. major vive de forma solitária em galerias construídas, principalmente, na zona intertidal de praias abertas e zonas estuarinas (Pohl 1946; Felder 2001). Sendo que, na costa do Brasil, estes camarões são intensamente capturados devido a sua ampla utilização como isca na pesca esportiva (Rodrigues & Shimizu 1997; Souza & Borzone 2003). O dimorfismo sexual de *C. major* foi evidenciado por Rodrigues (1971) que identificou diferenças morfológicas quanto ao primeiro par de pereiópodos e primeiro par de pleópodos em indivíduos adultos da espécie. Além disso, Rodrigues (1985) e Alves-Júnior et al. (2014) relataram padrões de crescimento que diferem entre os sexos desta espécie, relacionando comprimento do própodo do primeiro pereiópodo com o comprimento da carapaça.

Tais diferenças morfológicas entre os sexos, em Crustacea, caracterizam um sistema sexual gonocórico (Subramoniam, 2017). Entretanto, recentemente, Souza et al. (2017a, b) descreveram a morfologia sexual interna em *C. major*, a partir de espécimes coletados na costa do Brasil. Nestes trabalhos, os autores apontam que os machos de *C. major* possuem gônadas com uma seção ovariana produtora de ovócitos funcionais (Souza et al. 2017a), levantando a ideia de hermafroditismo na espécie. Esta característica nunca foi relatada para espécimes provenientes de outras localidades ao longo do Atlântico Ocidental. Adicionalmente, a presença de aberturas genitais extras sobre as coxas do quinto par de pereiópodos parece ser uma característica comum entre as fêmeas de *Callichirus* (vide Hernáez 2014). Em *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955), por exemplo, tais estruturas não estão conectadas às gônadas femininas, portanto, não são funcionais (Hernáez et al., 2018), sendo este aspecto, completamente desconhecido em *C. major*.

Levando em conta estes antecedentes, o presente estudo visa, primeiramente, analisar a taxonomia de *C. major* da costa do Brasil, com base em sua morfologia, afim de possibilitar uma comparação com espécimes da localidade tipo, provenientes da Florida (EUA). Assim, pretende-se caracterizar a população brasileira (desde o Pará até Santa Catarina), determinando se tratar de uma espécie distinta de *C. major*, como apontam estudos moleculares recentes (Staton & Felder 1995; Peiró 2012). Pretende-se, ainda, caracterizar a morfologia reprodutiva externa (gonóporos e primeiro e segundo pares de pleópodos) e interna (gônadas e ductos) da espécie, durante o desenvolvimento ontogenético (fases juvenil

e adulta), investigando sinais de um possível hermafroditismo, sugerido por Souza et al. (2017a) com base na observação das gônadas masculinas. O estudo visa, também, descrever o crescimento relativo dos quelípodos em *C. major*, com base no comprimento e altura do carpo em função do comprimento da carapaça, com possível estimativa do tamanho de maturidade de cada sexo. Por fim, serão determinados os padrões de hetero e homoquelia para esta espécie, seja quanto ao sexo como nas fases de desenvolvimento. Adicionalmente, os resultados destas análises têm o propósito de contribuir para a compreensão do sistema sexual e história de vida de uma das espécies de camarões-fantasma mais emblemáticas de praias arenosas do Atlântico Ocidental.

CAPÍTULO 1

Are Callichirus' populations from the Brazilian coast belonging to C. major?

PATRICIO HERNÁEZ^{1,3}, JULIANA P. P. RIO^{1,2} & MARCELO A. A. PINHEIRO^{1,2}

¹UNESP – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências (IB), Câmpus do Litoral Paulista (CLP), Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA), Praça Infante Dom Henrique, s/nº – Parque Bitaru – CEP 11330-900 – São Vicente (SP) - Brasil. Emails: JPPR, julianario.bio@gmail.com; MAAP, pinheiro@clp.unesp.br; PH, phernaez@lycos.com.

²Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Aquática – UNESP IB/CLP.

³Centro de Estudios Marinos y Limnológicos, Facultad de Ciencias, Universidad de Tarapacá (UTA), Av. General Velásquez 1775, Arica, Chile.

**CAPÍTULO SUBMETIDO AO PERIÓDICO “MARINE BIOLOGY RESEARCH”,
ESTANDO FORMATADO COM BASE EM SUAS NORMAS E EM INGLÊS
AMERICANO**

Abstract

The taxonomic validity of the large population of *Callichirus major* (Say, 1818) along the Western Atlantic was analysed. For that purpose, we collected specimens of *Callichirus* along the entire Brazilian coast and compare them with preserved specimens of *C. major* from the Atlantic US coast. Our analysis revealed the existence of marked morphological differences between both groups of specimens, justifying the separation of the large population of *C. major*, and consequently the erection of a new species of *Callichirus* for the South Western Atlantic. The species diagnostic features include of *Callichirus brasiliensis* **n. sp.**, among other aspects, a rostrum with two anterolateral triangular projections, dactylus of male larger cheliped with bifid tip and internal margin smooth, proximal projection of carpus with straight margin, merus with proximal portion of dorsal margin dentate, smaller cheliped with cutting edge dentate and one big tooth curved forwards between lateral projections of telson. On this basis we therefore propose the use of the new name *C. brasiliensis* **n. sp.** in replace of the old name *C. major* for all populations of *Callichirus* from the Brazilian coast.

Key words: Callianassidae, *Callichirus*, Ghost Shrimps, Morphological Comparison, Western Atlantic.

São as populações de *Callichirus* da costa do Brasil pertencentes à *C. major*?

Resumo

A validade taxonômica da grande população de *Callichirus major* (Say, 1818) ao longo do Atlântico Ocidental foi analisada. Espécimes de *Callichirus* foram coletados ao longo de toda a costa brasileira e os comparamos com espécimes preservados de *C. major* da costa Atlântica dos EUA. Nossa análise revelou a existência de diferenças morfológicas marcantes entre espécimes dos dois grupos, indicando que há separação da grande população de *C. major* e descreve uma nova espécie *Callichirus brasiliensis* **n. sp.** para o Atlântico Ocidental. As características diagnósticas desta espécie incluem, entre outros aspectos, um rosto com duas projeções anterolaterais triangulares, dátilo do quelípodo maior dos machos com uma ponta bífida e margem interna lisa, projeção proximal do carpo com margem reta, mero com porção proximal da margem dorsal dentada, quelípodo menor com borda cortante dentada e um dente grande curvado para frente entre as projeções laterais do telso. Com base nisto, propomos o uso do novo nome *C. brasiliensis* **n. sp.** em substituição do antigo nome *C. major* para todas as populações de *Callichirus* da costa brasileira.

Palavras-chave: Atlântico Ocidental, Callianassidae, *Callichirus*, Camarão-fantasma, Comparação Morfológica.

Introduction

The ghost shrimp *Callinassa major* was erected by Say (1818) from specimens collected at Florida, constituting itself in the first species of *Callinassa* described for the western Atlantic. After its discovering, *C. major* is mentioned in numerous contributions about the taxonomy (e.g., H. Milne Edwards 1837; Costa 1844; Gibbes 1950; Stimpson 1866; A. Milne Edwards 1870; Kingsley 1899; Borradaile 1903; Fowler 1912; Hay & Shore 1918; de Man 1928a,b; among others) and ecology (Lunz 1931; Pearse et al. 1942; Pohl 1946; Weimer & Hoyt 1964; Frankenberg et al. 1967; among others) of the American ghost shrimps, until de Saint Laurent (1973) appoint this taxon as the type species of the resurrected genus *Callichirus* Stimpson, 1866. Subsequently, Manning & Felder (1986) redefine this genus confirming *C. major* as part of the genus *Callichirus*. Currently, *C. major* is one of the five recognized species of *Callichirus* on the American coast (Manning & Felder 1991; Sakai & Türkay 2012; Hernáez et al. 2015), being considered one of the most common representatives of this genus along the western Atlantic (Felder 2001; Rodrigues 1985).

Geographical distribution of *C. major* covers a wide range of latitudes on Western Atlantic (~34°N - 27°S). As presently defined, *C. major* is distributed from Beaufort Inlet, North Carolina, to South Padre Island, in the north-western Gulf of Mexico (Hay & Shore 1918; Felder 1973; Williams 1984), and from Cartagena, in the Caribbean region of Colombia, to Santa Catarina, in the southern coast of Brazil (Rodrigues 1983; Melo 1999). Such wide distribution appears to be favoured by an extended larval development that in *C. major* consists of five larval stages completed in about 16 days (Strasser & Felder 1999a). This length of larval period would favour the long shore displacement of larvae and consequently the genetic mixing between different populations of *C. major* along the western Atlantic. However, a number of geographical barriers exist along *C. major*' distribution: (i) Florida peninsula which difficult the connection between Atlantic and Gulf of Mexico marine populations (e.g., Gerhart & Bert 2008), (ii) the Amazon-Orinoco Plume separating the Caribbean and the Brazilian provinces of the tropical region (e.g., Floeter & Gasparini 2000; Luiz et al. 2012), and (iii) Cabo Frio (23°S) which limits boundary between the Tropical and the Warm-Temperate regions (Briggs 1974). All these barriers would prevent the gene flow/larval transport in North-South direction (see also Lumpkin & Garzoli 2005; Lumpkin & Johnson 2013), suggesting the impossibility that a larva of *C. major* from North Carolina can easily reach the coast of the Caribbean region or the coast of South America.

Rodrigues (1985) compared the morphology between specimens of *C. major* from the Brazilian coast and North Carolina finding differences in the dactylus of the larger cheliped of males, which presents a subterminal tooth only in the Brazilian specimens. Besides that, he pointed out that females from North Carolina have an acute tooth in base of the pollex, which is absent in specimens of *C. major* from Brazil. These differences would be insufficient to separate Brazilian populations of *Callichirus* from *C. major* of the coast of North Carolina (Rodrigues 1985). On the other hand, Staton & Felder (1995) found genetic difference between the populations of *C. major* from northwest Florida and Gulf of Mexico, suggesting that peninsular Florida is a significant barrier to gene flow of this species along the western Atlantic. Also, these authors indicate that all *C. major*'s populations of the North American region are genetically distinct of *C. major* from Colombia. Most recently, Peiró (2012) obtained molecular evidences that suggest the separation of *Callichirus major* complex into at least four species, one of them exclusive from the Brazilian coast. Nevertheless, despite the existence of molecular evidences that suggests the separation of *C. major* complex into several species, researchers follow referring to this large population like if it would belong to only one taxon distributed along the entire Western Atlantic.

Present study offers a detailed morphological comparison among specimens of *Callichirus* from the Atlantic coast of Florida, type locality of *C. major*, and a series of lots collected along the entire coast of Brazil. Such comparison will allow elucidate if *Callichirus*' populations from the Brazilian coast are actually belonging to *C. major* or constitute a new taxon, such as has been recently suggested by the molecular evidences (see Peiró 2012).

Material & methods

Specimens of the genus *Callichirus* were extracted from their burrows using a hand-made yabby-pump (diameter = 77 mm, length = 100 cm) from the intertidal and immediate subtidal zone (< 1 m depth) along the coast of Brazil (Figure 1A-C). Once caught, specimens were preserved in ethanol (70–90%) for subsequent laboratory analysis.

In laboratory, specimens were carefully examined under a stereomicroscope (Zeiss® Stemi® SV-6), identifying the characters that better represent the morphology of *Callichirus*' populations of Brazil. Next, every structure considered as representative was photographed with the aid of a digital camera (Zeiss® AxioCam® MRc5). Then, scientific drawings were prepared from the photographs using a tablet for graphic design (Wacom®). In parallel, we

examined and photographed several specimens of *C. major* from the coast of Florida (type-locality of *C. major*), previously deposited in Smithsonian National Museum of Natural History (USNM 228086, 266125, 266127). Lastly, we compared the morphology of both groups of specimens (Brazil vs Florida), focusing into the morphologic traits obtained from the specimens of *Callichirus* of the coast of Brazil.

In this study, size is expressed as carapace length (CL, from the postorbital margin to the posterior margin of the carapace), duly measured under stereomicroscope (Zeiss® Stemi® SV-6) coupled in a computer image analysis system using AxioVision software. The sex determination was based upon macroscopic features such as the clearly elongated carpus of the major chelipeds (males) and the presence of colored gonads in females; when these criteria did not allow a definitive sex determination, the location of the gonopores was revised, too (Hernández & Wehrmann 2007). Terminology and abbreviations follow Hernández et al. (2015). Specimens collected during this study were deposited in the Scientific Collection of the Research Group in Crustacean Biology (CRUSTA), of the UNESP IB/CLP (CRUSTA 160001, 160002, 160009, 160010, 160011, 160012, 160014, 160016, 160017, 160019, 160020, 160033, 160058, 160059, 160060, 160064, 160065, 160066, 160067, 160068, 160069).

Taxonomy

Family CALLIANASSIDAE Dana, 1852

Genus *Callichirus* Stimpson, 1866

Callichirus brasiliensis **n. sp.**

(Figures 1A; 2A; 3A,B; 4A)

Type material. Brazil: CRUSTA 160061, male (CL: 20.5 mm), holotype, Praia do Gonzaga, Santos, São Paulo (23°58'13"S, 46°20'04"W), 21 May 2016, coll. P. Hernández (specimen in excellent condition, not dissected, with both first pereopods attached); CRUSTA 160062, female (CL: 22.0 mm), paratype, Praia do Gonzaga, Santos, São Paulo (23°58'13"S, 46°20'04"W), 21 May 2016, coll. P. Hernández.

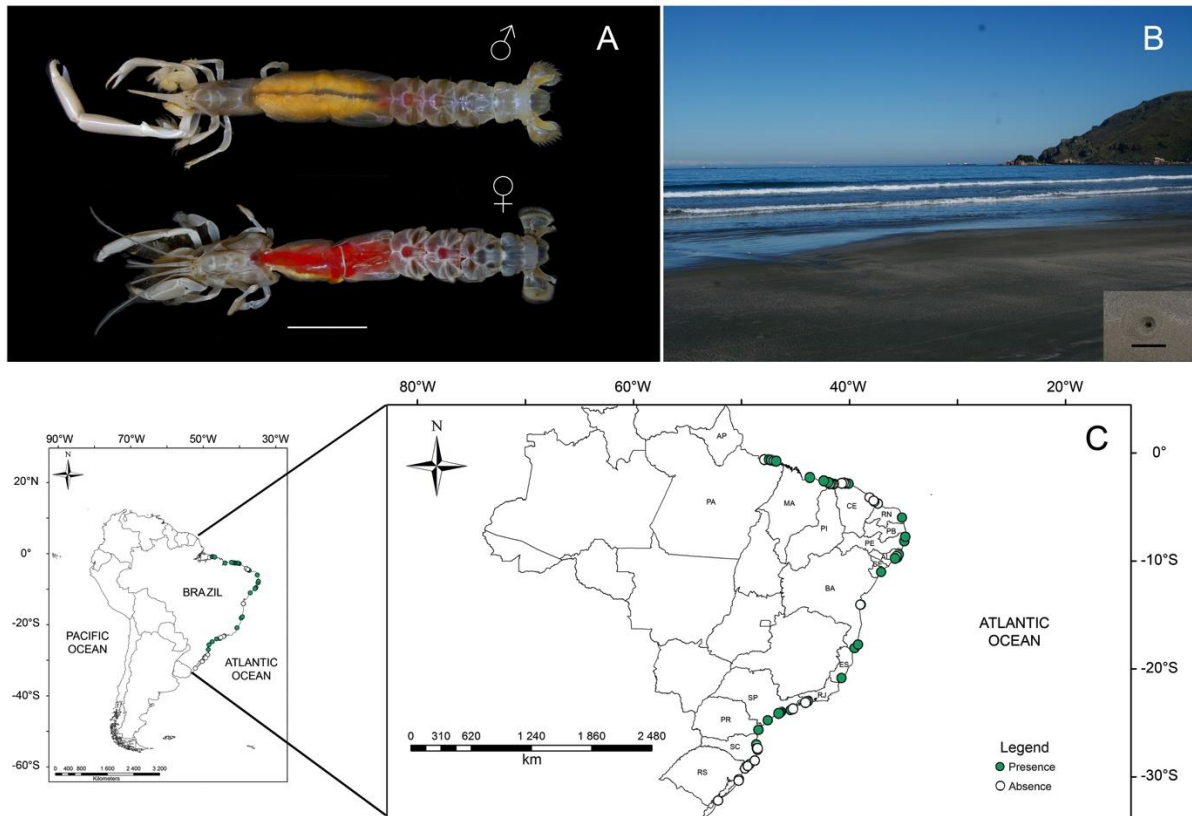


Figure 1. A, Male and female specimen of the burrowing shrimp *Callichirus* from the Brazilian coast; B, intertidal at ‘Barequeçaba’ beach showing a typical habitat of *Callichirus*’ populations, inset indicating a burrow opening of *Callichirus*, scale bar: 5mm; C, collection sites of shrimps along the Brazilian coast.

Other material. Brazil: CRUSTA 160069, 23 (08 males, CL: 10.1–18.3 mm; 15 females, CL: 10.4–19.2 mm), Praia do Crispim, Pará (00°34’58”S, 47°39’04”W), 09 July 2017, coll. P. Hernáez; CRUSTA 160068, 19 (08 males, CL: 13.7–19.6 mm; 11 females, CL: 10.5–21.2 mm), Praia de Ajuruteua, Pará (00°49’40”S, 46°36’20”W), 07 July 2017, coll. P. Hernáez; CRUSTA 160067, 25 (10 males, CL: 10.8–17.6 mm; 15 females, CL: 12.5–19.8 mm), Praia Olho d’água, São Luis, Maranhão (02°28’44”S, 44°13’51”W), 06 July 2017, coll. P. Hernáez; CRUSTA 160066, 03 (01 male, CL: 12.4 mm; 02 females, CL: 15.6–18.7 mm), Tutoia, Maranhão (02°45’40”S, 42°15’45”W), 05 July 2017, coll. P. Hernáez; CRUSTA 160065, 23 (09 males, CL: 9.6–15.6 mm; 14 females, CL: 10.2–17.7 mm), Praia da Atalaia, Luis Correia, Piauí (02°53’22”S, 41°37’41”W), 03 July 2017, coll. P. Hernáez; CRUSTA 160064, 02 females (CL: 5.8–10.4 mm), Camocim, Ceará (02°52’35”S, 40°55’24”W), 03 July 2017, coll.

P. Hernández; CRUSTA 160012, 41 (22 males, CL: 5.6–12.8 mm; 19 females, CL: 7.6–13.3 mm), Pirangi, Rio Grande do Norte (05°58'28"S, 35°07'28"W), 11 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160014, 05 (1 males, 10.5 mm; 4 females, CL: 13.9–16.1 mm), Praia de Baixa Verde, Ilha de Itamaracá, Pernambuco (07°45'17"S, 34°49'28"W), 17 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160010, 11 (6 males, CL: 7.9–15.9 mm; 5 females, CL: 7.8–15.3 mm), Praia Piedade, Recife, Pernambuco (08°10'01"S, 34°54'47"W), 10 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160017, 29 (15 males, CL: 9.0–16.0 mm; 14 females, CL: 12.9–17.7 mm), Praia do Sobral, Maceió, Alagoas (09°40'22"S, 35°33'44"W), 09 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160009, 27 (09 males, CL: 11.5–15.8 mm; 18 females, CL: 10.3–18.0 mm), Praia Aruana, Aracajú, Sergipe (11°00'50"S, 37°03'50"W), 08 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160002, 07 (03 males, CL: 14.5–15.0 mm; 04 females, CL: 10.6–17.5 mm), Caravelas river estuary, Caravelas, Bahia (17°44'16"S, 39°11'15"W), 05 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160001, 32 (16 males, CL: 12.6–15.7 mm; 16 females, CL: 11.8–14.7 mm), Praia Malvinas, Mucuri, Bahia (18°04'48"S, 39°32'35"W), 20 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160011, 26 (15 males, CL: 7.8–12.5 mm; 11 females, CL: 6.8–12.2 mm), Piúma, Espírito Santo (20°50'37"S, 40°44'02"W), 03 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160016, 22 (14 males, CL: 5.7–11.9 mm; 08 females, CL: 7.4–11.5 mm), Barequeçaba, São Sebastião, São Paulo (23°49'39"S, 45°26'04"W), 02 June 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160058, 13 (09 males, CL: 11.2–19.6 mm; 04 females, CL: 16.3–20.7 mm), Praia do Gonzaga, Santos, São Paulo (23°58'13"S, 46°20'04"W), 21 May 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160059, 06 (03 males, CL: 8.6–15.5 mm; 03 females, CL: 7.9–8.3 mm), Cibratel, Itanhaém, São Paulo (24°12'04"S, 46°48'45"W), 12 August 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160060, 06 (03 males, CL: 7.3–10.8 mm; 03 females, CL: 7.4–14.4 mm), Peruíbe river estuary, Peruíbe, São Paulo (24°19'47"S, 46°59'59"W), 01 September 2016, coll. P. Hernández; CRUSTA 160033, 12 (08 males, CL: 6.4–18.7 mm; 04 females, CL: 12.6–15.9 mm), Ilha Comprida, São Paulo (24°45'22"S, 47°33'34"W), 01 July 2016, coll. P. Hernández & J. Rio; CRUSTA 160019, 37 (15 males, CL: 7.9–16.7 mm; 22 females, CL: 10.0–16.4 mm), Praia de Leste, Pontal de Paraná, Paraná (25°37'50"S, 48°25'16"W), 02 July 2016, coll. P. Hernández & J. Rio; CRUSTA 160020, 37 (10 males, CL: 11.0–16.7 mm; 27 females, CL: 8.9–22.3 mm), Balneário Camboriú, Santa Catarina (26°59'20"S, 48°37'45"W), 03 July 2016, coll. P. Hernández & J. Rio.

Diagnosis

Carapace with a small triangular rostrum and two anterolateral triangular projections. Ocular peduncles elongated with obtuse tips, slightly separated from the medial region, short and subtriangular distal projections. A1 peduncle longer and more robust than A2 peduncle, both without setae on dorsal margin, second segment of antennular peduncle slightly exceeds the fourth segment of antennal peduncle. P1 unequal in adult males and females, but not in juveniles of both sexes. Male larger cheliped with bifid tip, sometimes with internal bifid tooth, internal margin smooth; propodus with parallel dorsal and ventral margin; proximal projection of carpus with straight margin; merus slender with proximal portion of dorsal margin dentate; ischium with dentate and slightly curved ventral margin. Smaller cheliped with dactylus with cutting edge dentate; ventral margin of pollex slightly concave; suture along mesial and lateral margin of carpus. Female larger cheliped with serrated dactylus on inner margin and a meral hook smaller than males. Plp1 sexually dimorphic, male first pleopod uniramous and composed of two articles similar in size; female first pleopod uniramous and composed of three articles, distal segment flattened, shovel-shaped. Plps3-5 with appendix interna. Telson shape-square with two lateral projections on each side of the middle region, and one median tooth curved forwards separating each lateral projection.

Etymology

The species name “*brasiliensis*” is derived from the South American country, Brazil, where the new species is widely distributed. It is an adjective agreeing in gender with the (masculine) generic name.

Colour

Carapace transparent and hyaline; chelipeds white; first and second pleomeres transparent; deep yellow digestive gland and reddish-orange ovary visible in pleonal region of mature females; posterior region of the gonads one has an orange coloration in mature males, denoting an ovarian part of testis and consequently the hermaphroditism of individuals belonging to this sex; telson white and hyaline. Pattern of dorsal abdominal grooves more whitish in adults (males and females).

Distribution

Currently, from Crispim beach, Pará, (00°34'58"S, 47°39'04"W) to Camboriú, Santa Catarina, (26°59'20"S, 48°37'45"W) along the Brazilian coast. We postulate that *Callichirus brasiliensis* **n. sp.** should extend their north distribution to Caribbean coast of Colombia. *Callichirus brasiliensis* **n. sp.** is a common species, living in the intertidal zone on sandy beaches and tidal flat of estuarine areas. This new species builds simple burrows with one opening, normally inhabited by only one individual.

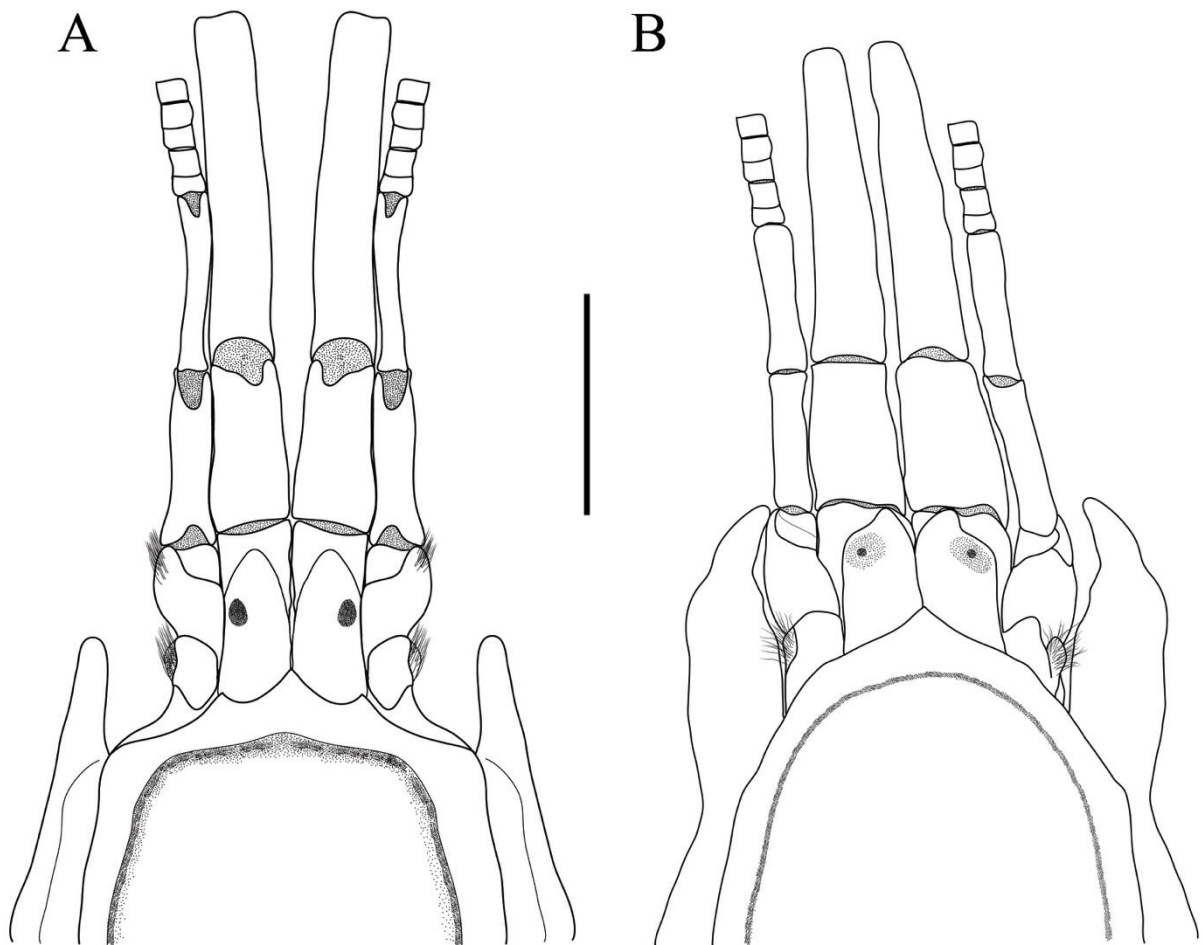


Figure 2. (A) *Callichirus brasiliensis* **n. sp.**, holotype male, Praia do Gonzaga, Santos, São Paulo, Brazil (CRUSTA 160061); (B) *Callichirus major* (Say, 1818), toptotypical male, Indian River, Florida, North Atlantic Ocean (USNM 228086). Anterior region of carapace in dorsal view (A,B). Scale bars = 4 mm.

Callichirus major

(Figures 2B; 3C,D; 4B)

Callianassa major Say, 1818: p. 238; Gibbes 1850: p. 194; Stimpson 1871: p. 122; Schmitt 1935: p. 3, 8; Lunz 1937: p. 1-15, figs. 1-4; Willis 1942: p. 2; Pearse, Humm & Wharton 1942: p. 153, 155, 156, 185, figs. 10, 14; Gurney 1944: p. 83; Pohl 1946: p. 71-80, figs. 7-28; Hoyt & Weiner 1963: p. 10; Williams 1965: p. 100-102, fig. 78; Frankenberg, Coles & Johannes 1967: p. 113-120; Williams 1984: p.183, fig. 127.

Callianassa (Callichirus) major: Borradaile 1903: p. 547; De Man 1928a: p. 30, pls. 7, 8; 1928b: p. 29, 91, 111.

Callichirus major: Stimpson 1871: p. 122; Hay & Shore 1918: p. 407, pl. 29, fig. 10; Manning & Felder 1986: p. 438, fig. 1a-f; Manning & Felder 1991: p. 768, 770-772, fig. 1, 3-5; Tudge et al. 2000: p. 144; Robles et al. 2009: p. 317.

Callichirus brasiliensis **n. sp.**: Coelho & Ramos 1972: p. 161; Rodrigues 1971: p. 196, figs. 1-20.

Material examined

Topotypic (United States): USNM 228086, male (CL: 13.2 mm), Indian River, Florida, North Atlantic Ocean (27°10'14"N, 80°10'24"W), 09 February 1983, coll. R.B. Manning; USNM 266127, male (CL: 11.1 mm), Fort Pierce area, Florida, North Atlantic Ocean (27°28'18"N, 80°17'48"W), 02 March 1987, coll. R.B. Manning; USNM 266125, ovigerous female (CL: 9.7–20.2 mm), Indian River, Florida, North Atlantic Ocean (27°52'48"N, 80°27'24"W), 20 April 1988, coll. R.B. Manning, W. Lee, M. Schotte & C. King.

Diagnosis

Carapace with a small triangular rostrum and two subtle anterolateral projections. Ocular peduncles elongated with obtuse tips and narrowing precorneal. A1 peduncle longer and more robust than A2 peduncle, both without setae on dorsal margin, second segment of antennular peduncle slightly exceed the fourth segment of antennal peduncle. P1 unequal in adult males, but not in adult females and juveniles from both sexes. Male larger cheliped without bifid tip, internal bifid tooth, internal margin serrated; dorsal margin of propodus curved, tapering to the distal portion; proximal projection of carpus with rounded margin; merus stouter with proximal portion of dorsal margin smooth; ischium with dentate and slightly straight ventral margin. Smaller cheliped with dactylus with cutting edge smooth; ventral margin of pollex straight, suture along mesial and lateral margin of carpus. Plp1 sexually dimorphic. Male Plp1 uniramous and trisegmented, male Plp2 biramous with exopod notoriously smaller in length than endopod, endopod without appendices interna and masculina; female Plp1 uniramous and composed of three articles, distal segment flattened, shovel-shaped, female Plp2 biramous; Plps 3-5 with appendix interna. Telson shape-square with two lateral projections on each side of the middle region, and one median tooth curved backwards separating each lateral projection.

Colour

Carapace transparent and hyaline; chelipeds white; first and second pleomeres transparent; deep yellow digestive gland and reddish-orange ovary visible in pleonal region of mature females; telson white and hyaline. Pattern of dorsal abdominal grooves more whitish in adults (males and females).

Distribution

Callichirus major most likely restricted to the Atlantic US coast, Florida and northward along the US Atlantic coast (Felder 2001). This species is commonly encountered in intertidal to shallow subtidal of sand beaches exposed to the waters of open sea, where *C. major* builds simple burrows inhabited solitarily for a male or female (Pohl 1946).

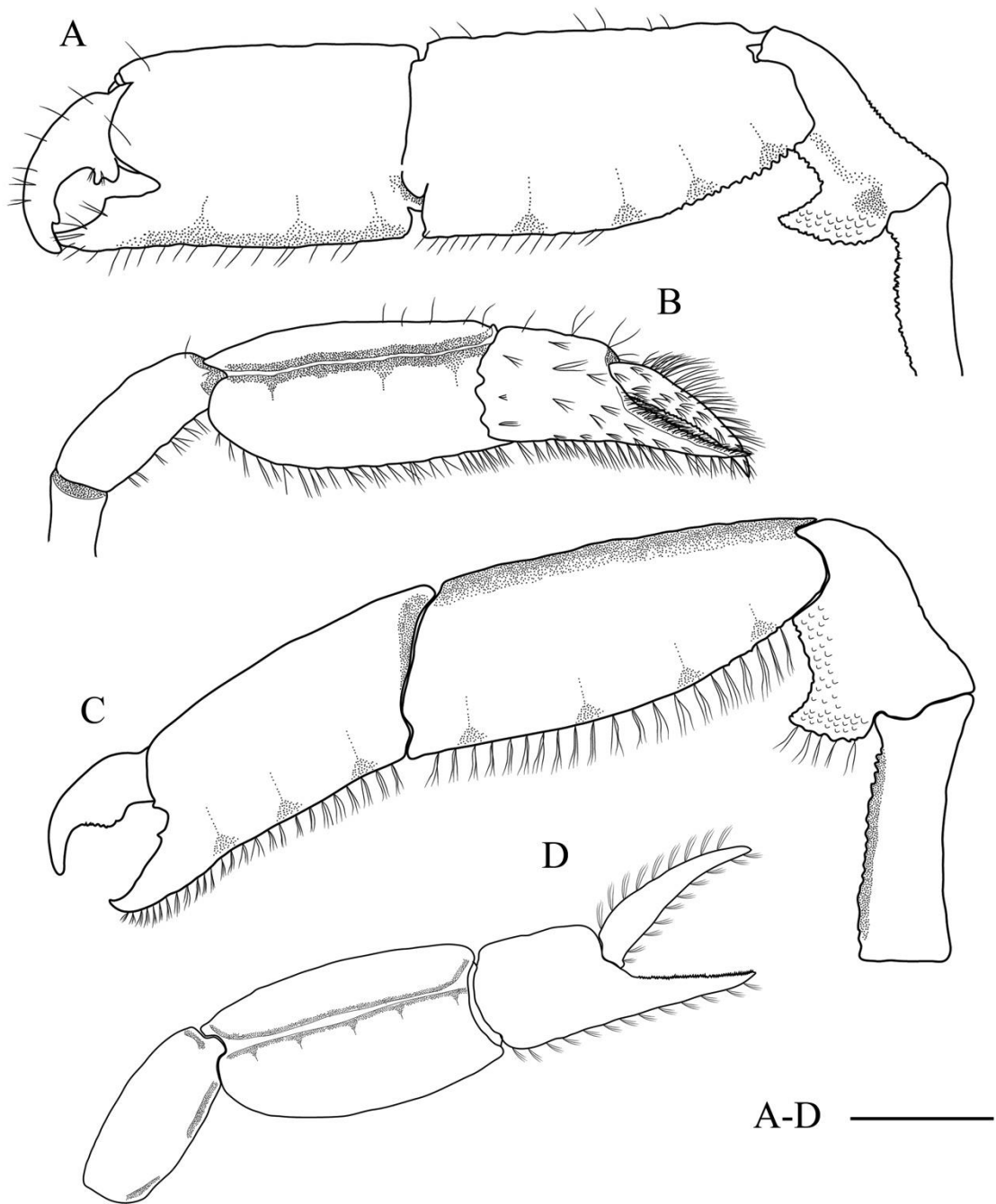


Figure 3. (A, B) *Callichirus brasiliensis* n. sp., holotype male, Praia do Gonzaga, Santos, São Paulo, Brazil (CRUSTA 160061); (C, D) *Callichirus major* (Say, 1818), topotypical male, Indian River, Florida, North Atlantic Ocean (USNM 228086). Larger cheliped in lateral view (A, C); smaller cheliped in lateral view (B, D). Scale bars = 1 cm.

Remarks

Callichirus brasiliensis **n. sp.** from the Brazilian coast and *C. major* from Florida share some similarities, i.e. small triangular rostrum, general shape of the pereopods 2-5, pleopods 3-5 and uropods (among others morphological characters). However, the new species differs from *C. major*, among other aspects, in having a rostrum with two anterolateral triangular projections; dactylus of male larger cheliped with bifid tip and internal margin smooth, proximal projection of carpus with straight margin, merus with proximal portion of dorsal margin dentate; smaller cheliped with cutting edge dentate and one big tooth curved forwards between lateral projections of telson (see Table I). Also, the visible ovarian part of testis in mature males of *C. brasiliensis* **n. sp.**, suggesting hermaphroditism in this species (see Souza et al. 2017), is another evidence which also causes us to think that we would be talking of one different species of *C. major*. Previous comparative studies demonstrated that all *C. major*'s populations of the Atlantic US coast are genetically distinct of other populations of *C. major* from the Gulf of Mexico, Colombia and the coast of Brazil (Staton & Felder 1995; Peiró 2012). Therefore, the information above suggests the separation of the large population of *C. major* from the Western Atlantic into, at least, two different species. Such assumption is also supported for the existence of a series of geographic barriers (e.g., Florida peninsula: Gerhart & Bert 2008; Amazon-Orinoco Plume: Luiz et al. 2012; oceanographic pattern of South Western Atlantic: Lumpkin & Johnson 2013) that prevent the gene flow/larval transport between populations of *C. major* from Atlantic US coast and South Western Atlantic populations of *Callichirus*.

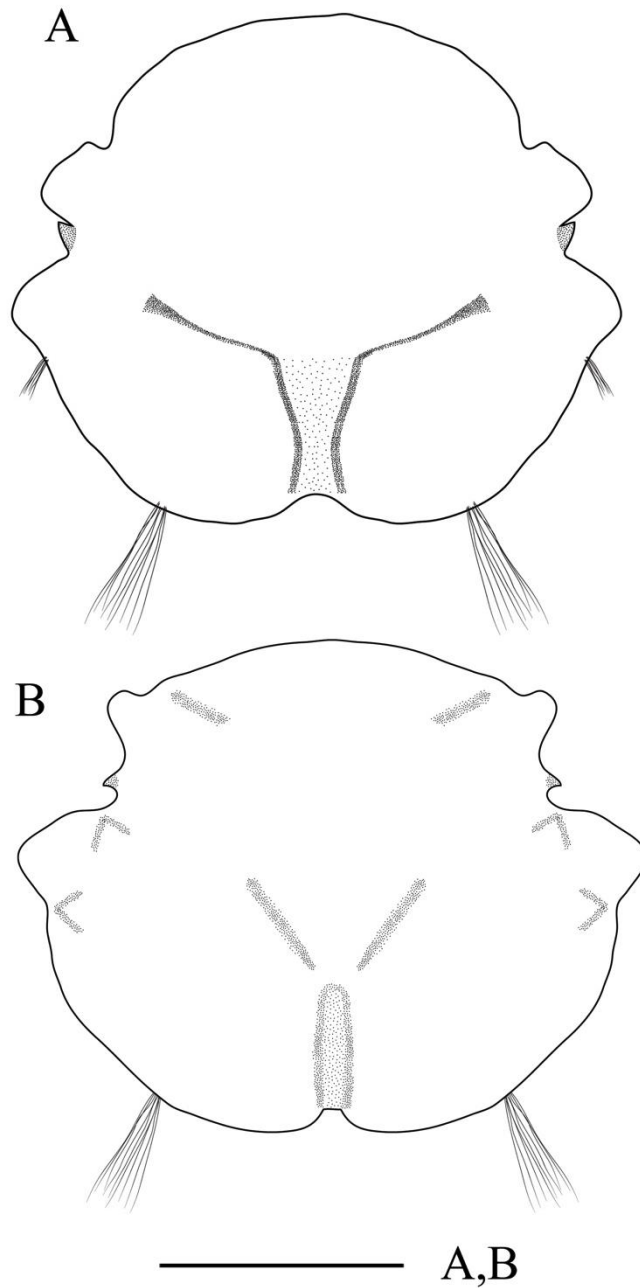


Figure 4. (A) *Callichirus brasiliensis* n. sp., holotype male, Praia do Gonzaga, Santos, São Paulo, Brazil (CRUSTA 160061); (B) *Callichirus major* (Say, 1818), topotypical male, Indian River, Florida, North Atlantic Ocean (USNM 228086). Telson in dorsal view (A, B). Scale bars = 4 mm.

Table I. Comparison of morphological characters between specimens of *Callichirus brasiliensis* n. sp. and *C. major*.

Character	<i>Callichirus brasiliensis</i> n. sp. (Brazil)	<i>Callichirus major</i> (Florida)
Frontal region	Small triangular rostrum and two anterolateral triangular projections	Small triangular rostrum and two subtle anterolateral projections
Eyestalks	Short and subtriangular distal projections	Narrowing precorneal
Larger cheliped (P1)		
dactylus	Bifid tip, sometimes with internal bifid tooth, internal margin smooth	Without bifid tip, with internal bifid tooth, internal margin serrated
propodus	Parallel dorsal and ventral margin	Dorsal margin curved, tapering to the proximal portion
carpus	Proximal projection with straight margin	Proximal projection with rounded margin
Merus	Slender with proximal portion of dorsal margin dentate	Stouter with proximal portion of dorsal margin smooth
ischium	Dentate and slightly curved ventral margin	Dentate and slightly straight ventral margin
Smaller cheliped (P1)		
dactylus	Cutting edge dentate	Cutting edge smooth
propodus	Ventral margin of pollex slightly concave	Ventral margin of pollex straight
Telson	One big tooth curved forwards between lateral projections	One small tooth curved backwards between lateral projections

Discussion

The main difficulty to identify *Callichirus*' species lies in that many of morphological features used for distinguish each one of these species are expressed only during adult phase. With exception of the eyestalk condition (obtuse vs. narrowly protruded distally), that allows the separation into two main groups; most of the remaining morphological features remain constant during the prepuberal phase. Moreover, several of these species lack of diagnostic features (e.g., *Callichirus islagrande* [Schmitt, 1935]: Schmitt 1935; *C. major*: Say 1818), in

certain cases the original description is rather superficial and/or have poor quality illustrations (e.g., *Callichirus seilacheri* [Bott, 1955]: Bott 1955). Nevertheless, despite these difficulties, most researchers recognize three species of *Callichirus* for the western Atlantic (*C. islagrande*, *C. major*, *Callichirus santarosaensis*: Sakay & Türkay, 2012), with two more species known for the eastern Pacific (*Callichirus garthi* [Retamal, 1975], *C. seilacheri*: Manning & Felder 1991; Sakai & Turkay 2012; Hernandez et al. 2015). From these species, *C. santarosaensis* has been strongly questioned as a valid taxon because description was made from a juvenile according to the critical revision of the original description conducted by Felder & Dworschak (2015). Our work provides, for the first time, a diagnosis for *C. major* of Florida. This information is crucial given the studies mentioning the existence of a species complex under this name (see Staton & Felder 1995; Felder & Robles 2009). Also, our study contributes with the diagnostic features that justify the separation of the large population of *C. major*, and consequently the erection of a new species of *Callichirus* for the South Western Atlantic, herein named as *Callichirus brasiliensis* **n. sp.**

The original description of *C. major* by Say (1818) is currently insufficient to distinguish this species from other representatives of the genus *Callichirus* because it lacks detail about the morphology of this species in adult phase. This aspect is especially relevant because many of the morphological differences/similarities among members of *Callichirus* is related to other morphological features (e.g., frontal region of carapace, shape and ornamentation of the first pair of pereopods and telson, among others: see Sakai 2011). For example, *C. garthi* and *C. seilacheri*, two species of the Eastern Pacific, can primarily be separated because the former has an ischium curved downwards without ornamentation on the ventral margin (Hernandez et al. 2015). *Callichirus santarosaensis* and *C. major* from the north west Atlantic differ in shape of telson, which is bisected in the former but subovate in the latter (Sakai 2011; Sakai & Türkay 2012). *Callichirus brasiliensis* **n. sp.**, for its part, is easily distinguished from the other three species of American *Callichirus* of the Western Atlantic (i.e., *C. islagrande*, *C. major*, *C. santarosaensis*), because it is the only species that have a combination of ocular peduncles with obtuse tips and one big tooth curved forwards, separating each lateral projection of the telson.

Rodrigues (1983) pointed out those male specimens of *Callichirus* from the Brazilian coast show a high variability both shape and ornamentation of the dactylus of larger cheliped. Our observations on examined material corroborate observation realized by Rodrigues (1983) and add that the most frequent phenotypic expression in larger males is a dactylus with

internal bifid tooth. In accordance with Rodrigues (1985), the only difference between specimens of *C. major* from Brazil and Atlantic US coast is the presence of a subterminal tooth on internal margin of dactylus in Brazilian specimens. But we are in disagree with this argument because exist a series of other traits that allow easily distinguish to *C. brasiliensis* **n. sp.** of *C. major* (see Table I). These characters are constant in specimens of *Callichirus* collected along the Brazilian coast. Therefore, on the basis of the present examination, we propose a new name for the Brazilian populations of *Callichirus* instead of *C. major*.

References

- Borradaile LA. 1903. On the classification of the Thalassinidea. The Annals and Magazine of Natural History, series 7, 12: 534–551.
- Bott R. 1955. Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 2. Litorale Dekapoden, außer Uca. Senckenbergiana Biologica 36:45–70.
- Briggs JC. 1974. Marine Zoogeography. McGraw-Hill, New York.
- Coelho PA, Ramos M. 1972. A constituição e a distribuição da fauna de decápodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes de 5°N e 39°S. Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco 13: 133–236.
- Costa O. 1844. Cròstácei. Fauna del regno di Napoli 4: 1–10, pl. 1.
- Dana JD. 1852. Conspectus Crustaceorum, etc. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. Wilkes, U.S.N., including the Crustacea Cancroidea Corystoidea. Proceedings of the Academy of Natural Sciences 6:73–86.
- de Man JG. 1928a. A contribution to the knowledge of twenty-two species and three varieties of the genus *Callianassa* Leach. Capita Zoologica 2: 1–56.
- de Man JG. 1928b. The Decapoda of the Siboga-Expedition. Part 7. The Thalassinidae and Callianassidae collected by the Siboga-Expedition with some remarks on the Laomediidae. Siboga Expéditie 39: 1–187.
- de Saint Laurent M. 1973. Sur la systématique et la phylogénie des Thalassinidea: définition des familles des Callianassidae et des Upogebiidae et diagnose de cinq genres nouveaux

- (Crustacea Decapoda). Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences, série D, 277: 513–516.
- Frankenberg D, Coles SL, Johannes RE. 1967. The potential trophic significance of *Callinassa major* fecal pellets. Limnology and Oceanography 12: 113–120.
- Felder DL. 1973. An annotated key to crabs and lobsters (Decapoda: Reptantia) from coastal waters of the northwestern Gulf of Mexico. Center for Land Resources, Louisiana State University, 103p.
- Felder DL. 2001 Diversity and ecological significance of deep-burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of Americas (Decapoda: Thalassinidea). Interciencia 26: 440-449.
- Felder DL, Robles R. 2009. Molecular phylogeny of the family Callinassidae based on preliminary analyses of two mitochondrial genes. In: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds.), Decapod crustacean phylogenetics. Crustacean Issues 18: 327–342, (CRC Press, Boca Raton, Florida; London; New York).
- Felder DL, Dworschak PC. 2015. Comments on two questionably new axiidean taxa from the Gulf of Mexico (Crustacea: Decapoda). Zootaxa 4057: 265–272.
- Floeter SR, Gasparini JL. 2000. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. Journal of Fish Biology 56: 1099–1114.
- Fowler HW. 1912. The Crustacea of New Jersey. Annual report of the New Jersey State Museum 1911: 29–650, pls. 1–150.
- Gerhart SD, Bert TM. 2008. Life-history aspects of stone crabs (genus *Menippe*): size at maturity, growth, and age. Journal of Crustacean Biology 28: 252–261.
- Gibbes LR. 1850. On the carcinological collections of the United States. Proceeding of the American Association for the Advancement of Science (3rd Meeting): 167–201.
- Gurney R. 1944. The systematics of the crustacean genus *Callinassa*. Proceedings of the zoological Society of London 114: 82–90, text-figs. 1–19.

- Hay WP, Shore CA. 1918. The decapod crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. Bulletin of the Bureau of Fisheries, Washington, 35: 369–475, pls. 25–39, text-figs.1–20.
- Hernández P, Wehrtmann IS. 2007. Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. Revista de Biología Tropical 55:141–52.
- Hernández P, Gamboa-González A, de Grave S. 2015. *Callichirus garthi* is a valid species, distinct from *C. seilacheri* (Decapoda: Axiidea: Callianassidae). Marine Biology Research 11: 990–997.
- Hoyt JH, Weimer J. 1963. *Callianassa major* burrow, geologic indicators of littoral and shallow neritic environment. Bulletin of the Georgia Academy of Science 21: 10–11.
- Kensley B. 1974. The genus *Callianassa* (Crustacea Decapoda) from the west coast of South Africa with a key to the South African species. Annals of the South African Museum 62: 265–278.
- Kingley JS. 1899. Synopses of North-American invertebrates. IV. Astacoid and thalassinoid Crustacea. The American Naturalist 33: 819–824.
- Luiz OJ, Madin JS, Robertson DR, Rocha LA, Wirtz P, Floeter SR. 2012. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. Proceedings of the Royal Society B 279: 1033–1040.
- Lumpkin R, Garzoli SL. 2005. Near-surface circulation in the Tropical Atlantic Ocean. Deep-Sea Research I 52: 495–518.
- Lumpkin R, Johnson GC. 2013. Global ocean surface velocities from drifters: Mean, variance, El Niño–Southern Oscillation response, and seasonal cycle. Journal of Geophysical Research: Oceans 118: 2992–3006.
- Lunz GR. 1937. Notes on *Callianassa major* Say. Charleston Museum Leaflet 10: 1–15.
- Manning RB, Felder DL. 1986. The status of the callianassid genus *Callichirus* Stimpson, 1866 (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). Proceedings of the Biological Society of Washington 99: 437–443.

- Manning RB, Felder DL. 1991. Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104: 764–792.
- Melo GAS. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral Brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo, 551pp.
- Milne-Edwards A. 1870. Revision du genre *Callianassa* (Leach). *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle, Paris* 6: 75–101, 2 pls.
- Milne Edwards H. 1837. *Histoire Naturelle des Crustacés*. Vol. 2. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris, 532 pp.
- Pearse AS, Humm HJ, Wharton GW. 1942. Ecology of sand beaches at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs* 72: 135–190, 23 figs.
- Peiró DF. 2012. Status taxonômico de *Callichirus major* (Say, 1818) *sensu lato* (Crustacea, Decapoda, Axiidea, Callianassidae) da costa brasileira: taxonomia, sistemática molecular, biologia populacional e reprodutiva. Ph.D. Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo. 158 pages.
- Pohl ME. 1946. Ecological observations on *Callianassa major* Say, at Beaufort, North Carolina. *Ecology* 27: 71–80.
- Retamal MA. 1975. Descripción de una nueva especie del genero *Callianassa* y clave para reconocer las especies chilenas. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 49:177–83.
- Robles R, Tudge CC, Dworschak PC, Poore GCB, Felder DL. 2009. Molecular phylogeny of the Thalassinidea based on nuclear and mitochondrial genes. In: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds.), *Decapod crustacean phylogenetics*. *Crustacean Issues* 18: 309–326, fig. 1, tab. 1. (CRC Press, Boca Raton, Florida; London; New York).
- Rodrigues SA. 1971. Mud shrimps of the genus *Callianassa* Leach from the Brazilian coast (Crustacea, Decapoda). *Arquivos de Zoologia* 20: 191–223.

- Rodrigues SA. 1983. Aspectos da biologia de Thalassinidea do Atlântico tropical americano. Livre Docência Thesis, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil, 194pp.
- Rodrigues SA. 1985. Sobre o crescimento relativo de *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). Boletim de Zoologia Universidade de São Paulo 9: 195–211.
- Sakai K. 2011. Axioidea of the world and a reconsideration of the Callianassoidea (Decapoda, Thalassinidea, Callianassida). Crustaceana Monographs 13: 1–520.
- Sakai K, Türkay M. 2012 A collection of Thalassinidea Latreille, 1831 (Decapoda, Pleocyemata) from the Senckenberg Forschungsinstitut and Natural History Museum, Frankfurt am main. Crustaceana 85: 723–765.
- Say T. 1817-18. An account of the Crustacea of the United States. Journal of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia 1: 57–441.
- Schmitt W. 1935. Mud shrimps of the Atlantic coast of North America. Smithsonian miscellaneous collections 95(2): 1–21, pls. 1–5.
- Souza TL, Braga AA, López-Greco LS, Nunes ET. 2017. Functional morphology of the male reproductive system in *Callichirus major* (Crustacea: Decapoda: Axiidea): Evidence of oocytes in the gonad. Acta Zoologica, DOI: 10.1111/azo.12189.
- Staton JL, Felder DL. 1995. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callichirus* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in the western Atlantic and Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science 56: 523–536.
- Stimpson W. 1866 Descriptions of new genera and species of Macrurous Crustacea from the coasts of North America. Proceedings of the Chicago Academy of Sciences 1: 46–48.
- Stimpson W. 1871. Notes on North American Crustacea, in the museum of the Smithsonian Institution, No. III. Annals of the Lyceum of natural History of New York 10(4, 5): 92–136.
- Strasser KM, Felder DL. 1999a. Larval development of two populations of the ghost shrimp *Callichirus major* (Decapoda: Thalassinidea) under laboratory conditions. Journal of Crustacean Biology 19: 844–878.

- Tudge CC, Poore GCB, Lemaitre R. 2000. Preliminary phylogenetic analysis of generic relationships within the Callianassidae and Ctenochelidae (Decapoda: Thalassinidea: Callianassoidea). *Journal of Crustacean Biology* 20:129–49.
- Weimer RI, Hoyt JH. 1964. Burrows of *Callianassa major* Say, geologic indicators of littoral and shallow neritic environments. *Journal of Paleontology* 38: 761–767, pls. 123–124, 2 text-figs.
- Williams AB. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service, U. S.* 65(1): 1–298, text-figs. 1–252.
- Williams AB. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida: 1–550. (Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.).
- Willis ER. 1942. Some mud shrimps of the Louisiana coast. *Occasional Papers of the marine Laboratory, Louisiana State University No. 2*: 1–6.

CAPÍTULO 2

Biologia sexual no camarão-fantasma *Callichirus major* (Say, 1818) (Decapoda: Callianassidae) do Atlântico Sul Ocidental

JULIANA PRISCILA PIVA RIO^{1,2};
MARCELO ANTONIO AMARO PINHEIRO^{1,2} E PATRICIO HERNÁEZ^{1,3}

¹UNESP – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências (IB), Câmpus do Litoral Paulista (CLP), Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA), Praça Infante Dom Henrique, s/nº – Parque Bitaru – CEP 11330-900 – São Vicente (SP) - Brazil. Emails: JPPR, julianario.bio@gmail.com; MAAP, pinheiro@clp.unesp.br; PH, phernaez@lycos.com.

²Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Aquática – UNESP IB/CLP.

³Centro de Estudios Marinos y Limnológicos, Facultad de Ciencias, Universidad de Tarapacá (UTA), Av. General Velásquez 1775, Arica, Chile.

**CAPÍTULO ENCONTRA-SE FORMATADO NAS NORMAS DO PERIÓDICO
“MARINE BIOLOGY RESEARCH”, FALTANDO APENAS A VERSÃO PARA O
INGLÊS AMERICANO.**

Resumo

O presente estudo descreve a morfologia externa e interna do sistema reprodutivo no camarão-fantasma *Callinectes major* (Callinectesidae), do Atlântico Ocidental. Exemplares desta espécie foram coletados mensalmente (março/2016 a fevereiro/2017), na Praia do Gonzaga, sudeste do Brasil. Um total de 434 indivíduos (131 machos, 303 fêmeas) foram avaliados, denotando um marcante dimorfismo sexual em relação ao tamanho corporal e o primeiro par de pleópodos em *C. major*. Em média, os machos foram significativamente menores do que as fêmeas. O primeiro pleópodo masculino é composto de dois segmentos, enquanto que nas fêmeas por três. O segundo pleópodo é birreme em ambos os sexos, com um apêndice interno nas fêmeas e ausência do apêndice masculino nos machos. O gonóporo masculino é circular, localizado na coxa do quinto par de pereiópodos, enquanto o gonóporo feminino é ovalado, sobre a coxa do terceiro par de pereiópodos, além de apresentar uma abertura circular pequena sobre a coxa do quinto pereiópodo. Não foram constatadas conexões entre estas últimas aberturas genitais e as gônadas, sendo, portanto, consideradas não funcionais. As gônadas dos machos são tubulares apresentando uma seção anterior testicular e uma posterior ovariana, esta última sintetizando ovócitos funcionais, enquanto as fêmeas apresentaram dois ovários robustos e intensamente avermelhados na fase pós-puberal. Nossas observações sobre a morfologia externa indicam que *C. major* possui um sistema sexual gonocórico ao longo do seu ciclo de vida. Por outro lado, a presença de machos portando ovócitos sugere que o hermafroditismo poderia ser uma estratégia sexual alternativa nesta espécie.

Palavras-chave: Crustacea, intertidal, morfologia genital, pleópodos, sistema reprodutivo.

Sexual biology in the ghost shrimp *Callichirus major* (Say, 1818) (Decapoda: Callianassidae) from Western South Atlantic

Abstract

The present study describes the external and internal anatomy of reproductive system in the ghost shrimp *Callichirus major* (Callianassidae) from the western Atlantic. To this end, 434 shrimps (131 males, 303 females) were monthly collected between March (2016) and February (2017), at Gonzaga beach, southeast region of Brazil. Our outcomes showed a noticeable sexual dimorphism in terms of body size and the first pair of pleopods of *C. major*. Males were, on average, significantly smaller than females. First pleopod is composed of two segments in males and three segments in females. Second pleopod biramous in both sexes, but with appendix interna in females, and absence of appendix masculina in males. Male gonopore circular-shaped on coxa of the fifth pair of pereopods. Female gonopore with oval-shaped on coxa of the third pair of pereopods, and small circular-shaped genital opening on coxa of the fifth pair of pereopods. This latter genital opening without any connection with gonads, therefore were considered non-functional. Masculine gonad is composed of an anterior tubular testis section and ovarian posterior section, this latter producing functional oocytes. While in females, gonad is composed of two thick and lobed ovaries, reddish in adult phase. Our observations about external morphology indicate that sexual system in *C. major* is gonochoristic along their lifetime. Conversely, the presence of adult males producing functional oocytes suggest that hermaphroditism could be an alternative sexual strategy in this species, subtracting know the mechanical aspects of its operation.

Key words: Crustacea, genital morphology, intertidal, pleopods, reproductive system.

Introdução

O estudo da morfologia reprodutiva em Crustacea possibilita valiosas informações sobre o sistema sexual (gonocórico vs. hermafrodita), acasalamento (monogâmico vs. poligâmico) e estilo de vida (solitário vs. social) de uma espécie (Bauer 2000; Duffy & Thiel 2007). De forma geral, a morfologia externa do sistema reprodutivo dos camarões-fantasma (Axiidea) e lagostas-de-lama (Gebiidea), se apresenta similar ao de outros decápodos (Felgenhauer 1992). As fêmeas possuem aberturas genitais (gonóporos) nas coxas do terceiro par de pereiópodos, enquanto nos machos estas se abrem nas coxas do quinto par de pereiópodos (Dworschak et al. 2012).

Informações sobre a morfologia interna são quase ausentes na maior parte dos Axiidea e Gebiidea. Os trabalhos publicados têm apontado aspectos sobre o sistema reprodutivo de dois representantes de Callianassidae (Axiidea) e um de Upogebiidae (Gebiidea), destacando diferenças em relação à posição e extensão dos ovários e testículos (LeBlanc 2002; Kang et al. 2008; Souza et al. 2017a, 2017b), em relação a outros grupos de Decapoda (Felgenhauer 1992). Segundo a revisão feita por Dworschak et al. (2012) sobre camarões-fantasma e lagostas-de-lama, o aparelho sexual interno dos machos se compõe de dois testículos pareados e ligados aos gonóporos através de um par de vasos deferentes, enquanto, nas fêmeas ele é formado por dois ovários ligados aos gonóporos por ovidutos. Os ovócitos são liberados para o meio externo através das aberturas genitais das fêmeas e se prendem às cerdas dos pleópodos onde serão incubados até a eclosão larval (Subramoniam 2017). Estes animais são comumente descritos possuindo sistema sexual gonocórico, com sexos separados ao longo do ciclo de vida, no entanto este aspecto tem sido pouco estudado na maior parte destas espécies.

De forma geral, os pleópodos são estruturas relacionadas ao acasalamento e transporte de ovos em Decapoda (Bauer 2004; Guinot et al. 2013). No entanto, seu papel no acasalamento de camarões-fantasma e lagostas-de-lama não está claramente determinado. É conhecido, apenas, que as fêmeas de todas as espécies pertencentes à Axiidea e Gebiidea, portam seus ovos, usualmente, sobre as cerdas na superfície do primeiro ao quinto par de pleópodos (Hernández et al. 2008; Hernández et al. 2012; Peiró et al. 2014). O único relato sobre o envolvimento destes apêndices abdominais no acasalamento, foi registrado no calianassídeo *Nihonotrypaea harmandi* (Bouvier, 1901), o qual movimenta intensamente seus pleópodos durante o comportamento pré-copulatório (Somiya & Tamaki 2017). Em Callianassidae, uma das famílias mais diversas dentro de Axiidea, os pleópodos 1-2 podem estar presentes ou ausentes nos machos, sendo sexualmente dimórficos e diferindo quanto ao tamanho e forma

em relação aos pleópodos 3-5 (Sakai 1999; Dworschak et al. 2012). Algumas espécies, como *Callianidea mariamartae* Hernáez & Vargas, 2013 e *Marcusiarius lemoscastroi* Rodrigues & de Carvalho, 1972, apresentam machos com o primeiro par de pleópodos morfologicamente similar ao gonopódio de Brachyura (vide Hernáez & Vargas 2013 e de Carvalho & Rodrigues 1973), apresentando tamanho diminuto e funcionalidade questionável (Dworschak et al. 2012).

O camarão-fantasma *Callichirus major* (Say, 1818) é um dos crustáceos da família Callianassidae, mais característico das praias arenosas no Atlântico Ocidental. Sua distribuição geográfica abrange um amplo intervalo latitudinal (34°N - 27°S) desde a Carolina do Norte, Flórida e Golfo do México (Hay & Shore 1918), até o litoral da Venezuela, Colômbia e Brasil (Pará até Santa Catarina) (Rodrigues 1983; Melo 1999; Abrunhosa et al. 2008). Esta espécie vive de forma solitária em galerias construídas, principalmente, na zona intertidal de praias abertas e zonas estuarinas (Pohl 1946; Felder 2001). Sendo que, na costa do Brasil, estes camarões são intensamente capturados devido a sua ampla utilização como isca na pesca esportiva (Rodrigues & Shimizu 1997; Souza & Borzone 2003). O status taxonômico da grande população de *C. major* ao longo do Atlântico Ocidental tem sido fortemente questionado a partir de estudos moleculares, ressaltando a existência de importantes diferenças entre as populações de *C. major* da costa dos Estados Unidos e as do Golfo do México, Caribe colombiano (Staton & Felder 1995) e da costa do Brasil (Peiró 2012). Apesar destes antecedentes, atualmente utiliza-se o nome de *C. major* para as populações de *Callichirus* da costa do Brasil, o qual foi mantido no presente estudo.

Comumente os machos adultos do gênero *Callichirus* desenvolvem uma marcante hipertrofia em um dos quelípodos do primeiro par de pereiópodos (heteroquelia), enquanto as fêmeas podem ser facilmente identificadas pela presença de gônadas coloridas (diferentes tons de vermelho, dependendo do estágio de desenvolvimento), característica somente visível na fase adulta (vide Hernáez et al. 2015). A presença de aberturas genitais extras sobre as coxas do quinto par de pereiópodos parece ser uma característica comum entre as fêmeas de *Callichirus* (Hernáez et al. 2018). Em *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955), por exemplo, tais estruturas não estão conectadas as gônadas femininas, portanto não são funcionais (Hernáez et al. 2018). Este aspecto é completamente desconhecido em *C. major*, apesar de que recentemente Souza et al. (2017a, 2017b) descreveram a morfologia interna desta espécie a partir de espécimes coletados na costa do Brasil. Não mencionando a presença de aberturas genitais extras nos machos ou fêmeas, porém apontam que os machos de *C. major* possuem

gônadas com uma seção ovariana produtora de ovócitos funcionais (Souza et al. 2017a). Levando em conta estes antecedentes, o presente estudo visa a análise da morfologia reprodutiva externa (gonóporos e pleópodos) e interna (gônadas e ductos) de *C. major* da costa do Brasil, com o propósito de contribuir para a compreensão do sistema sexual desta espécie.

Material & métodos

Área de estudo e processamento do material

Espécimes de *Callichirus major* foram coletados, mensalmente, entre março/2016 e fevereiro/2017, na região intertidal, da Praia do Gonzaga (23°58'15"S, 46°20'14"W), Sudeste do Brasil (Figura 1A-C). Os camarões-fantasma foram coletados com a ajuda de bombas manuais sugadoras de sedimento, do tipo “yabbie” (100 cm de comprimento, 7,7 cm de diâmetro). Cada animal foi individualizado em saco plástico, devidamente etiquetado. Em seguida o material foi aclimatado a 4°C e congelado a -15°C, até ser analisado. Este processo, garantiu a conservação das estruturas internas de cada indivíduo. Parte do material coletado neste estudo foi depositado na Coleção Científica do Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA) da UNESP IB/CLP (CRUSTA 160058).

Classificação ontogenética dos camarões-fantasma

Cada camarão de *C. major* foi classificado como macho adulto quando a relação comprimento do carpo (CCA) vs. comprimento da carapaça (CC) foi <1 , conforme o critério proposto por Hernáez (2014), enquanto as fêmeas foram classificadas como adultas no caso de possuírem ovários coloridos, característica facilmente observada através da cutícula transparente da região abdominal das fêmeas maduras (Hernáez & Wehrtmann 2007; Hernáez et al. 2015).

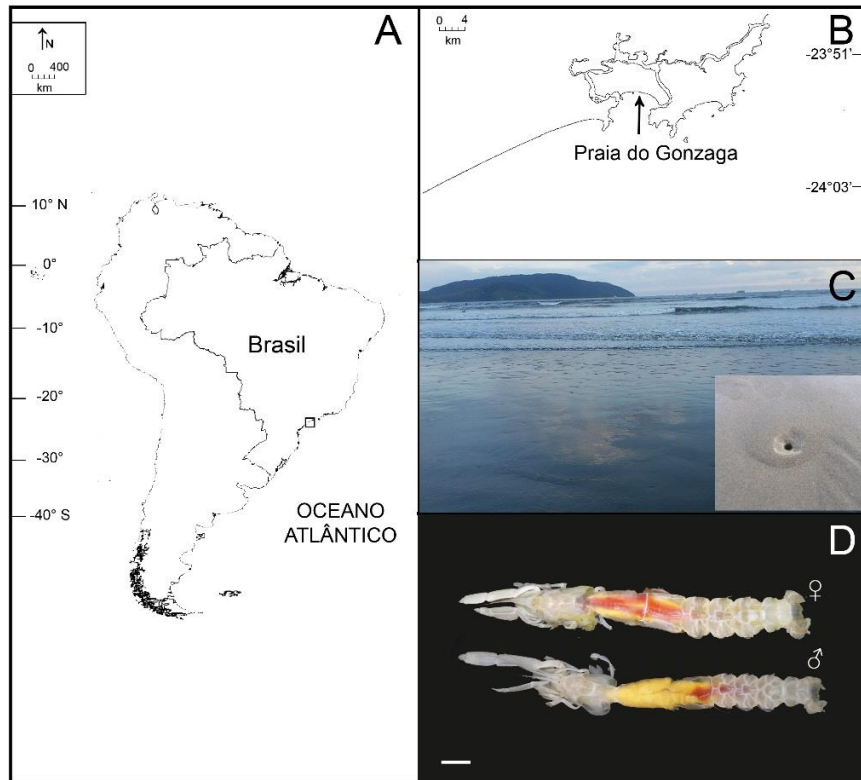


Figura 1. Área de estudo onde foram coletados espécimes do camarão-fantasma *Callichirus major*, Praia do Gonzaga, Município de Santos, SP, Brasil (A, B, C). O quadro (C) mostra uma galeria aberta de *C. major*. Espécimes machos e fêmeas de *C. major*, vista dorsal (D). Barra escala: 1 cm.

Descrição do aparelho genital externo e morfologia dos pleópodos

Em cada espécime (macho ou fêmea), foram examinadas as coxas do terceiro e quinto par de pereiópodos ($P3$ e $P5$, respectivamente), afim de identificar a localização dos gonóporos e descrever sua forma. Em seguida, para cada camarão foram registradas as seguintes medidas biométricas: comprimento da carapaça (CC , entre a margem pós-orbital e a região posterior da carapaça); diâmetro maior do gonóporo na coxa do terceiro e quinto pereiópodo ($P3$ e $P5$, respectivamente); comprimento do primeiro pleópodo ($Plp1$, entre a margem distal do último segmento e a articulação com o protopodito), comprimento do endópodo do pleópodo 2 ($Plp2_{ed}$, entre a margem distal e a articulação com o protopodito); e comprimento do exópodo do pleópodo 2 ($Plp2_{ex}$, entre a margem distal e a articulação com o protopodito).

Todas estas medidas foram obtidas com a ajuda de um estereoscópio Stemi-SV6 Axiolab Zeiss®, com interface "firewire" e câmera digital Axiocam® MR5 (5Mpx), ligado a um sistema de análise de imagens por computador Zeiss® KS-300/400 para Axiovision® 4.8 (precisão 0,01 mm). Através deste equipamento, foram obtidas uma série de fotografias das aberturas genitais e pleópodos, as quais foram utilizadas na preparação de desenhos científicos, ressaltando as características de cada uma destas estruturas para a fase juvenil e adulta, de cada sexo. Complementarmente, para a preparação de todos os desenhos foi utilizada uma mesa eletrônica digital (Wacom®).

Descrição do aparelho genital interno

Espécimes machos e fêmeas de diferentes tamanhos foram dissecados e observados sob estereoscópio. Como a morfologia gonadal é mais expressiva na fase adulta, as dissecações foram, principalmente, realizadas em indivíduos com as gônadas em estágio sexualmente maduro. Na dissecação, cada espécime foi aberto, cuidadosamente, em sentido dorso-ventral, onde verificou-se a organização das gônadas e outros órgãos internos (glândula digestiva, intestino, etc.).

Adicionalmente, o estágio de desenvolvimento gonadal foi determinado para as fêmeas a partir da análise da largura e coloração dos ovários (*OND*: ovário não desenvolvido; *I*: ovário imaturo, inferior à 40% da largura dos somitos abdominais; *ED*: ovário em desenvolvimento ocupando 41-60% dos somitos abdominais; *D*: ovário desenvolvido, entre 61-80% dos somitos abdominais; e *PD*: ovário pronto para a desova, entre 81-100% dos somitos abdominais). As estruturas sexuais internas foram separadas e fotografadas para a descrição da macroscopia, morfologia e organização do sistema reprodutivo masculino e feminino. Neste trabalho não foram realizadas preparações histológicas, visto que, previamente, Souza et al. (2017a, 2017b) descreveram estes aspectos em *C. major*.

Os dados biométricos (*CC*, gonóporos *P3* e *P5*, *Plp1*, *Plp2_{ed}* e *Plp2_{ex}*) foram analisados estatisticamente, por sua medida de tendência central, coeficiente de variação e inspeção dos dados quanto a normalidade (Levene) e homocedasticidade das variâncias (Shapiro-Wilk). A confirmação destes dois testes repercutiu no uso de uma análise paramétrica (teste *t*) e, em caso contrário, não paramétrica (teste U de Mann-Whitney). Todos os testes estatísticos seguiram os protocolos estabelecidos por Sokal & Rohlf (2003), organizados em planilhas Excel® e analisados em ambiente R 2.13.0 (R Core Team 2013).

Resultados

Informações gerais

Durante o estudo, foram analisados 434 indivíduos de *Callichirus major*, sendo 131 (30%) machos e 303 (70%) fêmeas, incluindo 124 (41%) fêmeas com ovos. A população de *C. major* da Praia do Gonzaga esteve, principalmente, composta por adultos (73,8%), com um baixo percentual de juvenis (26,3%). Os machos mediram de 8,2 a 20,5 mm CC, enquanto que o tamanho das fêmeas variou de 7,3 a 25,1 mm CC. O tamanho médio dos machos (*média* ± *dp*: 15,4±3,0 mm) foi significativamente menor que o registrado nas fêmeas (17,5±2,9 mm), denotando um marcante dimorfismo sexual em relação ao tamanho do corpo ($t=6,85$; $P<0,001$). O tamanho das fêmeas com ovos variou entre 13,7 e 25,1 mm CC (18,2±1,8 mm).

Descrição das aberturas genitais e morfologia dos pleópodos

1. Machos

As aberturas genitais (gonóporos) dos machos de *Callichirus major* apresentaram formato circular, tanto na fase juvenil como na adulta, presentes sobre a margem interna das coxas do quinto par de pereiópodos (Figura 2A). O diâmetro maior dessas estruturas variou desde 0,12 a 0,58 mm nos jovens e 0,19 a 0,68 mm nos adultos, com um valor médio significativamente maior nestes últimos ($t=6,32$; $P<0,001$) (juvenil: 0,41 ± 0,12 mm; adulto 0,52 ± 0,10 mm) (Tabela I).

O primeiro par de pleópodos (*Plp1*) é pouco desenvolvido nos machos, composto por dois segmentos (protopodito e segmento distal), ambos similares quanto ao tamanho, tanto na fase juvenil como na adulta. Este apêndice pode estar ornamentado por uma cerda calcificada na ponta do segmento distal, além de algumas cerdas curtas não calcificadas, só presentes na fase adulta (Figura 3A, B). O *Plp1* apresentou comprimento variando de 0,63 a 4,41 mm (juvenis) e de 1,34 a 4,85 mm (adultos), com média significativamente maior nos adultos (3,88±0,82 mm) do que nos juvenis (2,67±0,79 mm) ($t=4,95$; $P<0,001$). (Tabela II)

O segundo par de pleópodos (*Plp2*) é formado por dois ramos (endópodo e exópodo) e não possui cerdas em nenhuma fase de desenvolvimento dos machos. O endópodo é robusto e reto, não apresentando apêndice masculino, nem apêndice interno (Figura 4A, B), com comprimento variando de 0,65 a 4,80 mm (jovens) e de 2,08 a 5,65 mm (adultos). O valor médio foi significativamente menor nos machos juvenis (2,39±0,97 mm) do que nos adultos

($3,55 \pm 1,10$ mm) ($t=3,68$; $P<0,01$) (Tabela II). O exópodo é fino e curvado, principalmente nos adultos (Figura 4A, B). O comprimento deste ramo variou de 0,61 a 3,96 mm nos juvenis e de 1,71 a 3,67 mm nos adultos, com os valores médios significativamente menores nos juvenis do que nos adultos ($1,99 \pm 0,86$ mm; $2,67 \pm 0,57$ mm, respectivamente) ($t=3,11$; $P<0,01$) (Tabela II).

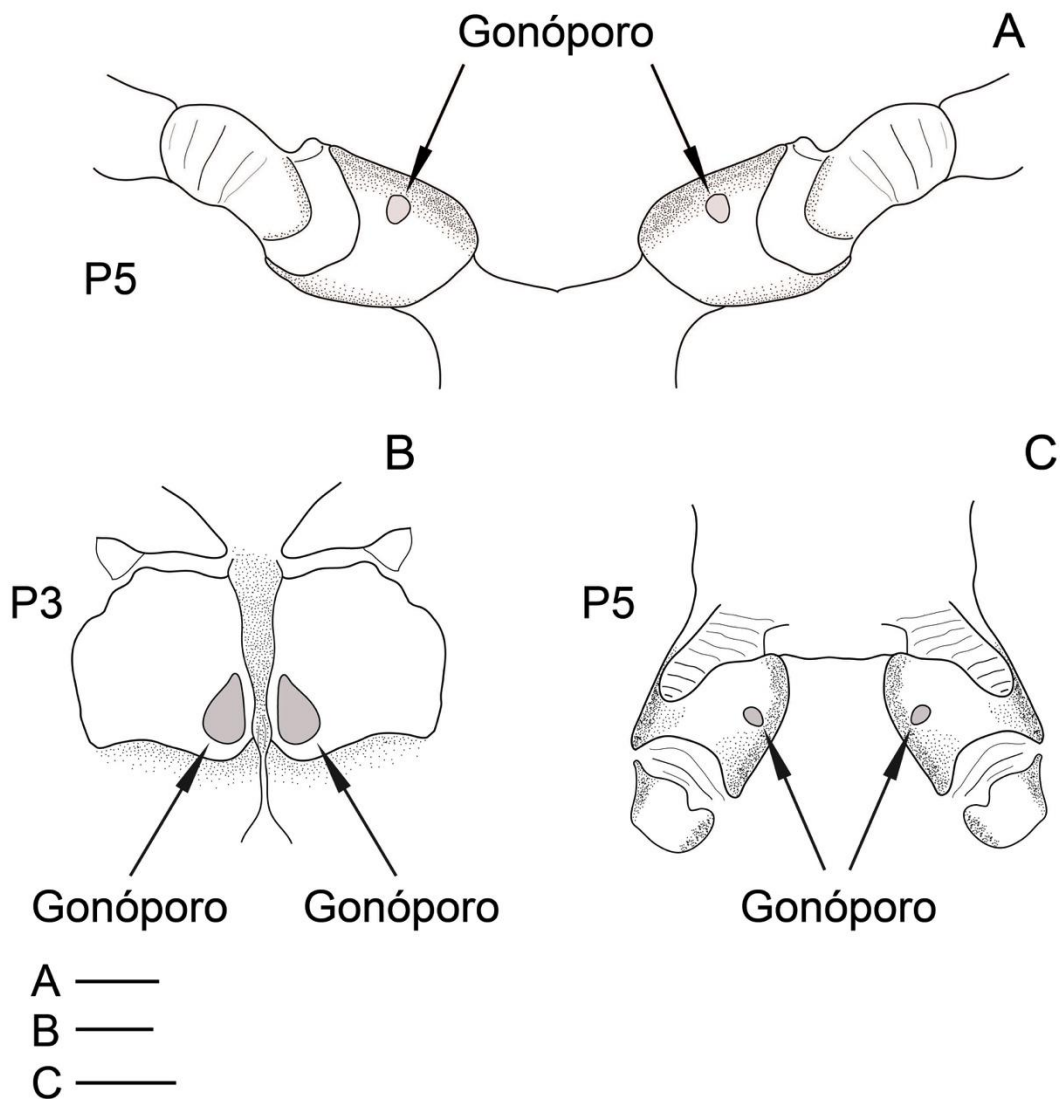


Figura 2. Aberturas genitais masculinas (A) e femininas (B, C) no camarão-fantasma *Callichirus major*, da costa do Brasil. P3, P5, representam o terceiro e quinto pereiópodo, respectivamente. Barra de escala A, B, C: 0,5 mm, 0,2 mm, 1 mm, respectivamente. Desenho realizado por P. Hernáez.

Tabela I. Diâmetro médio e desvio padrão (dp) das aberturas genitais (gonóporos) na fase juvenil e adulta de machos e fêmeas no camarão-fantasma *Callichirus major*. *P3*, pereiópodo terceiro; *P5*, pereiópodo quinto; *MJ*, macho juvenil; *MA*, macho adulto; *FJ*, fêmea juvenil; *FA*, fêmea adulta; *N*, número de camarões; *CV*, coeficiente de variação.

Variável	Categoria	<i>N</i>	Intervalo (mm)	Média ± dp (mm)	<i>CV</i> (%)
Gonóporo <i>P3</i>	<i>MJ</i>	27	---	---	---
	<i>MA</i>	13	---	---	---
	<i>FJ</i>	22	0,18 - 1,12	0,66 ± 0,24	36,4
	<i>FA</i>	51	0,79 - 1,48	1,08 ± 0,13	12,0
Gonóporo <i>P5</i>	<i>MJ</i>	27	0,12 - 0,58	0,41 ± 0,12	29,3
	<i>MA</i>	13	0,19 - 0,68	0,52 ± 0,10	19,2
	<i>FJ</i>	20	0,09 - 0,49	0,25 ± 0,09	36,0
	<i>FA</i>	34	0,25 - 0,59	0,41 ± 0,08	19,5

2. Fêmeas

As fêmeas apresentaram aberturas genitais ovaladas sobre a margem interna das coxas do terceiro par de pereiópodos e gonóporos extras de forma circular, sobre a margem interna das coxas do quinto par de pereiópodos tanto na fase juvenil como na adulta (Figura 2B, C). As aberturas extras, sobre as coxas do *P5* se mostraram semelhantes, em forma, ao gonóporo encontrado nos machos da espécie, sendo que nas fêmeas estiveram cobertos por uma membrana, permanecendo fechados durante todo o desenvolvimento destes animais.

O diâmetro maior dos gonóporos femininos do *P3* variou de 0,18 a 1,12 mm nas jovens e de 0,79 a 1,48 mm nas adultas. Sendo que nas fêmeas adultas, o valor médio foi significativamente maior (1,08±0,13 mm) do que nas juvenis (0,66±0,24 mm) ($t=7,82$; $P<0,001$) (Tabela I). Fato semelhante ocorreu para o diâmetro maior dos gonóporos localizados no *P5*, que nas jovens variou de 0,09 a 0,49 mm, enquanto nas fêmeas adultas variou de 0,25 a 0,59 mm. Os valores médios foram, significativamente, menores nas juvenis (0,25±0,09 mm) em comparação às adultas (0,41±0,08 mm) ($t=6,32$; $P<0,001$) (Tabela I).

O *Plp1* é bem desenvolvido e composto por três segmentos incluindo o protopodito, sendo o segmento distal em forma de pá, com a margem coberta por várias cerdas curtas e

finas, independente da fase de desenvolvimento (juvenil e adulta) (Figura 3C, D). Sendo que as fêmeas próximas ao período reprodutivo apresentam cerdas longas e finas sobre toda a superfície deste apêndice. O segmento distal do *Plp1* apresentou variação entre as fases de desenvolvimento neste sexo, sendo mais alongado e curvado nas fêmeas adultas do que nas jovens (Figura 3C, D). O comprimento do *Plp1* variou de 0,76 a 8,88 mm nas juvenis e de 7,43 a 12,45 mm nas adultas. Quanto aos valores médios, estes se mostraram significativamente maiores nas adultas ($9,64 \pm 1,18$ mm) do que nas jovens ($4,09 \pm 2,27$ mm) ($t=10,41$; $P<0,001$) (Tabela II).

O segundo par de pleópodos, composto por endópodo e exópodo (*Plp2_{ed}* e *Plp2_{ex}*) apresentou estes dois ramos com espessuras semelhantes na fase juvenil, sendo que nas fêmeas adultas o endópodo se manteve reto, se tornando mais robusto enquanto o exópodo se tornou relativamente mais curvado e fino. Os ramos distanciaram entre si na fase adulta, em comparação à fase juvenil (Figura 4C, D) e o apêndice interno esteve presente na região distal do endópodo das fêmeas (Figura 4C, D). O comprimento do endópodo variou de 0,85 a 8,60 mm (jovens) e de 7,59 a 11,83 mm (adultas), com valores médios significativamente menores nas fêmeas juvenis ($4,20 \pm 2,18$ mm) do que nas adultas ($9,59 \pm 0,95$ mm) ($t=10,94$; $P<0,001$) (Tabela II). O mesmo ocorreu com o *Plp2_{ex}*, que apresentou comprimento variando na fase juvenil de 0,99 a 8,80 mm e na fase adulta de 7,42 a 12,36 mm. Os valores médios foram significativamente maiores nas adultas ($9,92 \pm 1,14$ mm) do que nas juvenis ($4,45 \pm 2,12$ mm) ($t=11,20$; $P<0,001$) (Tabela II). Assim como no *Plp1*, durante a época reprodutiva, as fêmeas adultas passam a apresentar cerdas longas e finas em toda a superfície do *Plp2_{ed}* e *Plp2_{ex}*, onde serão fixados os ovos.

Machos vs. Fêmeas

De forma comparativa entre os sexos, quanto as aberturas genitais, o diâmetro médio dos gonóporos do *P5* de machos ($0,45 \pm 0,13$ mm) foi maior do que o das aberturas genitais extras presentes no *P5* das fêmeas de *C. major* ($0,35 \pm 0,11$ mm) ($t=-3,78$; $P<0,001$). O *Plp1* apresenta acentuado dimorfismo sexual na espécie, tanto entre indivíduos juvenis como entre adultos. O *Plp2* é birreme nos dois sexos, sendo os ramos mais desenvolvidos nas fêmeas do que nos machos, tanto na fase juvenil quanto na adulta (Figura 4A-D). Comparando o total de indivíduos de cada sexo, a média do comprimento do *Plp1* se mostrou, significativamente, menor nos machos ($3,1 \pm 1,03$ mm) do que nas fêmeas ($8,1 \pm 2,94$ mm) ($t=13,12$; $P<0,001$). Assim como ocorreu para os valores médios de comprimento do *Plp2_{ed}* e *Plp2_{ex}* para machos

($2,80 \pm 1,11$ mm e $2,23 \pm 0,83$ mm, respectivamente), e fêmeas ($8,08 \pm 2,80$ mm e $8,39 \pm 2,87$ mm, respectivamente) (endópodo: $t=14,47$; $P<0,001$; exópodo: $t=17,33$; $P<0,001$). Estes apêndices abdominais (*Plp1* e *Plp2*) são reduzidos nos machos, em comparação aos apêndices abdominais bem desenvolvidos das fêmeas.

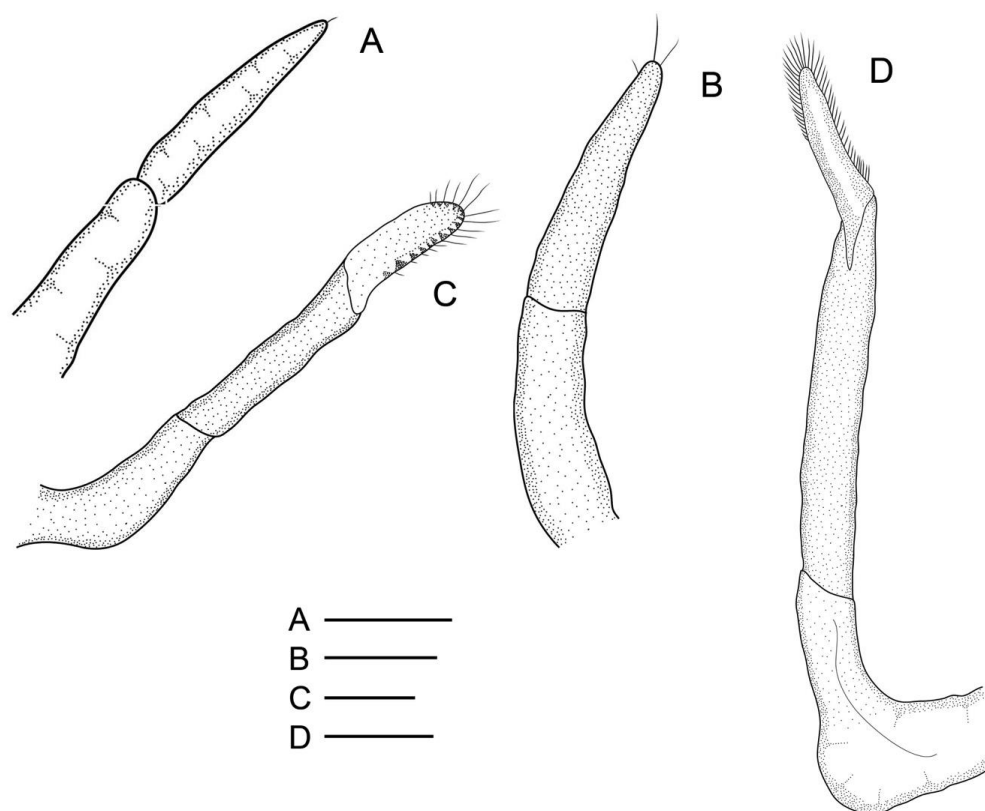


Figura 3. Primeiro pleópodo nos machos (A, B) e fêmeas (C, D) na fase juvenil e adulta, respectivamente, no camarão-fantasma *Callichirus major*, da costa do Brasil. Barra de escala A, B, C, D: 0,2 mm, 1 mm, 0,2 mm, 2 mm, respectivamente. Desenho realizado por P. Hernáez.

Tabela II. Intervalo de variação, comprimento médio e desvio padrão (dp) do primeiro pleópodo (*Plp1*), do endópodo do pleópodo 2 (*Plp2_{ed}*) e do exópodo do pleópodo 2 (*Plp2_{ex}*), na fase juvenil e adulta, de machos e fêmeas do camarão-fantasma *Callichirus major*. *MJ*, macho juvenil; *MA*, macho adulto, *FJ*, fêmea juvenil; *FA*, fêmea adulta; *N*, número de camarões; *CV*, coeficiente de variação.

Variável	Categoria	<i>N</i>	Intervalo (mm)	Média ± dp (mm)	<i>CV</i> (%)
<i>Plp1</i>	<i>MJ</i>	27	0,63 - 4,41	2,67 ± 0,79	29,6
	<i>MA</i>	15	1,34 - 4,85	3,88 ± 0,82	21,1
	<i>FJ</i>	20	0,76 - 8,88	4,09 ± 2,27	55,5
	<i>FA</i>	52	7,43 - 12,45	9,64 ± 1,18	12,2
<i>Plp2_{ed}</i>	<i>MJ</i>	28	0,65 - 4,80	2,39 ± 0,97	40,5
	<i>MA</i>	15	2,08 - 5,65	3,55 ± 1,10	39,2
	<i>FJ</i>	21	0,85 - 8,60	4,20 ± 2,18	51,9
	<i>FA</i>	54	7,59 - 11,83	9,59 ± 0,95	9,0
<i>Plp2_{ex}</i>	<i>MJ</i>	28	0,61 - 3,96	1,99 ± 0,86	43,2
	<i>MA</i>	15	1,71 - 3,67	2,67 ± 0,57	37,2
	<i>FJ</i>	21	0,99 - 8,80	4,45 ± 2,12	47,6
	<i>FA</i>	54	7,42 - 12,36	9,92 ± 1,14	11,5

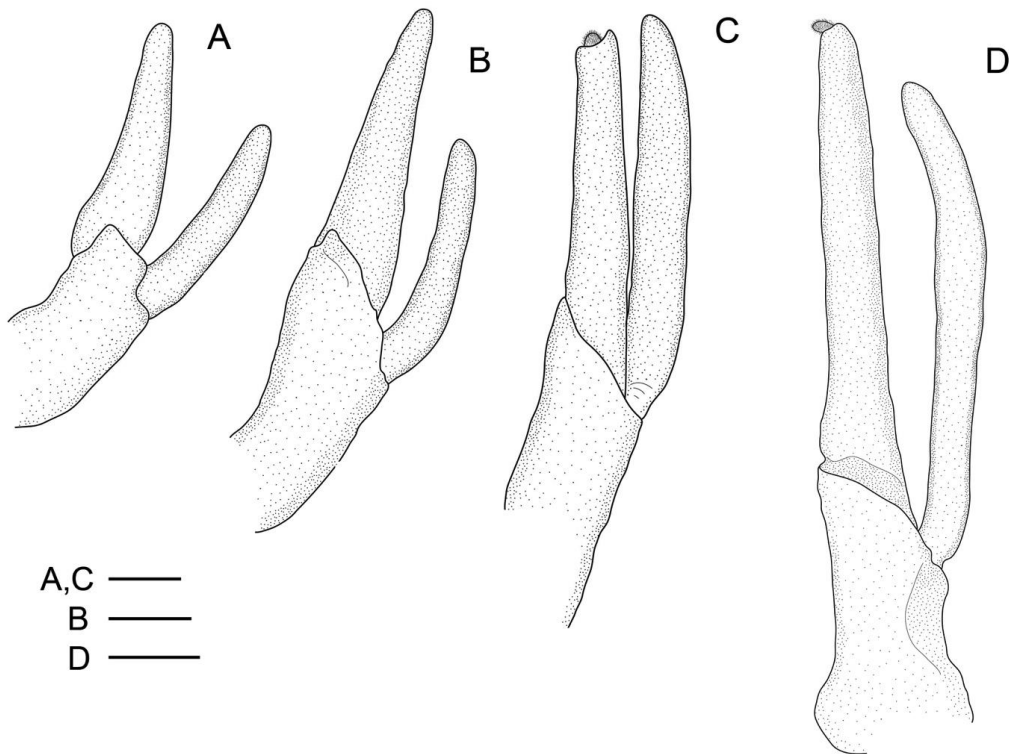


Figura 4. Segundo pleópodo nos machos (A, B) e fêmeas (C, D) na fase juvenil e adulta, respectivamente, no camarão-fantasma *Callichirus major*, da costa do Brasil. Barra de escala A, B, C, D: 0,2 mm, 1 mm, 0,2 mm, 2 mm, respectivamente. Desenho realizado por P. Hernáez.

Descrição do aparelho genital interno

1. Machos

As gônadas se localizam na região abdominal dos machos estando dispostas dorsalmente entre o primeiro e quarto somito. Nos adultos, a gônada está formada por dois lóbulos (esquerdo e direito), cada qual dividido numa seção testicular (com posição dorsal, estendendo-se da margem anterior do primeiro somito abdominal à margem posterior do segundo somito) e uma seção ovariana (estendendo-se entre a margem posterior do segundo somito abdominal e região medial do quarto somito) (Figura 5A). Em alguns machos os ovários são mais extensos (da região medial do segundo somito à região medial do quarto somito), enquanto em outros, esta seção ovariana é menor (da margem anterior do terceiro somito à margem anterior do quarto somito).

Os testículos são tubulares, transparentes e mais finos do que a seção feminina da gônada, que é robusta e apresenta cor variando do laranja intenso ao vermelho-alaranjado nos espécimes adultos (Figura 5B). A coloração destes ovários é facilmente verificada através do

exoesqueleto transparente destes animais, variando de acordo com o estágio de desenvolvimento dos ovócitos. Nos juvenis, devido a imaturidade do tecido gonadal, a seção ovariana das gônadas masculinas é incolor e não está desenvolvida. Os testículos se comunicam com os gonóporos no quinto par de pereiópodos, através de curtos vasos deferentes (Figura 5C), por onde são liberados os espermatóforos.

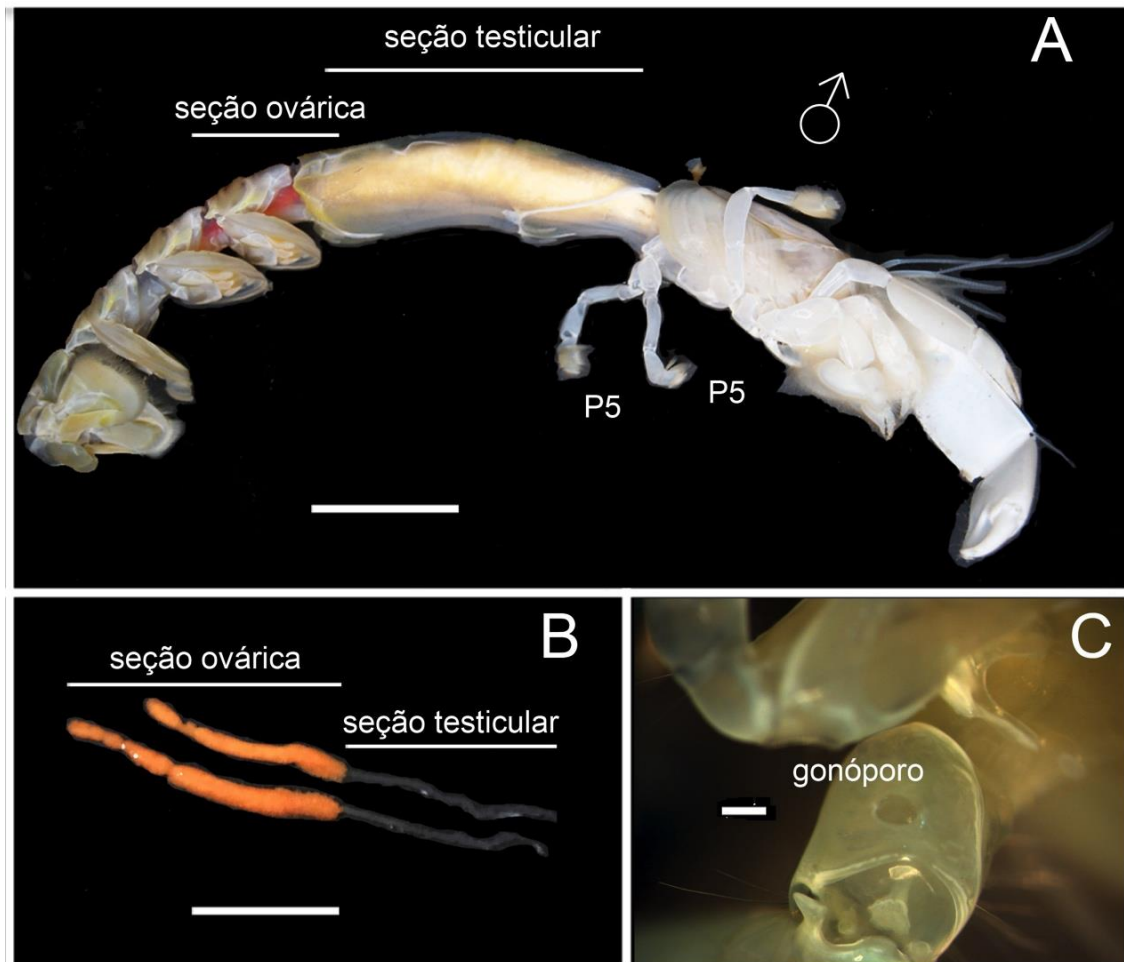


Figura 5. Vista lateral de macho adulto no camarão-fantasma *Callichirus major* mostrando a localização da gônada (A), a seção testicular e ovariana da gônada (B), e a abertura genital (gonóporo) no quinto par de pereiópodos (C). Barra de escala A, B, C: 1 cm, 5 mm, 0,5 mm, respectivamente.

2. Fêmeas

As gônadas femininas se dispõem desde a região terminal do cefalotórax, se estendendo do primeiro até o quinto somito abdominal. Os ovários são visíveis em sua etapa

de maturação, devido à transparência da cutícula dos somitos abdominais (Figura 6A). Apresentam coloração variada, que vai desde o vermelho-alaranjado até o vermelho-vivo (dependendo do estágio de desenvolvimento dos ovócitos), sendo transparente no caso das fêmeas imaturas. Os ovários femininos são compostos por dois lóbulos que apresentam comprimentos diferentes, sendo o direito sempre o maior (Figura 6B). No cefalotórax as gônadas se originam na porção final, sendo mais afilados a partir do primeiro somito abdominal, tornando-se então mais robustos e se estendendo até o quinto somito abdominal, com largura variável de acordo com o seu estágio de desenvolvimento (*OND*: ovário não desenvolvido; *I*: ovário imaturo; *ED*: ovário em desenvolvimento; *D*: ovário desenvolvido; e *PD*: ovário pronto para a desova).

Neste aspecto, as fêmeas até 11,7 mm de *CC* apresentaram ovários em estágios *OND* ou *I*, ocorrendo a primeira fêmea com ovários *ED* a partir deste tamanho. Os indivíduos com gônadas em estágio *D* aparecem na população a partir de 11,9 mm *CC*, sendo que as fêmeas *PD* surgem apenas no tamanho (*CC*) de 14,5 mm. Uma parte das fêmeas portadoras de ovos apresentaram ovários *PD* (24%), sempre com estágio de desenvolvimento embrionário avançado, com ovos em estágio pré-eclosão. Tais dados evidenciam uma possível sequência de oviposição nestes animais. O restante das fêmeas com ovos se mostraram: *I* (10%); *ED* (36%); *D* (30%), sempre existindo uma relação entre a fase de desenvolvimento dos embriões e o estágio gonadal.

Sobre os ovidutos, estes são transparentes, partindo da extremidade anterior dos dois lóbulos ovarianos no cefalotórax, que passam pelos esternitos e se abrem em gonóporos localizados nas coxas do *P3*, por onde os ovócitos são liberados durante o período reprodutivo (Figura 6B, C). Todas as fêmeas (juvenis ou adultas) apresentaram gonóporos sobre as coxas do quinto par de pereiópodos (Figura 6D). Estas estruturas foram consideradas vestigiais, uma vez que se mantêm fechadas para o meio externo, não se comunicando por ductos com quaisquer estruturas/órgãos internos destes animais.

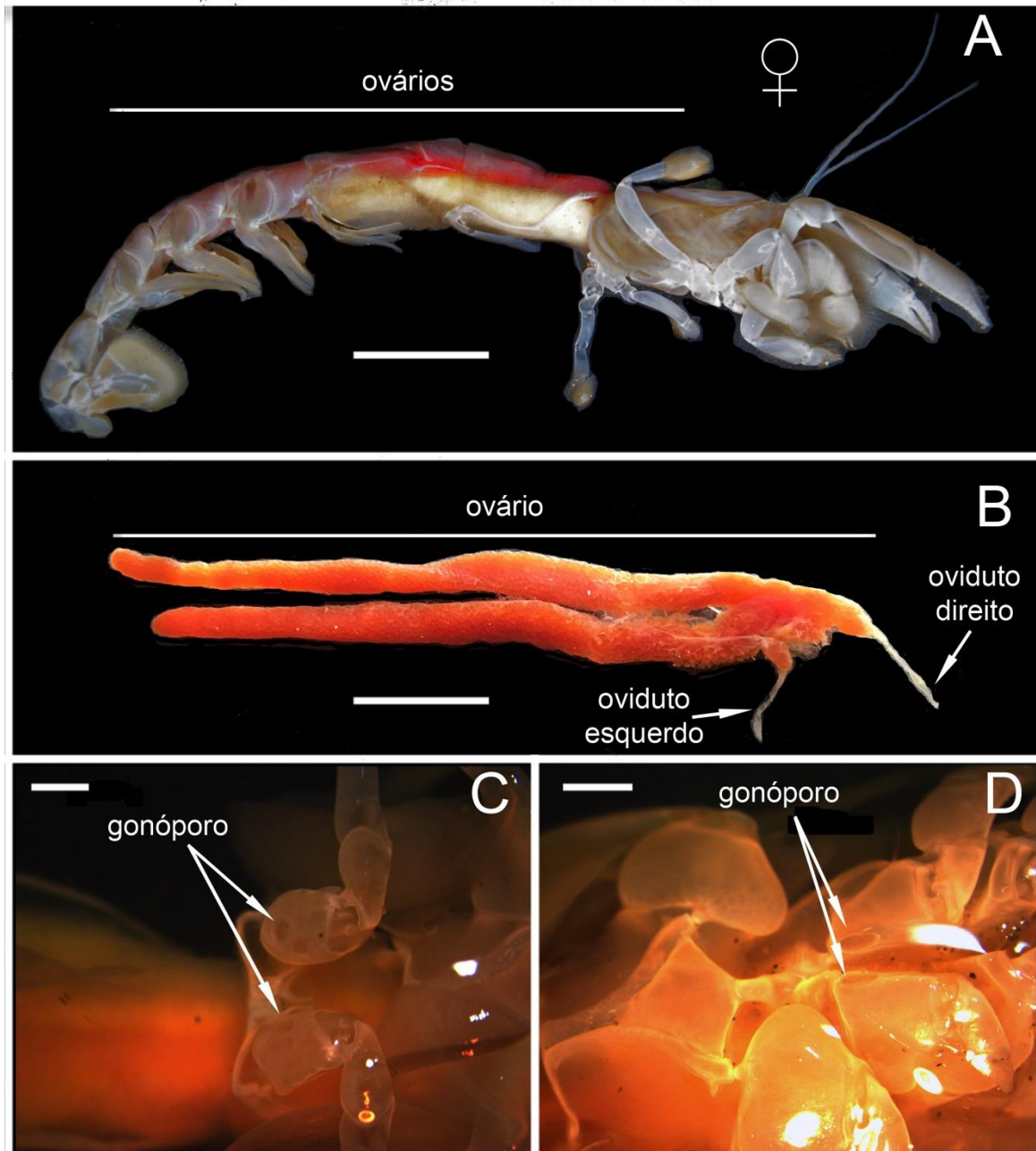


Figura 6. Vista lateral de fêmea adulta no camarão-fantasma *Callichirus major* mostrando a localização da gônada (A), os dois lóbulos ovarianos (B), a abertura genital (gonóporo) no terceiro par de pereiópodos (C) e a abertura genital não funcional sobre a coxa do quinto par de pereiópodos (D). Barra de escala A, B, C, D: 1 cm, 5 mm, 2 mm, 2 mm, respectivamente.

Discussão

A posição das aberturas genitais nos machos e fêmeas de *Callichirus major* foi constante ao longo da ontogenia desta espécie. Os machos possuem gonóporos sobre a coxa

do quinto par de pereiópodos, apesar da presença de uma seção ovariana, produtora de ovócitos na gônada masculina, não ter alterado este padrão morfológico nos machos. As fêmeas, por outro lado, apresentaram gonóporo sobre a coxa do terceiro par de pereiópodos e outro gonóporo extra e não funcional na coxa do quinto par de pereiópodos. Este padrão se manteve independente da fase de desenvolvimento (juvenil e adulta), coincidindo ao reportado previamente por Hernáez (2014) e Hernáez et al. (2018) para os congêneres da costa do Pacífico da América Central, *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) e da costa do Chile, *C. seilacheri*.

Com base na presença de gonóporos extras em Axiidae, alguns autores determinaram hermafroditismo ou intersexualidade (p. ex., *Austinogebia spinifrons* [Haswell, 1882]: Sakai 1984; *Ambiaxius propinquus* Komai, Lin & Chan, 2010: Komai, Lin & Chan 2010; *Mictaxius salvati* Ngoc-Ho, 2005: Ngoc-Ho 2005). É importante mencionar que o hermafroditismo e a intersexualidade são termos distintos, sendo o primeiro um tipo de sistema sexual que deve ocorrer normalmente, podendo ser simultâneo ou sequencial (Duffy & Thiel 2007; Ford 2012). Enquanto a intersexualidade é uma fase dentro de um sistema hermafrodita, ou uma condição anormal possivelmente causada por disruptores endócrinos, parasitismo e alterações genéticas (Colborn et al. 1996; Correa & Thiel 2003; Parnes et al. 2003; Ford 2012). Em *C. major*, a presença de gonóporos extras foi observada em todas as fêmeas, desde a fase juvenil até a adulta. Portanto, considera-se que esta é uma condição normal nas fêmeas da espécie, pela qual não se deveria usar o termo intersexualidade.

A morfologia do *Plp1* evidenciou um marcante dimorfismo sexual em *C. major*, na fase juvenil e adulta. Sabendo-se que crustáceos hermafroditas funcionais costumam não apresentar diferenças morfológicas acentuadas entre os sexos (Subramoniam 2017), a morfologia dos gonóporos e pleópodos apoiam à hipótese de gonocoria em *C. major*. O primeiro par de apêndices abdominais é diminuto nos machos, diferente em tamanho, forma e número de segmentos do *Plp1* feminino. Variações de forma foram registradas quanto ao artículo distal do *Plp1* feminino, que foi mais alongado nas fêmeas maduras.

Os machos de *C. seilacheri* apresentaram um espinho proeminente na região distal do *Plp1* (Hernáez et al. 2018), que está ausente nos espécimes masculinos de *C. garthi* (Hernáez 2014), assim como também foi observado nos juvenis e adultos de *C. major*. O *Plp2* é birreme nos dois sexos, composto por endópodo mais reto e exópodo mais curvado, com apêndice interno presente apenas nas fêmeas de *C. major* e nenhum dos machos apresentando apêndice masculino. Estes aspectos morfológicos foram similares aos registrados por Hernáez

(2014) para *C. seilacheri*, além de *C. major* ter apresentado ramos do *Plp2* delgados, uma característica do gênero *Callichirus* (Manning & Felder 1986; 1991).

As gônadas dos machos foram formadas por testículos tubulares, conectados a uma seção ovariana e produtora de ovócitos. Esta característica hermafrodita, esteve presente tanto nos machos juvenis, quanto nos adultos. Souza et al. (2017a) analisaram a histologia dos testículos masculinos e comprovaram sua funcionalidade reprodutiva na espécie. Sobre a seção ovariana dos machos, os autores relatam a presença de ovócitos maduros e levantam a hipótese de um possível hermafroditismo ou intersexualidade em *C. major*.

Neste estudo, se propõe o desuso do termo intersexualidade para *C. major*, dado que a morfologia da gônada masculina, com uma seção testicular e outra ovariana, foi constante em todos os indivíduos em fase adulta. Vale ressaltar que tal característica gonadal está presente nos machos de *C. major* ao longo de toda a costa do Brasil, desde o Estado do Pará até o Estado de Santa Catarina (P. Hernáez com. pessoal). No camarão intertidal *Upogebia major* (De Haan, 1841), uma espécie de lagosta-de-lama da família Upogebiidae, os machos possuem gônadas com uma seção testicular e outra ovariana, produtora de ovócitos (Kang et al. 2008), muito semelhante à descrita em *C. major*. Assim como *C. major*, em *U. major* não existem evidências da liberação destas células germinativas femininas, produzidas pelos machos de cada uma destas espécies. As observações morfológicas confirmam a ausência de cerdas sobre os pleópodos masculinos de todos os camarões adultos analisados neste estudo. Igualmente, confirma-se a ausência de machos de *C. major* portando ovos. Portanto, não existem evidências que permitam indicar o destino dos ovócitos produzidos pelos machos desta espécie. Outros estudos experimentais são necessários para desvendar o destino dos ovócitos produzidos pelos machos de *C. major*.

Na literatura já ocorreram relatos sobre machos de alguns camarões decápodes (Infraordem Caridea) portadores de gônada feminina (p. ex., *Pandalus gracilis* Stimpson, 1860), com a oogênese ocorrendo em machos jovens, fato que antecede a espermatogênese e o aparecimento dos caracteres sexuais secundários (Aoto 1952). Por outro lado, em *Pandalus borealis* Krøyer, 1838 e *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816), espécies que apresentam reversão sexual, os indivíduos nascem machos, se transformam em fêmeas de forma progressiva, as quais continuam apresentando ductos espermáticos após a reversão, mesmo quando maduras (Charniaux-Cotton 1959, 1965).

Este tipo de hermafroditismo sequencial, com ocorrência de reversão sexual, não se ajusta ao sistema sexual de *C. major*, uma vez que esta espécie apresentou acentuado dimorfismo sexual, com machos e fêmeas presentes em todos os tamanhos analisados. Nunca foi encontrado um indivíduo da espécie, com caracteres sexuais secundários em processo gradual de reversão, assim como ocorre para outros crustáceos (Charniaux-Cotton & Payen 1985). Outro tipo de hermafroditismo, chamado simultâneo, consiste em indivíduos que possuem ambos os aparelhos reprodutivos, de macho e fêmea (Bauer 2000; Pandian 2016). Só os machos de *C. major* poderiam ser classificados com este sistema sexual, uma vez que, como anteriormente exposto, as fêmeas não possuem gônadas produtoras de espermátóforo. No entanto, os machos em *C. major* não possuem aparelho reprodutivo externo feminino, tampouco as estruturas para portar ovos, portanto, externamente são machos, o que impossibilita sua classificação como hermafroditas simultâneos.

Souza et al. (2017b) analisou a oogênese em *C. major*, não reportando nenhum traço masculino em relação à morfologia interna das fêmeas. No presente estudo, tampouco foi observada masculinização na morfologia externa e interna das fêmeas, confirmando o reportado por estes últimos pesquisadores. A análise das gônadas femininas, indicou a presença de ovários bem visíveis nas adultas, principalmente naquelas próximas ao período de desova, que apresentaram ovários vermelhos, tal como descreve Souza et al. (2017b) para espécimes de *C. major* do Espírito Santo. Em *C. major*, os ovários são lobulados e se conectam através de ovidutos curtos aos gonóporos nas coxas do P3, assim como descrito por Hernáez et al. (2018) para *C. seilacheri*.

Com base nestas informações, se propõe o termo gonocorismo para descrever o sistema sexual em *C. major*, já que não existem evidências suficientes para indicar que o hermafroditismo dos machos seja funcional, em termos de produzir ovócitos que sejam finalmente fecundados e incubados. A explicação para os gonóporos extras e vestigiais presentes nas coxas do P5 das fêmeas, pode envolver, também, a resposta para a presença deste hermafroditismo não funcional nos machos. Nos crustáceos, os modelos evolutivos para os sistemas sexuais, evidenciam que o hermafroditismo teria surgido por mutações em indivíduos gonocóricos, sendo assim mais derivado (Charlesworth 1984; Weeks 2012).

Bauer (2000), com base nos poucos casos de hermafroditismo em Decapoda, sugere, também, que o gonocorismo seja uma característica ancestral. Levando em conta o relato de gonóporos extras e vestigiais em outras espécies do gênero *Callichirus* (Hernáez et al. 2018), e sabendo que tais estruturas estão presentes em todas as fêmeas (jovens e adultas) de *C.*

major, será que os membros do gênero *Callichirus* trazem indícios de um caso inédito de hermafroditismo basal em Crustacea? Uma vez que os testículos dos machos de *C. major* realizam espermatogênese (Souza et al. 2017a) e estes animais apresentam morfologia externa e aparelho reprodutivo estritamente masculinos, a seção ovariana dos machos parece não ser funcional para a reprodução da espécie. Mesmo produzindo ovócitos, estes camarões-fantasma parecem não realizar oviposição, já que não possuem estruturas externas para a apreensão e manutenção dos ovos.

O hermafroditismo dos machos parece ser uma característica vestigial e não funcional, assim como os gonóporos extras das fêmeas de *C. major*. Sabendo-se que a produção de ovócitos demanda muito mais energia do que a produção de esperma (Bauer 2000), qual seria o motivo pelo qual os machos de *C. major*, mesmo sendo sexualmente gonocóricos, produzem ovócitos sem função reprodutiva? Para responder estas e outras questões sobre aspectos da biologia reprodutiva e evolução desta espécie, estudos mais detalhados da vitelogênese nos machos, necessitam ser efetuados.

Além disso, seguindo estudos investigativos sobre casos de reversão sexual, bem como de machos com gônadas femininas em crustáceos (p. ex. Charniaux-Cotton & Payen 1985), os controles endócrinos relacionados aos caracteres sexuais necessitam ainda ser determinados para *C. major*, assim como para as espécies das Infraordens Axiidea ou Gebiidea, que ainda não foram estudadas quanto a ação das glândulas androgênicas. Por fim, *C. major* e os outros membros do gênero *Callichirus* devem ser investigados acerca de sua evolução reprodutiva, afim de melhor explicar os mecanismos que controlam o sistema sexual destes importantes crustáceos praiais.

Referências

- Abrunhosa FA, Arruda DCB, Simith DJB, Palmeira CAM. 2008. The importance of feeding in the larval development of the ghost shrimp *Callichirus major* (Decapoda: Callianassidae). Anais da Academia Brasileira de Ciências 80(3):445-453.
- Aoto T. 1952. Sexual phases in the prawn, *Pandalus kessleri* Czerniavski, with special reference to reversal of sex. Journal of the Faculty of Science 2(6):1-20.
- Bauer RT. 2000. Simultaneous hermaphroditism in Caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. Journal of Crustacean Biology 20:116-128.

- Bauer RT. 2004. Remarkable shrimps. Norman, OK: Oklahoma University Press. 282 pages.
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. *Biological Journal of the Linnean Society* 22:333-348.
- Charniaux-Cotton H. 1959. Etude compare du développement post-embryonnaire de l'appareil genital et de la glande androgene chez *Orchestia gammarella* et *Orchestia mediterranea* (Crustacés Amphipodes). Autodifférenciation ovarienne. *Bulletin de la Société zoologique de France* 84:105-115.
- Charniaux-Cotton H. 1965. Hormonal control of sex differentiation in invertebrates. In: DeHann RL, Ursprung H, editors. *Organogenesis*. New York: Holt, Rinehart, and Winston, p 701-740.
- Charniaux-Cotton H, Payen G. 1985. Sexual differentiation. In: Bliss DE, editor. *The Biology of Crustacea. Volume 9: Integument, Pigments, and Hormonal Processes*. Orlando: Academic Press, p 217-299.
- Colborn T, Peterson MJ, Dumanoski D. 1996. *Our Stolen Future*. Boston: Little Brown and Company. 306 pages.
- Correa C, Thiel M. 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:187-203.
- de Carvalho HA, Rodrigues SA. 1973. *Marcusiarius lemoscastroi* g. sp. n., nova ocorrência da família Axiidae (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) no Brasil. *Boletim de Zoologia e Biologia Marinha* 30:553-566.
- Duffy JE, Thiel M. 2007. Sexual and social behavior of Crustacea: A way forward. In: Duffy JE, Thiel M, editors. *Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms*. New York: Oxford University Press, p 520.
- Dworschak PC, Felder DL, Tudge CC. 2012. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea). In: Schram FR, Vaupel Klein JC, Forest J, Charmantier-Daures M, editors. *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology: The Crustacea*. Leiden: Brill, p 109-219.

- Felder DL. 2001. Diversity and ecological significance of deep burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of Americas (Decapoda: Thalassinidea). *Interciencia* 26:440-449.
- Felgenhauer BE. 1992. External anatomy and intergumentary structures. In: Harrison FW, Huvies AG, editors. *Microscopic anatomy of invertebrates*, 10. Decapod Crustacea. New York: Wiley-Liss, p 7-43.
- Ford AT. 2012. Intersexuality in Crustacea: an environmental issue? *Aquatic Toxicology* 108:125-129.
- Guinot D, Tavares M, Castro P. 2013. 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* 3665:1-414.
- Hay WP, Shore CA. 1918. The decapod crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 35:371-475.
- Hernández P. 2014. Estado taxonômico e história de vida de *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) na costa do Pacífico Leste: ecologia reprodutiva em ambientes tropicais e relação entre a abundância e a variabilidade latitudinal dos atributos populacionais na costa do Chile. PhD Thesis. Universidade de São Paulo, Department of Biology. 156 pages.
- Hernández P, Gamboa-González A, De Grave S. 2015. *Callichirus garthi* is a valid species, distinct from *C. seilacheri* (Decapoda: Axiidea: Callianassidae). *Marine Biology Research* 11:990-997.
- Hernández P, Granda-Rodríguez H, Rio JPP, Pinheiro MAA. 2018. Morphological remarks in the ghost shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Callianassidae). *Boletim do Instituto de Pesca* 44(1):00-00.
- Hernández P, Palma S, Wehrtmann IS. 2008. Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Callianassidae) in northern Chile. *Helgoland Marine Research* 62:351-356.
- Hernández P, Vargas R. 2013. A new species of Callianidea H. Milne Edwards, 1837 (Decapoda, Axiidea, Callianideidae) from the Pacific coast of Central America, with key to the genus. *Zootaxa* 3681:147-154.

- Hernández P, Villegas-Jiménez E, Villalobos-Rojas F, Wehrtmann I. 2012. Reproductive biology of the ghost shrimp *Lepidophthalmus bocourti* (A. Milne-Edwards, 1870) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae): A tropical species with a seasonal reproduction. *Marine Biology Research* 8:635-643.
- Hernández P, Wehrtmann IS. 2007. Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical* 55: 141-152.
- Kang BJ, Nanri T, Lee JM, Saito H, Han C-H, Hatakeyama M, et al. 2008. Vitellogenesis in both sexes of gonochoristic mud shrimp, *Upogebia major* (Crustacea): Analyses of vitellogenin gene expression and vitellogenin processing. *Comparative Biochemistry and Physiology* 149(B):589-598.
- Komai T, Lin FJ, Chan TY. 2010. Five new species of Axiidae (Crustacea: Decapoda: Axiidea) from deep-water off Taiwan, with description of a new genus. *Zootaxa* 2352:1-28.
- LeBlanc LA. 2002. Observations on reproductive behavior and morphology in the ghost shrimp *Lepidophthalmus louisianensis* (Schmitt, 1935) (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). Master's Thesis. The University of Louisiana at Lafayette. 47 pages.
- Manning RB, Felder DL. 1986. The status of the callianassid genus *Callichirus* Stimpson, 1866 (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 99:437-443.
- Manning RB, Felder DL. 1991. Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104:764-792.
- Melo GAS. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea. São Paulo: Ed. Plêiade/FAPESP. 551pages.
- Ngoc-Ho N. 2005. Thalassinidea (Crustacea, Decapoda) from French Polynesia. *Zoosystema* 27(1):47-83.
- Pandian TJ. 2016. Reproduction and development in Crustacea. Reproduction and development in aquatic invertebrates. Volume 1. New York: CRC press. 301pages.

- Parnes S, Khalaila I, Hulata G, Sagi A. 2003. Sex determination in crayfish: are intersex *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Parastacidae) genetically females? *Genetics Research Cambridge* 82:107-116.
- Peiró DF. 2012. Status taxonômico de *Callichirus major* (Say, 1818) *sensu lato* (Crustacea, Decapoda, Axiidea, Callianassidae) da costa brasileira: taxonomia, sistemática molecular, biologia populacional e reprodutiva. Ph.D. Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo. 158 pages.
- Peiró DF, Wehrtmann IS, Mantelatto FL. 2014. Reproductive strategy of the ghost shrimp *Callichirus major* (Crustacea: Axiidea: Callianassidae) from the southwestern Atlantic: sexual maturity of females, fecundity, egg features, and reproductive output. *Invertebrate Reproduction and Development* 58:294-305.
- Pohl ME. 1946. Ecological observations on *Callianassa major* Say, at Beaufort, North Carolina. *Ecology* 27:71-80.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em <http://www.R-project.org>. Acesso em: 11/01/2018.
- Retamal M. 1975. Descripción de una nueva especie del género *Callianassa* y clave para reconocer las especies chilenas. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 49:177-184.
- Rodrigues SA. 1983. Aspectos da Biologia de Thalassinidea do Atlântico Tropical Americano. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB/USP). 145 pages.
- Rodrigues SA, Shimizu RM. 1997. Autoecologia de *Callichirus major* (Say, 1818). *Oecologia brasiliensis* 3:155-170.
- Sakai K. 1984. A new record of *Upogebia spinifrons* (Haswell, 1882) (Decapoda, Thalassinidea) from Naruto, Japan, showing possible hermaphroditism. *Crustaceana* 47:209-214.
- Sakai K. 1999. Synopsis of the family Callianassidae, with keys to subfamilies, genera and species, and the description of new taxa (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Zoologische Verhandlungen* 326:1-152.

- Sokal RR, Rohlf TJ. 2003. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman & Company.
- Somiya R, Tamaki A. 2017. Unraveling mating behavior for Axiidea (Crustacea: Decapoda): Burrow-dwelling callianassid shrimp in intertidal sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 486:305-313.
- Souza TL, Braga AA, López-Greco LS, Nunes ET. 2017a. Functional morphology of the male reproductive system in *Callichirus major* (Crustacea: Decapoda: Axiidea): Evidence of oocytes in the gonad. *Acta Zoologica* 119:1-10.
- Souza TL, Braga AA, López-Greco LS, Nunes ET. 2017b. Dynamics of oogenesis in ghost shrimp *Callichirus major* (Crustacea: Axiidea): a morphofunctional and histochemical study. *Acta Histochemica* 119:769-777.
- Souza JRB, Borzone CA. 2003. A extração de corrupto, *Callichirus major* (Say) (Crustacea, Thalassinidea), para uso como isca em praias do litoral do Paraná: as populações exploradas. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(4):625-630.
- Staton JL, Felder DL. 1995. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callichirus* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in the Western Atlantic and Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 56:523-536.
- Subramoniam T. 2017. *Sexual Biology and Reproduction in Crustaceans*. United States: Academic Press. 526 pages.
- Weeks SC. 2012. The role of androdioecy and gynodioecy in mediating evolutionary transitions between dioecy and hermaphroditism in the Animalia. *Evolution* 66:3670-3686.

Morfometria quelar em *Callichirus major* (Say, 1818) (Decapoda, Callianassidae): uma ferramenta para avaliação da maturidade sexual

JULIANA P. P. RIO^{1,2}, PATRICIO HERNÁEZ^{1,3} & MARCELO A. A. PINHEIRO^{1,2}

¹ UNESP – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências (IB), Câmpus do Litoral Paulista (CLP), Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA), Praça Infante Dom Henrique, s/nº – Parque Bitaru – CEP 11330-900 – São Vicente (SP) - Brazil. Emails: JPPR, julianario.bio@gmail.com; PH, phernaez@lycos.com; MAAP, pinheiro@clp.unesp.br.

² Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Aquática – UNESP IB/CLP.

³ Centro de Estudios Marinos y Limnológicos, Facultad de Ciencias, Universidad de Tarapacá (UTA), Av. General Velásquez 1775, Arica, Chile.

CAPÍTULO ENCONTRA-SE FORMATADO NAS NORMAS DO PERIÓDICO “JOURNAL OF CRUSTACEAN BIOLOGY”, FALTANDO APENAS A VERSÃO PARA O INGLÊS AMERICANO.

Resumo

O crescimento relativo em *Callichirus major* (Say, 1818) foi analisado durante a ontogenia, para a determinação do tamanho no início da maturidade morfológica, de cada sexo. Um total de 434 espécimes (131 machos e 303 fêmeas) foram coletados, mensalmente, na Praia do Gonzaga (Brasil), durante um ano (março/2016 a fevereiro/2017). Na fase juvenil o comprimento do carpo (*CCA*) cresceu em alometria positiva em relação ao comprimento da carapaça (*CC*), independente do sexo. O mesmo ocorreu para os machos na fase adulta, diferindo das fêmeas onde foi detectada uma redução na taxa de crescimento dos quelípodos (alometria negativa) em função do tamanho corpóreo. Resultado mantido na análise da relação da altura do carpo (*ACA*), diferindo apenas nos machos adultos, onde a alometria foi negativa. A distinção do crescimento entre as linhas fase (jovem e adulta) permitiu indicar um tamanho de maturidade síncrono entre os sexos da espécie, estimado em 15 e 16 mm *CC*, para os machos e fêmeas, respectivamente, independente da relação biométrica avaliada (*CCA vs. CC* ou *ACA vs. CC*). Foi confirmada hetero e homoquelia para ambos os sexos de *C. major*, com a heteroquelia predominante nos machos (86,9%), enquanto a maioria das fêmeas apresentaram homoquelia (59,3%). A porcentagem média de diferença entre os quelípodos direito e esquerdo foi cerca de duas vezes maior nos machos (34,4%) do que nas fêmeas (16,8%), confirmando sua heteroquelia mais acentuada, possivelmente devido ao seu uso na seleção e manipulação das fêmeas durante os processos reprodutivos.

Palavras-chave: Axiidea, camarão, crescimento relativo, Crustacea, heteroquelia.

**Chelar morphometry in *Callichirus major* (Say, 1818) (Decapoda,
Callianassidae): a tool for assessing sexual maturity**

Abstract

The relative growth in *Callichirus major* (Say, 1818) was analyzed during ontogeny and used to estimate the size at the beginning of the morphological maturity in each sex. A total of 434 specimens (131 males and 303 females) were collected monthly at Gonzaga Beach, Brazil, for one year (March 2016 to February 2017). Juvenile phase had carpal length (CCA) increasing in positive allometry in relation to carapace length (CC), regardless of gender. The same occurred for adult males, differing from females, where a reduction in the growth rate of chelipeds (negative allometry) was detected as a function of the body size. This result was maintained in the analysis of carpal height (ACA), differing only in adult males, where allometry was negative. The difference in growth between phase lines (juvenile and adult), allowed indicate a synchronous maturity size between the sexes of this species, estimated at 15 and 16 mm CC, for males and females, respectively, regardless of the biometric relation evaluated (CCA vs. CC or ACA vs. CC). Hetero and homochely were registered in both sexes of *C. major*, with heterochely predominant in males (86.9%) while the majority of females present homochely (59.3%). The average percentage of difference between right and left chelipeds was about twice as high in males (34.4%) than in females (16.8%), confirming their more pronounced heterochely in the former, possibly due to its use in the selection and manipulation of females during the reproductive processes.

Key words: Axiidea, Crustacea, heterochely, relative growth, shrimp.

Introdução

Em função da alimentação e de interações comportamentais, os crustáceos podem apresentar as quelas do primeiro par de pereiópodos especializadas (Lee & Seed, 1991; Lee, 1995; Mariappan *et al.*, 2000). Hartnoll (1974, 2012) menciona que a diferença quelar (heteroquelia) ocorre na maioria dos decápodes, sendo geralmente mais acentuada nos machos, que as utilizam em confrontos agonísticos e na reprodução, quando selecionam e manipulam as fêmeas durante a cópula. Nos camarões-fantasma a heteroquelia é uma característica comum na maioria das espécies, em especial nos machos, que podem ser diferenciados das fêmeas e dos juvenis pela morfologia/tamanho quelar, embora algumas espécies tenham as quelas iguais (homoquelia) (Shimoda *et al.* 2005; Dworschak *et al.*, 2012).

A biometria de artículos dos quelípodos do primeiro par de pereiópodos têm sido relacionadas ao tamanho corporal, para se estimar a maturidade morfológica em Callianassidae (Hailstone & Stephenson, 1961; Felder & Lovett, 1989; Labadie & Palmer, 1996; Berkenbusch & Rowden, 1998; Dworschak, 1998; Nates & Felder, 1999; Hernáez & Wehrtmann, 2007; Alves-Júnior *et al.*, 2014; Hernáez & João, *submetido*). De acordo com Hatnoll (1982), o crescimento relativo de algumas estruturas apendiculares ou de segmentos pode ser alterado durante o desenvolvimento do corpo, aspecto verificado por análise do coeficiente de alometria (constante “b” da função potência, $Y=aX^b$). Assim, obtém-se um padrão isométrico (crescimento numa mesma taxa) ou alométrico (crescimento em taxas distintas), neste último caso podendo ocorrer maior crescimento da estrutura (alométrico positivo) ou do corpo (alométrico negativo). Tais padrões podem variar dentro de uma mesma população, ser dependente do sexo ou característico de cada fase de desenvolvimento (jovem e adulta), bem como estimar o tamanho no início da maturidade morfológica em crustáceos decápodes (Pinheiro & Fransozo, 1998; Pardal-Souza & Pinheiro, 2013).

Callichirus major (Say, 1818) é uma espécie de camarão-fantasma característica de praias arenosas do Atlântico Ocidental, com distribuição desde a Carolina do Norte, EUA, até Santa Catarina, Brasil (Hay & Shore, 1918; Melo, 1999). Estes animais escavam galerias no sedimento das praias, onde geralmente vivem solitários (Rodrigues, 1976). Os padrões de crescimento quelar de *C. major* foram determinados por Rodrigues (1985), com base na relação do comprimento do própodo pelo tamanho (CC, comprimento da carapaça), detectando entre 11-14 mm CC uma inflexão no crescimento quelar, quando deve ocorrer a muda puberal, que separa imaturos (juvenis) e maturos (adultos). Apesar disso, padrões

distintos foram constatados por Alves-Júnior (2014) em análise da relação do comprimento quelar pelo tamanho *CC*.

De acordo com Rodrigues (1985) a partir do tamanho de maturidade morfológica os caracteres sexuais secundários tornam-se evidentes, como é o caso da heteroquelia, que fica mais pronunciada. Nos machos adultos do gênero *Callichirus*, a diferença de tamanho e forma das quelas é mais acentuada do que nas fêmeas (Manning & Felder, 1986), fato este previamente relatado por Rodrigues (1971, 1985) para *C. major*. Porém, as quelas dos juvenis e fêmeas não foram anteriormente categorizadas quanto a um tipo determinado, sendo as quelas das fêmeas consideradas “sutilmente desiguais” (Manning & Felder, 1991), embora a existência de exemplares homoquelos e heteroquelos tenham sido evidenciados por Rodrigues (1971 e 1985, respectivamente).

Sabe-se que os tipos quelares em *C. major* não foram investigados de forma pormenorizada, tampouco em relação à sua categorização quanto a hetero e homoquelia. Adicionalmente, informações sobre os padrões de crescimento relativo e dos caracteres sexuais secundários podem ser importantes à determinação da maturidade sexual dessa espécie. Desta forma, o presente estudo visa descrever o crescimento relativo dos quelípodos em *C. major*, com base no comprimento e altura do carpo (*CCA* e *ACA*, respectivamente) em função do comprimento da carapaça (*CC*), para a estimativa do tamanho de maturidade de cada sexo. Foram ainda determinados os padrões de hetero e homoquelia nesta espécie, considerando os sexos e seu desenvolvimento ontogenético.

Materiais e métodos

Amostragem e Processamento do Material

Os espécimes de *C. major* foram coletados, mensalmente, durante um ano (março/2016 a fevereiro/2017), na Praia do Gonzaga, em Santos (SP), região sudeste do Brasil. Para isso foram utilizadas bombas sugadoras de sedimento (tipo “yabbie”), feitas com cano PVC (100 cm comprimento x 7,7 cm diâmetro). Em laboratório, os indivíduos foram identificados e sexados, conforme Manning & Felder (1991) e Rodrigues (1971). Cada exemplar passou por biometria com paquímetro (0,05 mm) ou sistema de análise de imagens por computador (0,01 mm), com medida representativa de seu tamanho corporal (*CC*, comprimento da carapaça, da margem pós-orbital até a região póstero-mediana da carapaça) e

do carpo do primeiro par de pereiópodos direito e esquerdo (*CCA*, comprimento carpal medido entre as articulações com o mero e própodo; e *ACA*, altura carpal entre a margem dorsal e ventral, medida na região mediana do artícuo) (Fig. 1). Medidas carpais foram escolhidas para o estudo, já que este artícuo alcança maiores comprimentos que o própodo na espécie em questão.

A lateralidade dos quelípodos também foi avaliada para cada exemplar, pelo registro do maior carpo, quanto ao seu comprimento e altura, estabelecendo o lado de maior porte (direito: *CCAD* e *ACAD*; ou esquerdo: *CCAÉ* e *ACAÉ*). Os exemplares com ausência de um ou dois quelípodos foram excluídos das análises, enquanto os demais foram empregados nos cálculos de crescimento relativo, maturidade morfológica e para a determinação da lateralidade (homoquelia e padrões de heteroquelia).

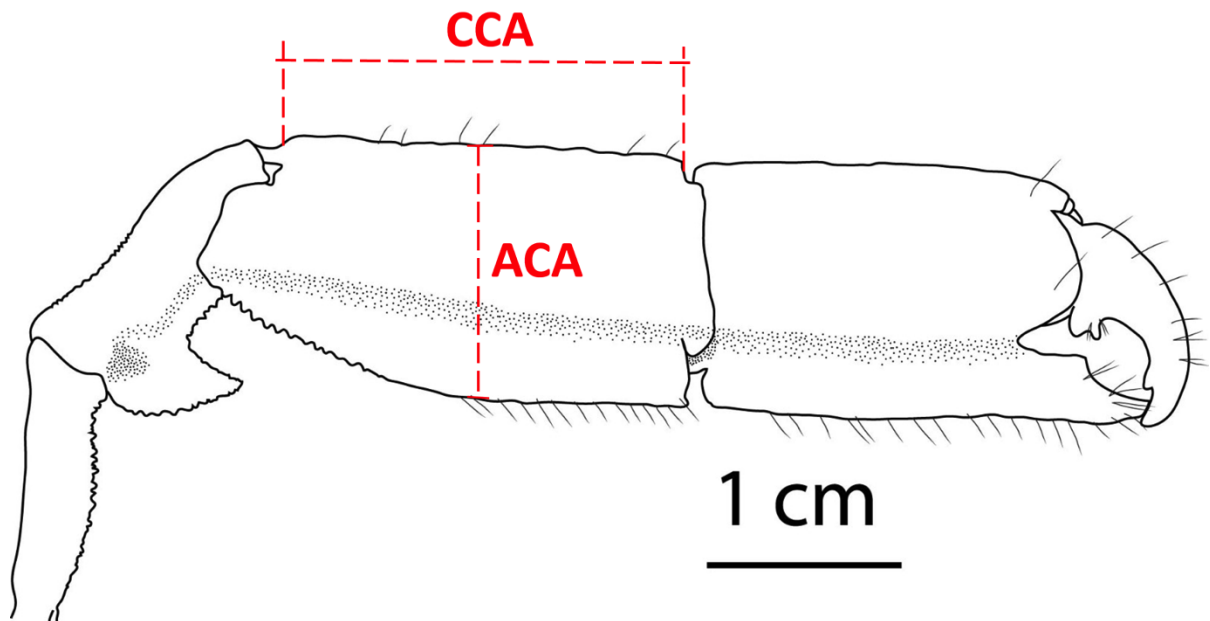


Figura 1. *C. major* (Say, 1818). Quelípodo maior utilizado para as medidas apendiculares nas análises de crescimento relativo (*ACA*, altura do carpo maior; *CCA*, comprimento do carpo maior). Desenho realizado por P. Hernáez.

Lateralidade e Tipos Quelares

Para cada exemplar foi calculada uma razão de lateralidade (*RL*) para a variável *CCA*, dividindo o valor obtido para o quelípodo direito por aquele do quelípodo esquerdo. A partir dos valores de *RL*, os animais foram classificados como homoquelos (*HO*, com $RL=1$) ou

heteroquelos (*HE*, com $RL \neq 1$), estes últimos podendo apresentar lateralidade direita (*HED*) ou esquerda (*HEE*). Para minimizar possíveis erros de classificação, os exemplares homoquelos foram vinculados ao intervalo de confiança de $0,90 \leq RL \leq 1,10$ (diferença de 1 mm entre os tamanhos do carpo direito e esquerdo). Com tal categorização, puderam ser reconhecidos os exemplares com heteroquelia direita ($RL > 1,10$) e esquerda ($RL < 0,90$).

A partir desta informação, a biometria dos quelípodos foi avaliada por estatística sumária, utilizando a medida de tendência central mais adequada após submetidas a um teste de normalidade (Levene) e homocedasticidade das variâncias (Shapiro-Wilk), que se confirmadas indica o uso de uma análise paramétrica (teste t) ou, em caso contrário, não paramétrica (teste U, Kruskal-Wallis). Para cada sexo houve confronto entre as proporções de animais homoquelos e heteroquelos pelo teste de Chi-quadrado (X^2), a um nível de significância estatística de 1%. Os dados biométricos também foram relacionados por classes de tamanho (*CC*), verificando possíveis padrões e alterações durante a ontogenia.

Todos os testes estatísticos seguiram os protocolos estabelecidos por Sokal & Rohlf (2003), organizados em planilhas Excel[®] e analisados em ambiente *R 2.13.0* (R Core Team, 2013). A diferença entre os valores de *CCA* (maior e menor) de cada exemplar foi representada percentualmente, afim de constatar o maior ou menor grau de heteroquelia de cada indivíduo, o que foi também avaliado por sexo e ao longo da ontogenia, empregando um teste chi-quadrado (X^2).

Crescimento Relativo e Maturidade Sexual Morfológica

As medidas do carpo dos quelípodos direito e esquerdo (*CCA*, comprimento; e *ACA*, altura) foram empregadas como variáveis dependentes, enquanto a medida do comprimento da carapaça (*CC*) foi considerada variável independente. Assim, o crescimento relativo e maturidade morfológica de *C. major* foram estimados segundo duas relações biométricas (*CCA* vs. *CC* e *ACA* vs. *CC*), utilizando sempre as medidas do quelípodo maior. Os dados obtidos para cada relação foram descritos pela função tipo $Y = aX^b$ (Huxley, 1950; Hartnoll, 1978, 1982), e utilizando os procedimentos indicados por Somerton (1980) e Somerton & Macintosh (1983), determinando-se os tamanhos de maturidade inicial para cada regressão.

Para isto, foi utilizado o pacote ‘segmented’ disponível no ambiente *R 2.13.0* (R Core Team, 2013). A constante *a* representa o intercepto da linha de crescimento no eixo *y*,

enquanto a constante de crescimento (b) indica o tipo de alometria (isometria, $b=1$; alometria negativa, $b<1$; e alometria positiva, $b>1$) (Hartnoll, 1982). O ajuste dos dados às equações obtidas foi representado pelo coeficiente de determinação (R^2), sendo obtido com base nos valores logaritimizadas das variáveis. Um teste t *Student* foi utilizado para verificar se a constante de crescimento alométrico b diferiu da unidade, enquanto um teste F *Snedecor* foi empregado para confirmar se os dados apresentam uma ou duas linhas de crescimento (Sokal & Rohlf, 2003). Em todos os casos o nível de significância estatística adotado foi de 1%.

Resultados

Informações Gerais

Durante o estudo, foram analisados 434 indivíduos (131 machos e 303 fêmeas), dos quais 26,5% eram jovens. Os machos apresentaram tamanho variando de 8,2 a 20,5 mm *CC* (média \pm desvio padrão: 15,4 \pm 3,0 mm), com porte médio inferior ao das fêmeas (7,3 a 25,1 mm *CC*; 17,5 \pm 2,9 mm) ($t=6,85$; $P=2,68.10^{-11}$), com o oposto ocorrendo para o comprimento do carpo maior (*CCA*), que nos machos variou de 4,7 a 23,8 mm (15,2 \pm 5,4 mm), atingindo tamanho médio mais elevado do que nas fêmeas, que variaram de 5,1 a 13,4 mm (11,7 \pm 1,9 mm) ($t=-9,92$; $P=5,34.10^{-21}$).

Lateralidade e Tipos Quelares

Nos machos, a heteroquelia predominou em 86,9% dos exemplares, com apenas 13,1% sendo homoquelos. O inverso ocorreu com as fêmeas, onde 59,3% são homoquelas e 40,7% heteroquelas. Não houve lateralidade específica para a heteroquelia, tanto nos machos ($HED=45,4\%$ e $HEE=41,5\%$; $X^2=0,22$, $P>0,01$), quanto nas fêmeas ($HED=19,0\%$ e $HEE=21,7\%$; $X^2=0,52$, $P>0,01$) (Tabela I). Nos casos de homoquelia, o *CCA* das fêmeas (11,2 \pm 1,8 mm) foi superior ao dos machos (7,7 \pm 2,2 mm) ($t=-7,29$; $P=8,44.10^{-12}$), sendo esta característica presente nos machos com $CC<16$ mm ($n=17$). O inverso ocorreu para a heteroquelia, quando o *CCA* dos machos (15,2 \pm 5,4 mm) foi superior ao das fêmeas (11,7 \pm 1,9 mm) ($t=-9,92$; $P=5,34.10^{-21}$), com ausência de lateralidade tanto nos machos (Direita: 16,2 \pm 4,8 mm = Esquerda: 16,3 \pm 4,7 mm; $t=0,32$; $P=0,75$) como nas fêmeas (Direita: 12,4 \pm 1,7 mm = Esquerda: 12,4 \pm 1,8 mm; $t=-0,85$; $P=0,40$).

Tabela I. *C. major* (Say, 1818). Estatística sumária dos morfotipos quanto aos quelípodos (*N*, número de animais; %, porcentagem de animais; *HED*, heteroquelia direita; *HEE*, heteroquelia esquerda; *HO*, homoquelia) para cada sexo, assim como os valores de razão de lateralidade (expresso pela divisão do comprimento do carpo direito pelo comprimento do carpo esquerdo; *Mín.*, valor mínimo; *Máx.*, valor máximo; *x*, média; *s*, desvio padrão; e *CV*(%), coeficiente de variação, em porcentagem).

Morfotipos dos quelípodos	Machos						Fêmeas					
	<i>N</i>	%	<i>Mín.</i>	<i>Máx.</i>	<i>x</i> ± <i>s</i>	<i>CV</i> (%)	<i>N</i>	%	<i>Mín.</i>	<i>Máx.</i>	<i>x</i> ± <i>s</i>	<i>CV</i> (%)
<i>HEE</i>	54	41,2	0,47	0,89	0,64 ± 0,11	16,7	65	21,5	0,67	0,89	0,84 ± 0,05	6,0
<i>HO</i>	17	13,0	0,92	1,09	0,99 ± 0,05	4,6	178	58,7	0,90	1,10	0,99 ± 0,05	5,1
<i>HED</i>	60	45,8	1,12	2,48	1,58 ± 0,32	20,0	60	19,8	1,11	1,48	1,21 ± 0,09	7,6
Total	131	100	0,47	2,48	1,11 ± 0,49	44,4	303	100	0,67	1,48	1,00 ± 0,13	13,4

A heteroquelia foi mais evidente nos machos de *C. major*, onde os percentuais de diferença entre os quelípodos na heteroquelia direita (34,4±12,3%) e esquerda (35,7±10,7%) foram cerca de duas vezes maiores do que nas fêmeas (16,8±6,0% e 16,4±5,0%, respectivamente). Apesar disso, houve similaridade entre os percentuais de quelípodo direito e esquerdo maior dentro de cada sexo, confirmando a ausência de lateralidade (machos: $t=0,12$; $P=0,91$; fêmeas: $t=0,04$; $P=0,97$). Mesmo nos exemplares homoquelos ocorreu reduzido percentual de diferença entre os quelípodos (machos: 3,8±2,4%; e fêmeas: 4,3±2,7%), não diferindo entre os sexos ($t=-0,81$; $P=0,42$).

Na tabela I verifica-se que nos casos de homoquelia a razão de lateralidade (*RL*) não diferiu entre os sexos (macho: 0,99±0,05 = fêmea: 0,99±0,05; $t=0,35$; $P=0,98$). Por outro lado, ocorreu variação entre os valores de *RL*, tanto para os animais heteroquelos: quela direita maior (machos: 1,58±0,32 ≠ fêmeas: 1,21±0,09; $t=-8,63$; $P=1,58 \cdot 10^{-12}$); e quela esquerda maior (machos: 0,64±0,11 ≠ fêmeas: 0,84±0,05; $t=12,14$; $P=2,20 \cdot 10^{-16}$).

Esta razão de lateralidade também foi confirmada ao longo das classes de tamanho (*CC*), confirmando os dois morfotipos (homoquelos e heteroquelos) para *C. major*, independente do sexo (Fig. 4). Um reduzido coeficiente de variação para *RL* foi verificado

quando $CC < 10$ mm (machos: 7,2%; e fêmeas: 8,1%), o que se eleva em tamanhos > 10 mm, especificamente nos machos (45,0%), enquanto nas fêmeas o percentual foi três vezes menor (13,6%).

Pelo exposto, os dados indicam que por volta de 10 mm CC a heteroquelia se torna mais evidente para a espécie, especialmente nos machos. Como os dados de crescimento relativo do carpo dos quelípodos maiores evidencia uma alteração da taxa de crescimento entre 15-16 mm CC , pode-se afirmar que a diferenciação dos quelípodos se inicia um pouco antes do tamanho de maturidade, porém, de forma ainda sutil, se exacerbando nos machos a partir do ponto de inflexão.

Crescimento Relativo e Maturidade Sexual Morfológica

As relações CCA vs. CC e ACA vs. CC apresentaram alguma variação quanto ao padrão de crescimento relativo em *C. major*, considerando as diferentes fases de desenvolvimento (vide jovens e adultos – Tabela II).

Para os machos a relação CCA vs. CC (Fig. 2A) evidencia um crescimento alométrico positivo do comprimento do carpo em relação ao tamanho corporal, com linha de tendência em maior declividade (θ) nos jovens ($b=2,02$; $\theta=63,7^\circ$), seguida de ligeira deflexão nos adultos ($b=1,42$; $\theta=54,8^\circ$), com $8,8^\circ$ de inclinação entre as linhas de regressão. No caso da relação ACA vs. CC (Fig. 3A), a altura do carpo também apresentou crescimento alométrico positivo na fase juvenil ($b=1,92$; $\theta=62,5^\circ$), porém, com expressiva redução da taxa de crescimento na fase adulta, quando passou a alométrico negativo ($b=0,77$; $\theta=37,6^\circ$), com declive entre as linhas de regressão de $29,4^\circ$, que foi três vezes superior ao da relação biométrica envolvendo CCA .

Nas fêmeas, o padrão verificado para a relação CCA vs. CC (Fig. 2B) foi distinto daquele obtido para os machos, com um crescimento alométrico positivo para a variável CCA na fase jovem ($b=1,22$; $\theta=50,7^\circ$), passando a um crescimento alométrico negativo na adulta ($b=0,34$; $\theta=18,8^\circ$), com deflexão de $31,9^\circ$ entre as linhas de regressão. O mesmo padrão de alometria foi verificado para a análise da relação ACA vs. CC (Fig. 3B), tanto para as fêmeas juvenis ($b=1,37$; $\theta=53,9^\circ$), quanto para as adultas ($b=0,16$; $\theta=9,1^\circ$), com uma deflexão de $44,8^\circ$, que foi 1,4 vezes superior ao da relação envolvendo CCA . Na tabela II, pode-se perceber que apesar da redução da constante de crescimento do carpo da fase jovem para a

adulta, tanto em comprimento como em altura, o carpo do quelípodo maior nos machos adultos continua crescendo em elevada taxa em comprimento, quando confrontado ao crescimento deste artículo em altura. Nas fêmeas, por sua vez, ocorre redução expressiva do crescimento para estas duas medidas do carpo.

Para a relação *CCA vs. CC*, a intercepção das linhas de regressão (fase jovem e adulta) de cada sexo, resultaram em tamanhos (*CC*) muito próximos para os machos e fêmeas, com 14,9 mm e 16,3 mm, respectivamente. Estes foram muito similares aos tamanhos (*CC*) indicados pela intercepção das regressões reveladas pelas análises da relação *ACA vs. CC*, que foram de 15,0 mm (machos) e 16,2 mm (fêmeas). Assim, percebe-se que os tamanhos estabelecidos se mostraram síncronos independente da variável carpal utilizada (*CCA e ACA*), embora um maior poder discriminante tenha sido obtido com a altura do carpo, devido a maior diferença entre as declividades (*b*) das linhas de regressão (fase jovem e adulta).

Tabela II. *C. major* (Say, 1818). Análises de regressão de cada variável morfométrica: carapaça (*CC*, comprimento), carpo do quelípodo maior (*ACA*, altura; e *CCA*, comprimento) para o total de animais (*N*) de cada sexo e fase de desenvolvimento (*MJ*, machos jovens; *MA*, machos adultos; *MT*, total de machos; *FJ*, fêmeas jovens; *FA*, fêmeas adultas; *FT*, total de fêmeas) e taxa de crescimento alométrico (*CR*, crescimento alométrico, onde: 0, isométrico; +, alométrico positivo; e -, alométrico negativo).

Relação Biométrica	Sexo/ Fase	<i>N</i>	Função Potência ($Y=aX^b$)	R ² (%)	<i>CR</i>	Teste t*
<i>CCA vs. CC</i>	<i>MJ</i>	44	$CCA = 0,062CC^{2,02}$	82,5	+	7,10
	<i>MA</i>	87	$CCA = 0,310CC^{1,42}$	35,2	+	2,02
	<i>MT</i>	131	$CCA = 0,1015CC^{1,82}$	85,8	+	1,83
	<i>FJ</i>	56	$CCA = 0,390CC^{1,22}$	87,8	+	3,81
	<i>FA</i>	247	$CCA = 4,584CC^{0,34}$	10,8	-	-10,47
	<i>FT</i>	303	$CCA = 0,951CC^{0,87}$	74,0	-	-3,72
<i>ACA vs. CC</i>	<i>MJ</i>	44	$ACA = 0,053CC^{1,92}$	83,0	+	6,95
	<i>MA</i>	87	$ACA = 1,152CC^{0,77}$	23,6	-	-2,32
	<i>MT</i>	131	$ACA = 0,161CC^{1,47}$	83,9	+	2,68
	<i>FJ</i>	55	$ACA = 0,198CC^{1,37}$	82,8	+	5,63
	<i>FA</i>	248	$ACA = 5,735CC^{0,16}$	2,1	-	-9,88
	<i>FT</i>	303	$ACA = 0,6518CC^{0,91}$	65,7	-	-3,99

* = $P < 0,01$

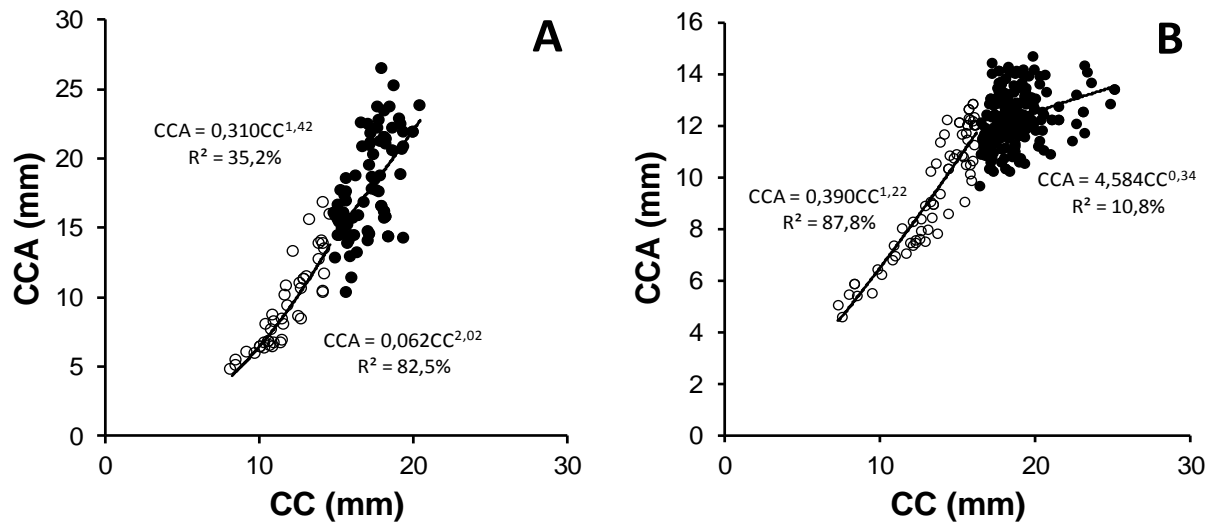


Figura 2. *C. major* (Say, 1818). Relação CCA vs. CC, com análise de regressão para cada sexo (A, machos; e B, fêmeas), nas fases de desenvolvimento (jovem e adulta). Onde: CCA, comprimento do carpo do quelípodo maior; CC, comprimento da carapaça; pontos sem preenchimento, fase jovem; pontos pretos, fase adulta.

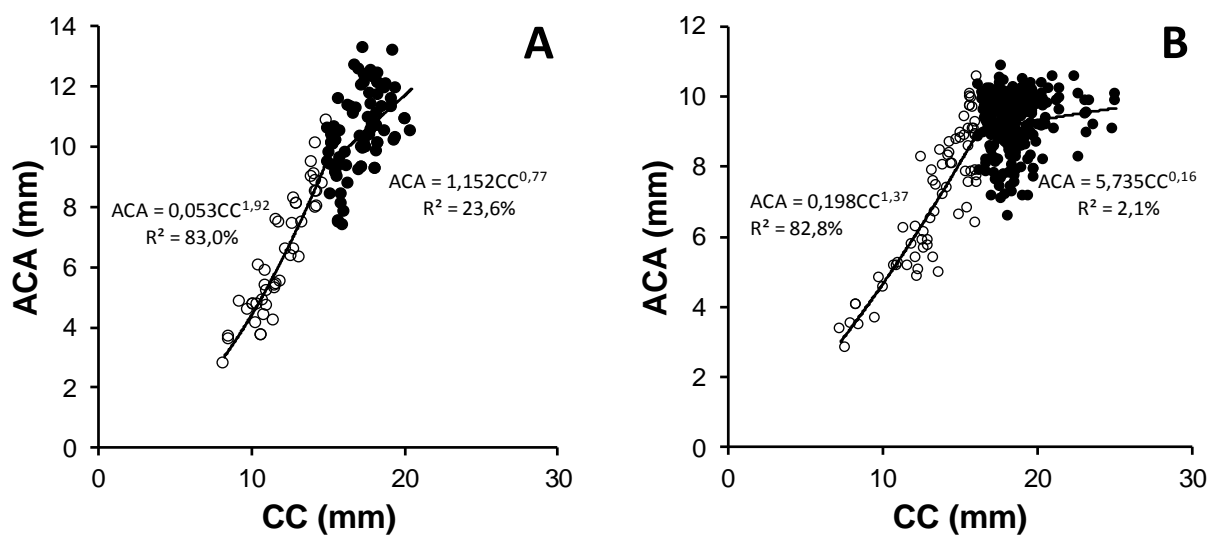


Figura 3. *C. major* (Say, 1818). Relação ACA vs. CC, com análise de regressão para cada sexo (A, machos; e B, fêmeas), nas fases de desenvolvimento (jovem e adulta). Onde: ACA, altura do carpo do quelípodo maior; CC, comprimento da carapaça; pontos sem preenchimento, fase jovem; pontos pretos, fase adulta.

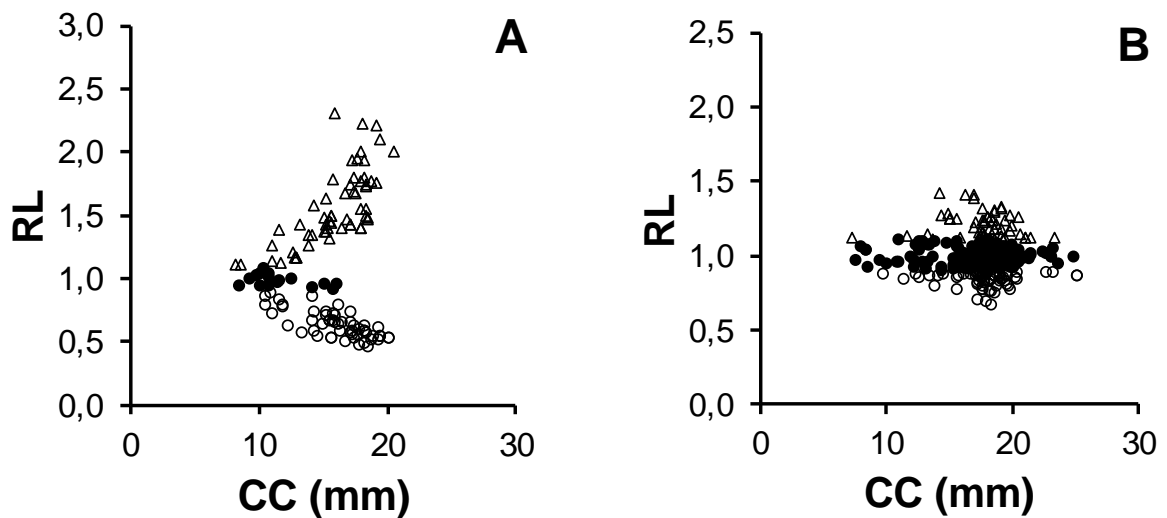


Figura 4. *C. major* (Say, 1818). Relação *RL* vs. *CC*, nos diferentes tipos quelares, em cada sexo (A, machos; e B, fêmeas). Onde: *RL*, razão de lateralidade (comprimento do carpo direito / comprimento do carpo esquerdo); *CC*, comprimento da carapaça; triângulos sem preenchimento, heteroquelia direita (HED); pontos pretos, homoquelia (HO); e pontos sem preenchimento, heteroquelia esquerda (HEE).

Discussão

Alguns trabalhos, já publicados, investigam o crescimento relativo em espécies de Callianassidae (Hailstone & Stephenson, 1961; Rodrigues, 1985; Felder & Lovett, 1989; Berkenbusch & Rowden, 1998; Dworschak, 1998; Nates & Felder, 1999; Hernáez & Wehrtmann, 2007; Alves-Júnior *et al.*, 2014), particularmente quanto às relações biométricas que empregam medidas de artículos do quelípodo pelo tamanho da carapaça. No presente estudo, identificamos um padrão sexual diferenciado de crescimento relativo do carpo do quelípodo para *C. major*, confirmando tratar-se de um caractere sexo-dependente nesta espécie.

Nos machos o crescimento do comprimento dos quelípodos foi alométrico positivo, independente da fase de desenvolvimento (jovem ou adulta), fato que havia sido relatado para esta espécie por Alves-Júnior *et al.* (2014), embora analisando cada sexo separadamente, mas sem distinguir o padrão de cada fase. O padrão alométrico positivo de artículos dos quelípodos também já foi descrito para machos nas duas fases de crescimento (jovens e adultos) de outros calianassídeos, a saber: *Lepidophthalmus louisianensis* (Schmitt, 1935) (=

Callianassa louisianensis) estudada por Felder & Lovett (1989); e *Lepidophthalmus sinuensis* Lemaitre & Rodrigues, 1991, avaliada por Nates & Felder (1999) (Tabela III).

Verificou-se uma diferença marcante entre o crescimento de *CCA* e *ACA*, em relação ao comprimento da carapaça, nos machos de *C. major*, com manutenção de alometria positiva no crescimento do comprimento do carpo (*CCA*), mesmo com a passagem para a fase adulta, enquanto que para a altura (*ACA*), o crescimento nesta fase foi alométrico negativo. Sendo este último padrão pouco comum, anteriormente registrado por Berkenbusch & Rowden (1998) para machos de *Biffarius filholi* (A. Milne-Edwards, 1878) (= *Callianassa filholi*) (vide Tabela III). Para as fêmeas, por outro lado, tanto o comprimento quanto a altura do carpo cresceram mais durante a fase jovem do que na adulta, com redução da taxa de crescimento (alometria negativa).

Um aspecto importante é que os exemplares adultos de *C. major* apresentaram crescimento alométrico negativo quanto a *ACA*, embora apresentando um coeficiente alométrico bem maior nos machos do que nas fêmeas. Rodrigues (1985) e Alves-Júnior *et al.* (2014) analisaram previamente o crescimento relativo do comprimento do própodo quelar (*CP*) em função do tamanho (*CC*) em *C. major*, revelando aspectos interessantes. Rodrigues (1985) relata um crescimento alométrico negativo de *CP* nos jovens (independente do sexo), passando a uma alometria positiva nos machos adultos, inclusive com o estabelecimento de dois morfotipos quelares distintos (“típico”, $b=1,25$; e “puberal”, $b=1,38$), enquanto nas fêmeas a alometria se mantém negativa, mesmo após a maturidade (fase adulta). Já Alves-Júnior *et al.* (2014) verificaram um crescimento alométrico positivo para os dois sexos, embora sem avaliar cada fase de desenvolvimento.

Assim, as informações aqui relatadas para a relação carpal (*CCA* e *ACA*) em relação ao *CC*, para cada sexo de *C. major*, são originais e contribuem ao melhor conhecimento do crescimento desta espécie, apontando variáveis até então não empregadas na estimativa da maturidade sexual nesta espécie. Tal situação justifica o aumento expressivo dos quelípodos dos machos de *C. major* em relação àqueles das fêmeas de mesmo porte (*CC*), já que tais estruturas continuam crescendo em elevada taxa mesmo após a maturidade, fato mais intenso nos machos ($b=1,42$) do que nas fêmeas ($b=0,34$).

A inflexão em um gráfico de crescimento relativo indica o tamanho em que ocorre a muda puberal (maturidade morfológica), que separa os indivíduos jovens (pré-puberais) dos adultos (puberais). Os resultados obtidos evidenciam que tal mudança ocorre em *C. major*

com 15 mm *CC* (machos) e 16 mm *CC* (fêmeas), não evidenciando diferença entre os tamanhos de maturidade sexual obtidos por duas diferentes medidas no carpo do quelípodo (*CCA* e *ACA*). No entanto, uma maior diferença entre as declividades das linhas de regressão jovem e adulta foi verificada para a altura do carpo, mostrando sua maior relevância neste sentido, em relação ao comprimento do carpo. Tais valores de maturidade são próximos aos encontrados por Rodrigues (1985), que registrou uma inflexão no crescimento quelar da espécie entre 11 e 14 mm *CC*, sendo o primeiro tamanho próximo ao de 10 mm *CC*, quando ocorre incremento de machos heteroquelos ($> RL$), enquanto o seguinte é similar aos tamanhos estabelecidos como de maturidade sexual (15 a 16 mm *CC*).

Tabela III. Padrão de crescimento relativo para espécies de Callianassidae. O comprimento da carapaça (*CC*) foi considerado como variável independente e as variáveis dependentes foram: *ACA*, altura do carpo do quelípodo maior; *AP*, altura do própodo do quelípodo maior; *CCA*, comprimento do carpo do quelípodo maior; *CP*, comprimento do própodo do quelípodo maior; *CR*, crescimento relativo, onde: 0, isométrico; +, alométrico positivo; e -, alométrico negativo; e *LP*, largura do própodo do quelípodo maior para machos e fêmeas (*J*, jovens e *A*, adultos).

Espécie	Autor (Ano)	Relação Biométrica	CR Machos		CR Fêmeas	
			<i>J</i>	<i>A</i>	<i>J</i>	<i>A</i>
<i>Biffarius filholi</i>	Berkenbusch & Rowden (1998)	<i>LP vs. CC</i>	+	-	0	-
<i>Lepidophthalmus louisianensis</i>	Felder & Lovett (1989)	<i>LP vs. CC</i>	+	+	+	-
<i>Callichirus garthi</i>	Hernández & Wehrmann (2007)	<i>CP vs. CC</i>	0	+	0	-
<i>Callichirus major</i>	Rodrigues (1985)	<i>CP vs. CC</i>	-	+	-	-
	*Alves-Júnior <i>et al.</i> (2014)	<i>CP vs. CC</i>		+		+
	Presente estudo	<i>CCA vs. CC</i>	+	+	+	-
		<i>ACA vs. CC</i>	+	-	+	-
<i>Callichirus seilacheri</i>	Hernández & João (<i>submetido</i>)	<i>CCA vs. CC</i>	0	+	0	0
<i>Lepidophthalmus sinuensis</i>	Nates & Felder (1999)	<i>AP vs. CC</i>	+	+	+	-
		<i>LP vs. CC</i>	+	+	+	-

*Os autores verificaram crescimento alométrico positivo para os dois sexos, mas não para cada fase de desenvolvimento.

Na Família Callianassidae os jovens (machos e fêmeas) normalmente apresentam crescimento quelar igual ou muito similar. No entanto, depois do tamanho de maturidade, o crescimento dos quelípodos se diferencia entre os sexos, com uma tendência à alometria

positiva (machos) e isometria / alometria positiva nas fêmeas adultas (p. ex., Hailstone e Stephenson, 1961; Rodrigues, 1985; Felder & Lovett, 1989; Nates & Felder, 1999; Hernáez & Wehrtmann, 2007; Hernáez & João, *submetido*). Rodrigues (1985) mencionam que os caracteres sexuais secundários e heteroquelia ocorrem logo a partir da maturidade morfológica, enquanto Felder & Lovett (1989) indicam para a fase jovem uma similaridade no padrão de crescimento relativo nas relações que envolvem medidas de artículos do quelípodo, independente do sexo. Na maturidade é quando o dimorfismo sexual se evidencia, com alterações na taxa de crescimento de algumas estruturas úteis durante a época reprodutiva, particularmente aquelas utilizadas na fixação/proteção da massa de ovos e estrutura dos quelípodos (Hartnoll, 1969; 1978).

Os tipos quelares homoquelos e heteroquelos foram confirmados para *C. major*, embora com frequências distintas entre os sexos. Uma minoria dos machos foi homoquela (n=17), dos quais 82,4% eram jovens (sem diferenciação quelar) e apenas 17,6% adultos. Em contrapartida, machos heteroquelos são comuns em espécies do gênero *Callichirus* (Rodrigues, 1985; Manning & Felder, 1986; 1991; Hernáez & Wehrtmann, 2007; Hernáez & João, *submetido*). Já as fêmeas de *C. major*, são em maioria homoquelas (59,3%), embora as heteroquelas estejam presentes em grande porcentagem (40,7%), o que é uma informação inédita para esta espécie, já que Manning & Felder (1986, 1991) indicam similaridade de tamanho entre os quelípodos dos jovens (ambos os sexos) e das fêmeas adultas, já tendo sido consideradas “quase homoquelas” ou com porte “sutilmente desigual”.

Mesmo com as fêmeas apresentando uma média de tamanho (*CC*) maior do que os machos, os quelípodos atingiram tamanhos menores e uma heteroquelia pouco acentuada. *C. major* não apresentou lateralidade dos quelípodos (*CCA* maior) em qualquer dos sexos, característica verificada, também, em outros calianassídeos, p. ex.: *Lepidophthalmus louisianensis*, estudado por Felder & Lovett, 1989; *Biffarius filholi* por Berkenbusch & Rowden, 1998; *Pestarella tyrrhena* (Petagna, 1792) (= *Callianassa tyrrhena*), por Dworschak, 1998; e *Lepidophthalmus sinuensis*, estudada por Nates & Felder, 1999.

Sabe-se que *C. major* apresenta um forte comportamento agonístico, presente em ambos os sexos, porém mais intenso nos machos durante a época reprodutiva, quando constroem ductos em busca de fêmeas férteis, competindo ativamente entre si (Rodrigues & Hödl, 1990; Rodrigues & Shimizu, 1997). Isto justifica a heteroquelia mais acentuada nos machos, já que se valem de confrontos agonísticos durante a seleção e manipulação da fêmea

durante a cópula, o mesmo para a heteroquelia em fêmeas, que também utilizariam suas quelas em tais combates.

Callichirus major apresenta certo dimorfismo sexual (Rodrigues, 1971; Manning & Felder, 1986, 1991), mesmo que estudos recentes tenham sugerido os machos desta espécie como hermafroditas, tomando como base apenas análises das gônadas (Souza *et al.*, 2017a), embora nenhuma estrutura gonadal tenha confirmado hermafroditismo nas fêmeas (Souza *et al.*, 2017b). Os resultados aqui expostos, confirmam o dimorfismo sexual presente em *C. major*, além de corroborar a ideia de que esta espécie seja gonocórica.

Conclusão

Em *C. major* o crescimento dos quelípodos diferiu entre machos e fêmeas a partir do tamanho de início de maturidade morfológica, entre 15-16 mm CC, quando se evidencia um maior dimorfismo sexual quanto ao tamanho dos quelípodos, com nítida diferença entre jovens e adultos, com maior porte nos machos. Dois morfotipos foram descritos para a espécie quanto ao tamanho dos quelípodos (homoquelos e heteroquelos), característica presente em ambos os sexos, embora a heteroquelia seja mais frequente e evidente nos machos adultos. Os indivíduos de cada sexo não apresentaram lateralidade específica quanto ao quelípodo maior. Por fim, a diferenciação das fêmeas de *C. major* em dois morfotipos (homoquelas e heteroquelas), assim como a existência de machos homoquelos, mesmo que em minoria, são informações inéditas na literatura.

Referências

- Alves-Júnior, F.A., Feitosa, F.A.N & Araújo, M. 2014. Crescimento alométrico de *Callichirus major* (Say 1818) (Crustacea: Callianassidae) em uma praia arenosa do nordeste brasileiro. *Tropical Oceanography*, **42**: 13-21.
- Berkenbusch, K. & Rowden, A.A. 1998. Population dynamics of the burrowing ghost shrimp *Callianassa filholi* on an intertidal sandflat in New Zealand (Decapoda: Thalassinidea). *Ophelia*, **49**(1): 55-69.

- Dworschak, P.C. 1998. Observations on the biology of the burrowing mud shrimps *Callianassa tyrrehena* and *C. candida* (Decapoda: Thalassinidea). *Journal of Natural History*, **32**: 1535-1548.
- Dworschak, P.C., Felder, D.L. & Tudge, C.C. 2012. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea). In: *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology – The Crustacea* (F.R. Schram, J.C. Vaupel Klein, eds.), pp. 109-219. Leiden, Brill.
- Felder, D.L. & Lovett, D.L. 1989. Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callianassa louisianensis* Schmitt, 1935. *Journal of Crustacean Biology*, **9**(4): 540-553.
- Hailstone, T.S. & Stephenson, W. 1961. The biology of *Callianassa (Trypaea) australiensis* Dana, 1852 (Crustacea, Thalassinidea). *University of Queensland papers, Department of Zoology*, **1**(12): 259-285.
- Hartnoll, R.G. 1969. Mating in the Brachyura. *Crustaceana*, **69**(2):161-181.
- Hartnoll, R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, **27**(2): 151-156.
- Hartnoll, R.G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, **34**(3): 281-293.
- Hartnoll, R.G. 1982. Growth. In: *The biology of Crustacea – Embryology, Morphology and Genetics* (L.G. Abele, ed.), pp. 111-196. Academic Press, New York.
- Hartnoll, R.G. 2012. Relative growth: description and analysis. In: *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology – The Crustacea* (F.R. Schram, J.C. & von Vaupel Klein, eds.), pp. 365-401. Leiden, Brill.
- Hay, W.P. & Shore, C.A. 1918. The decapod crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*, **35**: 371-475.
- Hernández, P. & Wehrtmann, I.S. 2007. *Population biology* of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical*, **55**(1): 141-152.

- Huxley, J.S. 1950. Relative growth and form transformation. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **137**: 465-469.
- Labadie, L.V. & Palmer, A.R. 1996. Pronounced heterochely in the ghost shrimp, *Neotrypaea californiensis* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae): Allometry, inferred function and development. *Journal of Zoology*, **240**: 659-675.
- Lee, S.Y. & Seed, R. 1991. Ecological implications of cheliped size in crabs: some data from *Carcinus muenus* and *Liocarcinus holsatus*. *Marine Ecology Progress Series*, **84**: 151-160.
- Lee, S.Y. 1995. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **193**: 161-176.
- Lemaitre, R. & Rodrigues, S.A. 1991. *Lepidophthalmus sinuensis*: A new species of ghost shrimp (Decapoda, Thalassinidea, Callianassidae) of importance to the commercial culture of penaeid shrimps on the Caribbean coast of Colombia, with observations on its ecology. *Fishery Bulletin*, **89**: 623-630.
- Manning, R.B. & Felder D.L. 1986. The status of the callianassid genus *Callichirus* Stimpson, 1866 (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **99**: 437-443.
- Manning, R.B. & Felder, D.L. 1991. Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **104**: 764-792.
- Mariappan, P., Balasundaram, C. & Schmitz, B. 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of Biosciences*, **25**(3): 301-313.
- Melo, G.A.S. 1999. *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea*. Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo.
- Milne-Edwards, A. 1878. Additions à la famille des Thalassiens. *Bulletin des Sciences*, **7**: 110-115.
- Nates, S.F. & Felder, D.L. 1999. Growth and maturation of the ghost shrimp *Lepidophthalmus sinuensis* Lemaitre and Rodrigues, 1991 (Crustacea, Decapoda, Callianassidae), a burrowing pest in penaeid shrimp culture ponds. *Fisheries Bulletin*, **97**: 526-541.

- Pardal-Souza, A.L. & Pinheiro, M.A.A. 2013. Relative growth and reproduction in *Achelous spinicarpus* (Crustacea: Portunidae) on the south-eastern continental shelf of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **93**(3): 667-674.
- Pinheiro, M.A.A. & Fransozo, A. 1998. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda: Brachyura: Portunidae), in the Ubatuba litoral, São Paulo State, Brazil. *Crustaceana*, **71**(4): 434-452.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em <http://www.R-project.org>. Acesso em: 12/07/2017.
- Rodrigues, S.A. 1971. Mud shrimps of the genus *Callianassa* Leach from the Brazilian coast (Crustacea, Decapoda). *Arquivos de Zoologia*, **20**: 191-223.
- Rodrigues, S.A. 1976. Sobre a reprodução, embriologia e desenvolvimento larval de *Callichirus major* Say, 1818 (Crustacea, Decapoda Thalassinidea). *Boletim de Zoologia*, **1**: 85-104.
- Rodrigues, S.A. 1985. Sobre o crescimento relativo de *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Boletim de Zoologia*, **9**: 195-211.
- Rodrigues, S.A. & Hödl, W. 1990. Burrowing behaviour in the ghost shrimps *Callichirus major* and *C. mirim*. *Wissenschaftlichen Film*, **41**: 48-58.
- Rodrigues, S.A. & Shimizu, R.M. 1997. Autoecologia de *Callichirus major* (Say, 1818). *Oecologia brasiliensis*, **3**: 155-170.
- Say, T. 1817–1818. An account of the Crustacea of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences at Philadelphia*, **1**: 235-253.
- Schmitt, W.L. 1935. Mud shrimps of the Atlantic coast of North America. *Smithsonian Miscellaneous Contributions*, **93**: 1-21.
- Shimoda, K., Wardiatno, Y., Kubo, K. & Tamaki, A. 2005. Intraspecific behaviors and major cheliped sexual dimorphism in three congeneric callianassid shrimps. *Marine Biology*, **146**: 543-557.
- Sokal, R.R. & Rohlf, T.J. 2003. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York.

- Somerton, D.A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**: 1488-1494.
- Somerton, D.A. & Macintosh, R.A. 1983. The size at sexual maturity of blue king crab, *Paralithodes platypus*, in Alaska. *Fishery Bulletin*, **81**: 621-628.
- Souza, T.L., Braga, A.A., López-Greco, L.S. & Nunes, E.T. 2017a. Functional morphology of the male reproductive system in *Callichirus major* (Crustacea: Decapoda: Axiidea): Evidence of oocytes in the gonad. *Acta Zoologica*, **119**: 1-10.
- Souza, T.L., Braga, A.A., López-Greco, L.S. & Nunes, E.T. 2017b. Dynamics of oogenesis in ghost shrimp *Callichirus major* (Crustacea: Axiidea): a morphofunctional and histochemical study. *Acta Histochemica*, **119**: 769-777.

CONCLUSÕES GERAIS

O camarão-fantasma *Callichirus* registrado na costa brasileira se mostrou morfológicamente distinto de *Callichirus major* da América do Norte, localidade tipo. As principais diferenças foram relatadas quanto ao rosto, primeiro par de pereiópodos e telso destes animais, sendo tais evidências suficientes para a separação dos táxons. Propusemos, assim, um novo nome para a espécie do gênero *Callichirus* que ocorre desde o estado do Pará até Santa Catarina (*C. brasiliensis* sp. nov.), em substituição ao nome atualmente em vigor (*C. major*), embora, na presente dissertação, tenhamos optado por manter a nomenclatura *Callichirus major* para os espécimes do Brasil, em capítulos não relacionados à taxonomia.

A morfologia das aberturas genitais e pleópodos 1 e 2, demonstrou uma diferença sexual clara entre machos e fêmeas, por mais que estas últimas tenham apresentado gonóporos vestigiais nas coxas do quinto pereiópodo, eles não foram funcionais, uma vez que em todas as fêmeas essas aberturas extras estiveram fechadas e não conectadas aos órgãos reprodutivos. Nenhum macho apresentou gonóporo feminino, sendo a localização e formato das aberturas genitais, constantes tanto em juvenis quanto adultos de ambos os sexos. Os machos apresentaram durante todo seu crescimento, primeiro e segundo pares de apêndice abdominal reduzidos que nunca estiveram cobertos por cerdas, diferentemente dos pleópodos bem desenvolvidos das fêmeas, os quais apresentam cerdas próximo ao período reprodutivo. Mesmo que os machos (juvenis e adultos) tenham apresentado um traço de gônada feminina, a ovoposição parece não ocorrer nestes indivíduos e nenhuma fêmea apresentou traço masculinizado quanto as suas gônadas.

As relações de crescimento entre o comprimento do carpo e o comprimento da carapaça, e entre a altura do carpo e o comprimento da carapaça, se mostraram eficientes para a definição do tamanho de maturidade sexual, que foi síncrono para a espécie (15 e 16 mm CC, para as fêmeas e machos, respectivamente). Cada fase (juvenil e adulta) apresentou um padrão de crescimento distinto entre os sexos, sendo que os quelípodos maiores dos machos, crescem sempre em maior taxa de crescimento (b) do que nas fêmeas. Mesmo que os dois tipos quelares (homoquelia e heteroquelia) tenham sido confirmados nos dois sexos, os dados de crescimento relativo justificam a acentuada heteroquelia predominante nos machos, em contraste com a homoquelia ou heteroquelia menos acentuada ocorrente nas fêmeas.

Considerando todas as evidências de dimorfismo sexual, podemos afirmar que *C. major* ao longo do litoral brasileiro (= *C. brasiliensis* sp. nov.), além de ser uma espécie distinta de *C. major* da América do Norte, apresenta um sistema sexual gonocórico, sem provas de um hermafroditismo funcional, que poderia ser uma estratégia sexual alternativa, fato que necessita ser melhor investigado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrunhosa FA, Arruda DCB, Simith DJB, Palmeira CAM. 2008. The importance of feeding in the larval development of the ghost shrimp *Callichirus major* (Decapoda: Callianassidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 80(3):445-453.
- Alves-Júnior FA, Feitosa FAN, Araújo M. 2014. Crescimento alométrico de *Callichirus major* (Say 1818) (Crustacea: Callianassidae) em uma praia arenosa do nordeste brasileiro. *Tropical Oceanography* 42:13-21.
- Atkinson RJA, Taylor AC. 2004. Aspects of the biology and ecophysiology of thalassinidean shrimps in relation to their burrow environment. In: Tamaki A, editor. *Proceedings of the International Symposium on the ecology of large bioturbators in tidal flats and shallow sublittoral sediments — from individual behavior to their role as ecosystem engineers*. Nagasaki: Nagasaki University, p 45-52.
- Berkenbusch K, Rowden AA. 1998. Population dynamics of the burrowing ghost shrimp *Callianassa filholi* on an intertidal sandflat in New Zealand (Decapoda: Thalassinidea). *Ophelia* 49(1):55-69.
- Bertics VJ, Sohm JA, Treude T, Chow CET, Capone DG, Fuhrman JA, et al. 2010. Burrowing deeper into benthic nitrogen cycling: the impact of bioturbation on nitrogen fixation coupled to sulfate reduction. *Marine Ecology Progress Series* 409:1-15.
- Bilodeau AL, Felder DL, Neigel JE. 2005. Multiple paternity in the thalassinidean ghost shrimp, *Callichirus islagrande* (Crustacea, Decapoda, Callianassidae). *Marine Biology* 146:381-385.
- Candisani LC, Sumida PYG, Pires-Vanin AMS. 2001. Burrow morphology and mating behaviour of the thalassinidean shrimp *Upogebia noronhensis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81:799-803.
- Coelho VRA, Cooper RA, Rodrigues SA. 2000. Burrow morphology and behavior of the mud shrimp *Upogebia omissa* (Decapoda Thalassinidea: Upogebiidae). *Marine Ecology Progress Series* 200:229-240.
- Dworschak PC. 1998. Observations on the biology of the burrowing mud shrimps *Callianassa tyrrhena* and *C. candida* (Decapoda: Thalassinidea). *Journal of Natural History* 32:1535-1548.

- Dworschak PC, Felder DL, Tudge CC. 2012. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea). In: Schram FR, Vaupel Klein JC, Forest J, Charmantier-Daures M, editors. Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology: The Crustacea. Leiden: Brill, p 109-219.
- Felder DL. 2001 Diversity and ecological significance of deep-burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of Americas (Decapoda: Thalassinidea). *Interciencia* 26:440-449.
- Felder DL, Lovett DL. 1989. Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callinassa louisianensis* Schmitt, 1935. *Journal of Crustacean Biology* 9(4):540-553.
- Felgenhauer BE. 1992. External anatomy and intergumentary structures. In: Harrison FW, Huvies AG, editors. Microscopic anatomy of invertebrates, 10. Decapod Crustacea. New York: Wiley-Liss, p 7-43.
- Griffis RB, Suchanek TH. 1991. A model of burrow architecture and trophic modes in thalassinidean shrimp (Decapoda: Thalassinidea). *Marine Ecology Progress Series* 79:171-183.
- Hailstone TS, Stephenson W. 1961. The biology of *Callinassa (Trypaea) australiensis* Dana, 1852 (Crustacea, Thalassinidea). University of Queensland papers, Department of Zoology 1(12):259-285.
- Hartnoll RG. 1982. Growth. In: Abele LG, editor. The biology of Crustacea – Embryology, Morphology and Genetics. New York: Academic Press, p 111-196.
- Hay WP, Shore CA. 1918. The decapod crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 35:371-475.
- Hernández P. 2014. Estado taxonômico e história de vida de *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) na costa do Pacífico Leste: ecologia reprodutiva em ambientes tropicais e relação entre a abundância e a variabilidade latitudinal dos atributos populacionais na costa do Chile. PhD Thesis. Universidade de São Paulo, Department of Biology. 156 pages.
- Hernández P, Granda-Rodríguez H, Rio JPP, Pinheiro MAA. 2018. Morphological remarks in the ghost shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Callianassidae). *Boletim do Instituto de Pesca* 44(1): 00-00.

- Hernández P, Wehrtmann IS. 2007. Population biology of the burrowing shrimp *Callinectes seilacheri* (Decapoda: Callinassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical* 55:141–52.
- Kang BJ, Nanri T, Lee JM, Saito H, Han C-H, Hatakeyama M, et al. 2008. Vitellogenesis in both sexes of gonochoristic mud shrimp, *Upogebia major* (Crustacea): Analyses of vitellogenin gene expression and vitellogenin processing. *Comparative Biochemistry and Physiology* 149(B):589-598.
- Komai T, Lin FJ, Chan TY. 2010. Five new species of Axiidae (Crustacea: Decapoda: Axiidea) from deep-water off Taiwan, with description of a new genus. *Zootaxa* 2352:1-28.
- Labadie LV, Palmer AR. 1996. Pronounced heterochely in the ghost shrimp, *Neotrypaea californiensis* (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae): Allometry, inferred function and development. *Journal of Zoology* 240:659-675.
- Lin FJ, Ngoc-Ho N, Chan TY. 2001. A new species of mud-shrimp of the genus *Upogebia* Leach, 1814 from Taiwan (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae). *Zoological Studies* 40:199-203.
- Melo, G.A.S. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea. São Paulo: Editora Plêiade/FAPESP. 551pages.
- Nates SF, Felder DL. 1999. Growth and maturation of the ghost shrimp *Lepidophthalmus sinuensis* Lemaitre and Rodrigues, 1991 (Crustacea, Decapoda, Callinassidae), a burrowing pest in penaeid shrimp culture ponds. *Fisheries Bulletin* 97:526-541.
- Ngoc-Ho N. 2005. Thalassinidea (Crustacea, Decapoda) from French Polynesia. *Zoosystema* 27(1):47-83.
- Peiró DF. 2012. Status taxonômico de *Callinectes major* (Say, 1818) *sensu lato* (Crustacea, Decapoda, Axiidea, Callinassidae) da costa brasileira: taxonomia, sistemática molecular, biologia populacional e reprodutiva. Ph.D. Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo. 158 pages.
- Pohl ME. 1946. Ecological observations on *Callinassa major* Say, at Beaufort, North Carolina. *Ecology* 27:71-80.

- Posey M, Dumbauld B, Armstrong D. 1991. Effects of a burrowing mud-shrimp, *Upogebia pugettensis* (Dana), on abundances of macroinfauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148:283-294.
- Rodrigues SA. 1971. Mud shrimps of the genus *Callianassa* Leach from the Brazilian coast (Crustacea, Decapoda). *Arquivos de Zoologia* 20: 191-223.
- Rodrigues SA. 1983. Aspectos da Biologia de Thalassinidea do Atlântico Tropical Americano. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB/USP). 145 pages.
- Rodrigues, S.A. 1985. Sobre o crescimento relativo de *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Boletim de Zoologia*, **9**: 195-211.
- Rodrigues SA, Shimizu RM. 1997. Autoecologia de *Callichirus major* (Say, 1818). *Oecologia brasiliensis* 3:155-170.
- Sakai K. 1984. A new record of *Upogebia spinifrons* (Haswell, 1882) (Decapoda, Thalassinidea) from Naruto, Japan, showing possible hermaphroditism. *Crustaceana* 47:209-214.
- Sakai K. 2014. On emphasizing the stabilization of the names of the infraorders of ghost shrimps, Thalassinidea Latreille, 1831 and Callianassidea Dana, 1852 (Decapoda, Pleocyemata). *Crustaceana* 87:1738-1741.
- Shimoda K, Wardiatno Y, Kubo K, Tamaki A. 2005. Intraspecific behaviors and major cheliped sexual dimorphism in three congeneric callianassid shrimps. *Marine Biology*, 146:543-557.
- Souza JRB, Borzone CA. 2003. A extração de corrupto, *Callichirus major* (Say) (Crustacea, Thalassinidea), para uso como isca em praias do litoral do Paraná: as populações exploradas. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(4):625-630.
- Souza TL, Braga AA, López-Greco LS, Nunes ET. 2017a. Functional morphology of the male reproductive system in *Callichirus major* (Crustacea: Decapoda: Axiidea): Evidence of oocytes in the gonad. *Acta Zoologica* 119:1-10.
- Souza TL, Braga AA, López-Greco LS, Nunes ET. 2017b. Dynamics of oogenesis in ghost shrimp *Callichirus major* (Crustacea: Axiidea): a morphofunctional and histochemical study. *Acta Histochemica* 119:769-777.

- Staton JL, Felder DL. 1995. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callichirus* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in the western Atlantic and Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 56:523-536.
- Subramoniam T. 2017. *Sexual Biology and Reproduction in Crustaceans*. United States: Academic Press. 526 pages.
- Tamaki A, Tanoue H, Itoh J, Fukuda Y. 1996. Brooding and larval developmental periods of the callianassid ghost shrimp, *Callianassa japonica* (Decapoda: Thalassinidea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76:675-689.
- Tamaki A, Itoh J, Kumiko K. 1999. Distributions of three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) in intertidal habitats along an estuary to open-sea gradient in western Kyushu, Japan. *Crustacean Research* 28:37-51.
- Ziebis W, Forster S, Huettel M, Jørgensen B. 1996. Complex burrows of the mud shrimp *Callianassa truncata* and their geochemical impact in the sea bed. *Nature* 382:619-622.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: TAXONOMIA, MORFOLOGIA REPRODUTIVA E CRESCIMENTO RELATIVO NO CAMARÃO-FANTASMA *CALLICHIRUS MAJOR* (SAY, 1818) (DECAPODA: CALLIANASSIDAE), NO SUDESTE DO BRASIL

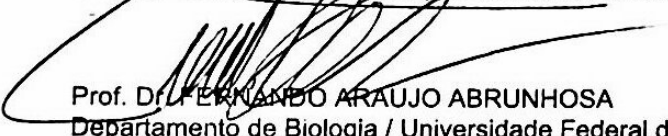
AUTORA: JULIANA PRISCILA PIVA RIO

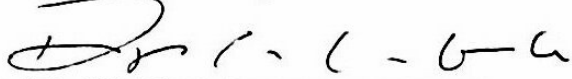
ORIENTADOR: MARCELO ANTONIO AMARO PINHEIRO

COORIENTADOR: PATRICIO ALEJANDRO HERNÁEZ BOVÉ

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em BIODIVERSIDADE AQUÁTICA, área: BIODIVERSIDADE pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. MARCELO ANTONIO AMARO PINHEIRO
Instituto de Biociências / Câmpus do Litoral Paulista / UNESP


Prof. Dr. FERNANDO ARAUJO ABRUNHOSA
Departamento de Biologia / Universidade Federal do Pará


Prof. Dr. ROGERIO CAETANO DA COSTA
Faculdade de Ciências de Bauru - Câmpus de Bauru / UNESP

São Vicente, 19 de fevereiro de 2018