

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta
tese será disponibilizado
somente a partir de 29/11/2025.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP

Instituto de Biociências – Campus de Botucatu

Pós-graduação em Ciências Biológicas - Zoologia

**CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DO SISTEMA REPRODUTOR DE
MACHOS DE CARANGUEJOS DE ÁGUA DOCE DA FAMÍLIA
PSEUDOTHELPHUSIDAE (MALACOSTRACA: DECAPODA: BRACHYURA)**

FRANCINILDA DE ARAUJO PEREIRA

Orientador: Prof. Dr. William R. A. Santana

Coorientador: Prof. Dr. Fernando José Zara

Botucatu

2025

FRANCINILDA DE ARAUJO PEREIRA

**CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DO SISTEMA REPRODUTOR DE
MACHOS DE CARANGUEJOS DE ÁGUA DOCE PSEUDOTHELPHUSIDAE
(MALACOSTRACA: DECAPODA: BRACHYURA)**

Tese apresentada à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Botucatu, como pré-requisito para obtenção do título de Doutora em Zoologia. Sob a orientação do Prof. Dr. William R. A. Santana. Coorientação do Prof. Dr. Fernando José Zara.

Botucatu

2025

P436c Pereira, Francinilda de Araujo
Caracterização morfológica do sistema reprodutor de machos de caranguejos de água doce da família Pseudothelphusidae (Malacostraca: Decapoda: Brachyura) / Francinilda de Araujo Pereira. -- Botucatu, 2025
99 p.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu
Orientador: William Ricardo Amâncio Santana
Coorientador: Fernando José Zara

1. Zoologia. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Caracterização morfológica do sistema reprodutor de machos de caranguejos de água doce da família Pseudothelphusidae (Malacostraca: Decapoda: Brachyura)

AUTORA: FRANCINILDA DE ARAUJO PEREIRA

ORIENTADOR: WILLIAM RICARDO AMÂNCIO SANTANA

COORIENTADOR: FERNANDO JOSÉ ZARA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ciências Biológicas (Zoologia), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. WILLIAM RICARDO AMÂNCIO SANTANA (Participação Virtual)
Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens / Universidade Regional do Cariri - URCA

Profa. Dra. DANIELA CARVALHO DOS SANTOS (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Estrutural e Funcional / Instituto de Biociências de Botucatu - Unesp

Profa. Dra. JÉSSICA COLAVITE (Participação Virtual)
Museu de Zoologia / Universidade de São Paulo - USP

Prof. Dr. DANIEL JOSÉ MARCONDES LIMA (Participação Virtual)
Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens / Universidade Regional do Cariri - URCA

Prof. Dr. ALLYSSON PONTES PINHEIRO (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / Universidade Regional do Cariri

Botucatu, 29 de novembro de 2024

FLÁVIA DANIELI MARTINS GODINHO
Assistente Técnico Administrativo I da Seção Técnica de Pós-Graduação
Instituto de Biociências de Botucatu – UNESP

Ao meu filho, Paulo Rafael Araujo Dias.

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Doutor William Santana, pela disponibilidade em me orientar na construção desta tese.

Ao Professor Doutor Fernando José Zara, pelo apoio, incentivo, dedicação e empenho na construção deste trabalho.

Ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará - Campus Crato, pelo incentivo e apoio. Às minhas amigas Gabriela Liberalino, Angelica Luna e Cristiane Lima, por me apoiarem de forma incondicional desde sempre.

Ao Laboratório de Crustáceos do Semiárido Nordestino da Universidade Regional do Cariri - Urca – Crato, na pessoa do Professor Doutor Allysson Pinheiro e dos meus companheiros de coleta, Carlito, Paulo Henrique e Carlos.

Ao Laboratório de Sistemática Zoológica LSZ da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Campus de Botucatu, representado aqui por Jéssica Colavite, que foi generosa, companheira e cumpriu na íntegra o seu papel de amiga e pesquisadora. Em nome dela, agradeço a todos os pesquisadores.

Ao Laboratório de Morfologia de Invertebrados IML – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Campus de Jaboticabal, em nome da Márcia, que tanto me ajudou e ensinou durante esses anos, e de todos os companheiros: Maria Alice, Lucas e Bárbara, por terem me acolhido tão bem, pelo apoio e ajuda.

À minha irmã, Francilda Araujo, à minha mãe, Hilda Araujo, à minha tia Irene e à família, por tudo. A toda a minha família, que esteve comigo desde sempre e segurou minha mão desde que abracei este projeto.

À Talita Régia e ao Ivan Junior, por terem partilhado comigo essa jornada com tanto amor e cuidado.

A quem me acolheu em Botucatu, esta tese tem um pouco de cada um de vocês. Destaco o Professor Doutor Raoul Henri e a Professora Daniela Carvalho, quem admiro em todas as dimensões, humana e acadêmica.

Aos meus amigos de Botucatu, representados por Joana Darc Gifone, Maria Luiza Figueiredo, Mari, Wanderson, Diones, Sidinara Caye, Silvia Cercal, Lurdinha Lossi e José Alberto Corulli.

À Maria do Carmo e à sua família, por me acolherem tão bem em Jaboticabal, expressarem cuidado e torcerem por mim em todos os momentos.

A Deus, simplesmente, por tudo e sempre, por manter acesa a minha fé nos momentos mais difíceis. Ele foi o socorro presente. A todos os outros que participaram direta ou indiretamente deste trabalho e que, porventura, não foram listados. Muito obrigada! Eu não teria chegado até aqui sem vocês.

RESUMO

O presente trabalho descreve o sistema reprodutor masculino (SRM) das espécies *Fredius ibiapaba*, *Kingsleya attenboroughi* e *Rodriguezus garmani*, com foco na anatomia, histologia e ultraestrutura das vias de secreção. Além disso, foram analisadas a ultraestrutura dos espermatóforos e espermatozoides dessas três espécies, incluindo também *Kingsleya sp. nov.* e *Melothelphusa apiaka*, com o objetivo de identificar um padrão para a família desses animais, que são raros na natureza. Os pseudotelfusídeos analisados apresentam o padrão típico de Brachyura, com um órgão bilateral em formato de “H”, formado por um par de testículos conectados a um par de vasos deferentes (VD). Estes são extremamente delgados e pouco volumosos, divididos arbitrariamente em três regiões: anterior (AVD), mais convoluta; média (MVD); e posterior (PVD), ligeiramente mais volumosa e menos convoluta. Não foram observadas glândulas acessórias ou cecos em qualquer região dos VD dessas espécies. Os testículos dos pseudotelfusídeos são do tipo tubular modificado, apresentando características mistas de testículos tubulares e lobulares. Os VD são tubos simples e contínuos, com epitélio colunar, e não apresentam diferenças histológicas e histoquímicas entre suas três regiões. O fluido seminal desses caranguejos é composto por duas secreções glicoproteicas: a secreção do tipo 1, na qual os espermatozoides estão imersos, e a secreção globular do tipo 2, menos abundante na AVD. Essa secreção granular é característica da família e ocorre em todos os gêneros estudados. A ultraestrutura das células dos VD é tipicamente secretora do tipo merócrino, rica em retículo endoplasmático rugoso e complexo de Golgi, responsáveis pela produção de glicoproteínas. Essas glicoproteínas são armazenadas em pequenas vesículas de secreção eletrolúcida e eletrodensa, sendo liberadas por exocitose. O pequeno número de vesículas encontradas ao longo do polo apical da célula sugere que a exocitose desde o complexo de Golgi ocorre de maneira rápida e contínua. O fluido seminal é simples e granular, e não há glândulas acessórias em nenhuma região dos VD. Todas as espécies estudadas

apresentaram espermatóforos predominantemente cleitospérmicos. Os espermatozoides das cinco espécies compartilham um padrão comum em Brachyura, caracterizado por um opérculo imperfurado, uma região subopercular menos eletrodensa abaixo do opérculo e a ausência de botão apical. A vesícula acrossomal é esférica ou elíptica, com zonas acrossomais concêntricas e parcialmente envolvida pelo núcleo, além de braços radiais. Essa vesícula é composta por quatro zonas: interna, zona acrossomal raiada, externa e periférica. As análises ultraestruturais apresentadas neste estudo poderão ampliar a compreensão e preencher lacunas nas relações de parentesco entre as famílias de caranguejos de água doce, contribuindo para o avanço do conhecimento sobre sua biologia reprodutiva. Os resultados indicam que os pseudotelfusídeos possuem características bastante distintas em comparação com os caranguejos de água doce do Novo Mundo pertencentes à família Trichodactylidae. Além disso, este estudo tem potencial para servir como base para futuras pesquisas e para a implementação de medidas de conservação e proteção das localidades-tipo de ocorrência dessas espécies.

Palavras-chave: conservação, morfologia, espermatozoide, espermatóforo, reprodução, Pseudothelphusidae

ABSTRACT

The present study describes the male reproductive system (MRS) of the species *Fredius ibiapaba*, *Kingsleya attenboroughi*, and *Rodriguezus garmani*, focusing on the anatomy, histology, and ultrastructure of the secretory pathways. Additionally, the ultrastructure of the spermatophores and spermatozoa of these three species was analyzed, also including *Kingsleya* sp. nov. and *Melothelphusa apiaka*, aiming to identify a pattern for the family of these animals, which are rare in nature. The pseudotelfusids analyzed exhibit the typical Brachyura pattern, with a bilateral H-shaped organ formed by a pair of testes connected to a pair of vas deferens (VD). They are extremely thin and small in volume, arbitrarily divided into three regions: anterior (AVD), more complicated; medium (MVD); and posterior (PVD), slightly more voluminous and less complicated. No accessory glands or caeca were observed in any VD region of these species. The testes of pseudothelphusids are of the modified tubular type, exhibiting mixed characteristics of tubular and lobular testes. The VD are simple and continuous tubes with columnar epithelium, showing no histological or histochemical differences among their three regions. The seminal fluid of these crabs is composed of two glycoprotein secretions: type 1 secretion, in which the spermatozoa are immersed, and the globular type 2 secretion, less abundant in the AVD. This granular secretion is characteristic of the family and occurs in all studied genera. The ultrastructure of VD cells is typically merocrine-secretory, rich in rough endoplasmic reticulum and Golgi complex, responsible for glycoprotein production. These glycoproteins are stored in small electrolucent and electron-dense secretion vesicles and are released by exocytosis. The small number of vesicles found along the apical pole of the cell suggests that exocytosis from the Golgi complex occurs rapidly and continuously. The seminal fluid is simple and granular, and there are no accessory glands in any VD region. All studied species exhibited predominantly cleistospermatic spermatophores. The spermatozoa of the five species share a common pattern in Brachyura,

characterized by an imperforate operculum, a subopercular region less electron-dense below the operculum, and the absence of an apical button. The acrosomal vesicle is spherical or elliptical, with concentric acrosomal zones and partially enveloped by the nucleus, in addition to radial arms. This vesicle is composed of four zones: internal, radial acrosomal zone, external, and peripheral. The ultrastructural analyses presented in this study may enhance the understanding and fill gaps in the phylogenetic relationships among freshwater crab families, contributing to advances in knowledge about their reproductive biology. The results indicate that pseudothelphusids possess quite distinct characteristics compared to freshwater crabs of the New World belonging to the family Trichodactylidae. Furthermore, this study has the potential to serve as a foundation for future research and for the implementation of conservation and protection measures for the type localities where these species occur.

Keywords: conservation, morphology, spermatozoa, histology, spermatophore, reproduction, Pseudothelphusidae

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Localização das áreas de coleta de <i>Fredius ibiapaba</i> (Santos et al., 2020), <i>Kingsleya attenboroughi</i> (Pinheiro & Santana, 2016) e <i>Rodriguezus garmani</i> (Rathbun, 1898).....	29
Figura 2 - Desenho esquemático do Sistema Reprodutor Masculino de <i>F. ibiapaba</i> e <i>K. attenboroughi</i>	32
Figura 3 - Anatomia do sistema reprodutor masculino (SRM) dos pseudotelfusídeos <i>F. ibiapaba</i> e <i>K. attenboroughi</i>	34
Figura 4 – Padrão geral da histologia dos testículos, espermatogênese e espermiogênese <i>Fredius ibiapaba</i> , <i>K.attenboroughi</i> e <i>Rodriguezus garmani</i>	37
Figura 5 – Variação do diâmetro nuclear das células germinativas.....	38
Figura 6 - Histologia do sistema reprodutor masculino de <i>Fredius biapaba</i> , <i>Kingsleya attenboroughi</i> e <i>Rodriguezus garmani</i>	40
Figura 7 – Histoquímica da PVD em pseudotelfusídeos.....	42
Figura 8– Ultraestrutura da PVD em pseudotelfusídeos <i>Kingsleya attenboroughi</i>	44
Figura 9 – Ultraestrutura das secreções seminais em pseudotelfusídeos.....	46
Figura 10 – Localização das áreas de coleta de <i>Fredius ibiapaba</i> , <i>Kingsleya attenboroughi</i> , <i>Rodriguezus garmani</i> , <i>Kingsleya</i> sp. nov. e <i>Melothelphusa apiaka</i> (Pedraza et al., 2016).....	61
Figura 11 – Ultraestrutura dos espermatóforos e dos espermatozoides de <i>Fredius ibiapaba</i>	65
Figura 12 – Ultraestrutura dos espermatóforos e dos espermatozoides de <i>Kingsleya attenboroughi</i>	67
Figura 13 – Ultraestrutura dos espermatóforos e dos espermatozoides de <i>Rodriguezus garmani</i>	69
Figura 14 – Ultraestrutura dos espermatóforos e dos espermatozoides de <i>Kingsleya</i> sp. nov.....	71
Figura 15 – Ultraestrutura dos espermatóforos e dos espermatozoides de <i>Melothelphusa apiaka</i>	73
Figura 16 – Características ultraestruturais de espermatóforos e espermatozoides observadas em <i>Fredius ibiapaba</i> , <i>Kingsleya attenboroughi</i> , <i>Rodriguezus garmani</i> , <i>Kingsleya</i> sp. nov. e <i>Melothelphusa apiaka</i>	75

SUMÁRIO

CONSIDERAÇÕES INICIAIS	13
Objetivos gerais e organização do estudo	18
CAPÍTULO 1	19
Morfologia do aparelho reprodutor de machos e vias secretores do fluido seminal de três espécies de caranguejos de água doce Pseudothelphusidae	19
(Malacostraca: Decapoda: Brachyura).....	19
Resumo.....	20
Abstract	22
1 INTRODUÇÃO.....	24
2 MATERIAL E MÉTODOS	28
2.1 Animais	28
2.2 Detalhes da área e atividade de amostragem.....	29
2.3 Análises histológicas e histoquímicas e microscopia eletrônica de transmissão	30
2.4 Ultraestrutura da secreção e vias de secreção	31
3 RESULTADOS	32
3.1 Histologia e histoquímica dos vasos deferentes	39
3.2 Ultraestrutura do vaso deferente e do fluido seminal.....	43
3.3 Discussão.....	47
3.4 Conclusão	53
CAPÍTULO 2	54
Ultraestrutura dos espermatóforos e espermatozóides de espécies da família Pseudothelphusidae (Malacostraca: Decapoda: Brachyura).....	54
Resumo.....	55
Abstract	56
1 INTRODUÇÃO.....	57
2 MATERIAIS E MÉTODOS	60
2.1 Animais	60
2.2 Microscopia Eletrônica de Transmissão (MET).....	61
3 RESULTADOS	63
3.1 Morfologia geral dos espermatóforos e dos espermatozoides	63
3.2 Discussão.....	76
3.3 Conclusão	79
CONSIDERAÇÕES FINAIS	81
REFERÊNCIAS.....	83

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Os caranguejos verdadeiros pertencem à infraordem Brachyura, que é uma das mais diversas dentro dos decápodes, com mais de 7.683 espécies descritas em 107 famílias (De Grave et al., 2023). Dentre essas famílias, cinco são exclusivamente associadas a ambientes de água doce: Gecarcinucidae (MacLay, 1838), Potamonautidae (Bott, 1970), Potamidae (Ortmann, 1896), Pseudothelphusidae (Ortmann, 1893) e Trichodactylidae (H. Milne Edwards, 1853). Essas famílias estão distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais da América Central e do Sul, da África, do sul da Europa, da Índia, da Ásia e da Austrália (Cumberlidge et al., 2009).

Vale destacar, nesse contexto, que a superfamília Pseudothelphusoidea passou por uma reestruturação taxonômica proposta por Álvarez et al. (2020). Essa reclassificação é semelhante às classificações baseadas em tribos propostas por Rodríguez (1982), mas apresenta um sistema taxonômico atualizado. Como resultado, foram estabelecidas duas famílias distintas: Epiloboceridae, que inclui o gênero *Epilobocera* Stimpson, 1860, e Pseudothelphusidae, que engloba os demais gêneros conhecidos. Sendo assim, atualmente, a família Pseudothelphusidae é subdividida em oito subfamílias: Guinotiinae, Hypolobocerinae, Kingsleyinae, Potamocarcininae, Pseudothelphusinae, Ptychophallinae, Raddausinae e Strengerianae. A faixa de distribuição de cada subfamília corresponde a uma área geográfica diferente, onde a subfamília Kingsleyinae é tida como a divisão mais para a porção oriental, por ser exclusiva da América do Sul (Magalhães, 2003a; Pedraza et al., 2016).

Os caranguejos de água doce na Região Neotropical estão distribuídos em duas famílias: Pseudothelphusidae, que ocorrem principalmente em regiões montanhosas da América do Sul e Central e com distribuições altitudinais que podem chegar até 3.000 metros sobre o nível do mar (Rodríguez & Magalhães, 2005); e Trichodactylidae, que, com exceção

de quatro espécies, ocorrem na parte sul do México, com distribuição restrita à América do Sul, nas planícies costeiras das Guianas e do Brasil, nas planícies fluviais do Amazonas, do Orinoco, do Paraguai e do Paraná, e as bacias do Magdalena e do Maracaibo (Rodríguez, 1992). A Região Neotropical abrange todo o continente sul-americano, América Central, México, ilhas do Caribe e sul da Flórida, apresentando um clima que varia desde o tropical, com águas mais quentes, até o subtropical, com águas mais frias, como observado no sul do Brasil, do Uruguai, do Paraguai, da Argentina e do Chile (Cumberlidge et al., 2014). Ambas as famílias são caracterizadas pelo desenvolvimento direto e com um ciclo de vida completamente desvinculado do ambiente marinho (Klaus & Brandis, 2011).

Atualmente, a família Pseudothelphusidae inclui cerca de 49 gêneros e 309 espécies. No Brasil, são conhecidas 21 espécies, distribuídas em 5 gêneros (Álvarez et al., 2020; Santos, 2020). Nos últimos anos, novas espécies têm sido descritas, como *Kingsleya castrensis* (Pedraza et al., 2015), *Kingsleya celioi* (Pedraza et al., 2016), *Kingsleya attenboroughi* (Pinheiro & Santana, 2016), *Kingsleya parnaíba* (Pralon et al., 2020) e *Fredius ibiapaba* (Santos et al., 2020). Essas descobertas refletem o crescente interesse e os avanços nas pesquisas sobre essa família no Brasil, sendo parte de um esforço contínuo para compreender melhor a fauna de caranguejos de água doce no país. Tais descobertas têm ocorrido principalmente em bacias hidrográficas das regiões da Amazônia, do Cerrado e da Caatinga, áreas que apresentam uma grande diversidade de espécies, o que aponta para a importância das pesquisas para a compreensão da biodiversidade e da biologia reprodutiva de caranguejos de água doce no Brasil.

Esses ecossistemas abrigam uma grande biodiversidade de fauna endêmica aquática, terrestre e semiterrestre, e a deterioração desses corpos hídricos, associada ao crescimento da população humana e ao desmatamento, tem um impacto negativo sobre a biodiversidade aquática continental (Dudgeon, 1992; Dudgeon, 2000; Dudgeon et al., 2006; Strayer, 2006),

que alberga diversos organismos invertebrados, como caranguejos de água doce, maxilópodos (copépodes), aracnídeos (ácaros) e insetos (dípteros, tricópteros, coleópteros, etc.), desempenhando a função de manutenção dos níveis tróficos e apresentam uma biodiversidade taxonômica de importância ecossistêmica para esses locais (Albertoni & Silva, 2010). Como afirmam Cumberlidge e Ng (2016), a proporção de caranguejos de água doce ameaçados de extinção é igual à dos corais construtores de recifes e excede a de todos os outros grupos que foram avaliados.

Entretanto, a falta de dados sobre essa família é preocupante, especialmente considerando a degradação desses corpos hídricos, impulsionada pelo crescimento populacional e pelo desmatamento, exercendo um impacto negativo sobre a diversidade aquática continental (Dudgeon, 1992; Dudgeon, 2000; Dudgeon et al., 2006; Strayer, 2006).

Além de ampliar a compreensão sobre a biodiversidade, faz-se necessário conhecer a biologia reprodutiva dessa família, uma vez que a maior parte dos estudos sobre o Sistema Reprodutor Masculino de braquiúros tem como foco representantes marinhos, e.g., Majoidea e Portunoidea (Bauer, 2013; Cobo & Costa, 2012; Cunningham & Williams, 2002; Hartnoll, 2002; Ragionieri & Hernández, 2009). Já os estudos relacionados à caranguejos de água doce comumente enfocam a ultraestrutura do espermatozóide e possíveis relações filogenéticas entre grupos do Velho Mundo, sendo Gecarcinucoidea e Potamoidea bem exploradas (Guinot et al., 1997; Klaus & Brandis, 2011; Klaus et al., 2009; Klaus et al., 2013; Scalici et al., 2010).

No Brasil, os estudos envolvendo caranguejos dulcícolas têm como foco a descrição do SRM, a ultraestrutura do espermatozóide e a biologia reprodutiva de certos representantes de Trichodactylidae (Almeida et al., 2019; De Oliveira & Zara, 2018; De Oliveira et al., 2021; Silva et al., 2012). Até o presente momento, não são conhecidos estudos científicos envolvendo qualquer tipo de análise do SRM, da ultraestrutura do espermatozóide ou dos parâmetros relacionados a tais quesitos reprodutivos em representantes de Pseudothelphusidae.

O sistema reprodutor masculino (SRM) dos representantes da infraordem Brachyura é constituído por um par de testículos dispostos nas margens superiores do cefalotórax, os quais desembocam no vaso deferente (VD), terminando na região posterior do corpo do caranguejo, junto às aberturas dos gonóporos. Comumente, os testículos apresentam anatomia em forma de “H” para a maioria dos braquiúros, podendo ainda ter forma de “V” ou “U invertido” em certos grupos. Conectados aos testículos, os VD apresentam três regiões, as quais são delimitadas por meio da morfologia e do incremento (ou não) do diâmetro do vaso e por sua função na produção de fluido seminal e montagem dos espermatóforos: anterior (AVD), média (MVD) e posterior (PVD) (Antunes et al., 2018; De Oliveira & Zara, 2018; Diesel, 1989; Krol et al., 1992, López-Greco, 2013; Nascimento & Zara, 2013; Tiseo et al., 2014; Watanabe et al., 2020; Zara et al., 2012).

No presente estudo, abordamos quatro gêneros: *Fredius* Pretzmann, 1967, *Kingsleya* Ortmann, 1897; *Rodriguezus* Rathbun, 1898 e *Melothelphusa* Pedraza, Tavares & Magalhães, 2016.

Atualmente, *Fredius* é composto por catorze espécies distribuídas por um vasto território, que abrange cinco bacias hidrográficas principais (Magalhães et al., 2014; Rodríguez & Campos, 1998): (1) Orinoco; (2) Essequibo-Cuyuni; (3) Amazonas; (4) Rio Madeira e seu afluente, Rio Machado; e (5) com drenagem costeira de pequenos rios no norte da América do Sul (Guiana, Suriname e Guiana Francesa), desembocando diretamente no Oceano Atlântico. *Fredius ibiapaba* ocorre em pequenos igarapés da floresta, em terra firme e em áreas sombreadas e úmidas do solo da floresta, próximo de pequenos cursos d'água, evoluindo isolados no topo de um platô úmido, encravados no semiárido nordestino, numa área de proteção ambiental (APP), na Serra de Ibiapaba, município de Ipú, ao norte do estado do Ceará.

Kingsleya é composto, atualmente, por onze espécies com alto grau de endemismo e, dessas espécies conhecidas, dez ocorrem em território brasileiro. As espécies brasileiras

ocorrem na Bacia Amazônica, nos altiplanos do Escudo Central Brasileiro, exceto as duas espécies mais recentemente descritas, *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016, no sul do Ceará, e *Kingsleya parnaíba* Pralon et al., 2020, no sudoeste do Piauí. Somando-se, as espécies são encontradas nos estados do AM, PA, RR, PI e CE. *Kingsleya attenboroughi* possui habitat em remanescentes de florestas úmidas no bioma Caatinga, uma vegetação desértica exclusiva do nordeste do Brasil, a área mencionada vem sofrendo pressões antropogênicas, principalmente aquelas relacionadas ao desenvolvimento da terra e ao uso de recursos hídricos, onde tais fatores restringem o habitat da nova espécie a pequenas áreas próximas às fontes dos córregos (Pinheiro & Santana 2016).

Rodriguezus é composto por seis espécies e *Rodriguezus garmani* é encontrada predominantemente ao longo dos Andes e da Cordilheira Costeira da Venezuela e nas terras altas da Ilha Margarita, em Trinidad e Tobago. Essa espécie vive em riachos e rios de água doce e em altitudes acima de 50-800 m acima do nível do mar, constrói tocas ou se esconde em fendas naturais perto de riachos de correnteza rápida (Campos & Magalhães, 2004).

Melothelphusa, com oito espécies descritas até o momento, é considerado um dos gêneros mais basais dentro dos Kingsleyini. *Melothelphusa apiaka*, marcando a ocorrência mais ao sul de pseudotelfusídeos na parte oriental da América do Sul, são encontradas principalmente na Amazônia e em áreas adjacentes. As espécies do gênero são conhecidas por suas adaptações a habitats aquáticos, como rios e córregos com águas rápidas e claras (Rodrigues & Melo, 2009).

Uma das espécies ainda não foi formalmente descrita, mas já disponibilizada para nosso trabalho, *Kingsleya* sp. nov.

Considerando todo o cenário apresentado, este trabalho descreve o SRM, a espermatogênese e a produção de fluido seminal de pseudotelfusídeos, por meio de análises macroscópicas, histológicas, histoquímicas e ultraestruturais, observando, pela primeira vez, a

descrição comparativa da ultraestrutura dos espermatozóides e espermatóforos de espécies *Fredius ibiapaba*, *Kingsleya attenboroughi*, *Rodriguezus garmani*, *Kingsleya* sp. nov. e *Melothelphusa apiaka*.

Objetivos gerais e organização do estudo

Este estudo visa descrever detalhadamente a morfologia do aparelho reprodutor de machos de diferentes quatro espécies endêmicas de caranguejos de água doce da Família Pseudothelphusidae.

Esta tese está organizada em dois capítulos: o primeiro trata da descrição detalhada referente à anatomia, histologia e histoquímica do aparelho reprodutor de machos, e a ultraestrutura das secreções e vias de secreção dos vasos deferentes de *Kingsleya attenboroughi*, *Fredius ibiapaba* e *Rodriguezus garmani*.

Já o segundo explora a caracterização ultraestrutural de espermatóforos e espermatozoides de *F. ibiapaba*, *K. attenboroughi*, *R. garmani*, *Kingsleya* sp. nov. e *Melothelphusa apiaka*.

REFERÊNCIAS

- Albertoni, E. F., & Silva, C. P. (2010). Caracterização e importância dos invertebrados de águas continentais com ênfase nos ambientes de Rio Grande. *Cadernos de Ecologia Aquática*, 5(1), 9-27.
- Alberts, B., Bray, D., & Lewis, J. (2018). *Fundamentals of molecular biology of the cell*. New York, WW Norton & Company.
- Almeida, P. R. de S. (2016). Biologia reprodutiva do caranguejo *Goyazana castelnaui* H. Milne-Edwards, 1853 (Crustacea: Trichodactylidae) no semiárido pernambucano [Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco]. Biblioteca de Teses e Dissertações da UFRPE.
<http://www.tede2.ufrpe.br:8080/tede/bitstream/tede2/7097/2/Paulo%20Rogerio%20de%20Souza%20Almeida.pdf>
- Almeida, P. R., Da Silva, L. N., & Shinozaki-Mendes, R. A. (2019). Reproductive biology of the freshwater crab *Goyazana castelnaui* (Brachyura: Trichodactylidae) in a semiarid region of Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 64(1), 1-9.
<https://doi.org/10.1080/07924259.2019.1655104>
- Álvarez, F., Ojeda, J. C., Souza-Carvalho, E., Villalobos, J. L., Magalhães, C., Wehrtmann, I. S., & Mantelatto, F. L. (2020). Revision of the higher taxonomy of Neotropical freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae, based on multigene and morphological analyses. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 193(3), 973-1001.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa162>
- Andrioli, G. C., Paschoal, L. R. P., Davanso, T. M., Costa, R. C., & Zara, F. J. (2024). Does morphological maturity anticipate physiological maturity? The pattern of sexual maturity in males of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). *Regional Studies in*

- Marine Science, 73, 103489. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2024.103489>
- Antunes, M., Zara, F. J., López-Greco, L. S., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2016). Morphological analysis of the female reproductive system of *Stenorhynchus seticornis* (Brachyura: inachoididae) and comparisons with other Majoidea. *Invertebrate Biology*, 135(2), 75–86. <https://doi.org/10.1111/ivb.12118>
- Antunes, M., Zara, F. J., López-Greco, L. S., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2018). Male reproductive system of the arrow crab *Stenorhynchus seticornis* (Inachoididae). *Invertebrate Biology*, 137(2), 171–184. <https://doi.org/10.1111/ivb.12214>
- Araújo, J. G., Nascimento, W. M., Martins, C. A., Nobre, P. H., & Pinheiro, A. P. (2022). An observational record of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016 (Decapoda, Pseudothelphusidae), an endemic species from the Chapada do Araripe, southern Ceará, Brazil. *Check List*, 18(2), 363-367.
- Araújo, F. S., Rodal, M. J. N., Barbosa, M. R. V., Thomas, W. W., & Alves, M. V. (2020). Flora of Ceará State, Brazil: Caryocaraceae, Hypericaceae, and Rhizophoraceae. *Rodriguésia*, 71, e02432019.
- Assugeni, C. D. O., Magalhães, T., Bolaños, J. A., Tudge, C. C., Mantelatto, F. L., & Zara, F. J. (2017). Ultrastructure of spermatozoa of spider crabs, Family Mithracidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura): Integrative analyses based on morphological and molecular data. *Journal of Morphology*, 278, 1628-1646. <https://doi.org/10.1002/jmor.20737>
- Assugeni, C. D. O., Toyama, M. H., & Zara, F. J. (2021). From sperm plug formation to ovulation: morphological and ultrastructural modifications in the seminal receptacle of the blue crab *Callinectes danae*. *Zoologischer Anzeiger*, 291, 45-60. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.02.002>
- Bandral, M., Gupta, K., & Langer, S. (2015). Gonadal development in *Maydelliathelphusa*

- masoniana* (Henderson) using macro and microscopic techniques from Gho Manhasan stream of J&K State, India. *International Journal of Recent Scientific Research*, 6, 7215–7220.
- Batoy, C. B., Sarmago, J. F., & Pilai, B. C. (1989). Breeding season, sexual maturity and fecundity of the blue crab *Portunus pelagicus* (L.) in selected coastal waters in Leyte and Vicinity, Phillipines. *Annals of Tropical Research*, 9, 157-177.
- Bauer, R. T., & Cash, C. E. (1991). Spermatophore structure and anatomy of the ejaculatory duct in *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, and *P. aztecus* (Crustacea: Decapoda): homologies and functional significance. *Transactions of the American Microscopical Society*, 110(2), 144–162. 10.2307/3226751.
- Bauer, R. T. (2013). *The Biology of Decapod Crustacean Reproduction*. CRC Press.
- Benetti, A. S., Santos, D. C., Negreiros-Fransozo, M. L., & Scelzo, M. A. (2008). Spermatozoal ultrastructure in three species of the genus *Ua* Leach, 1814 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). *Micron*, 39(3), 337-343.
<https://doi.org/10.1016/j.micron.2007.04.004>
- Brandis, D. (2000). The taxonomical status of the freshwater crab genus *Potamiscus* Alcock 1909 (Decapoda, Brachyura, Potamidae). *Senckenbergiana Biologica*, 80(1), 57–100.
- Camargo, T. R., Rossi, N., Castilho, A. L., Costa, R. C., Mantelatto, F. L., & Zara, F. J. (2016). Integrative analysis of sperm ultrastructure and molecular genetics supports the phylogenetic positioning of the sympatric rock shrimps *Sicyonia dorsalis* and *Sicyonia typica* (Decapoda, Sicyoniidae). *Zoomorphology*, 135, 67-81.
- Camargo, T. R., Rossi, N., Castilho, A. L., Costa, R. C., Mantelatto, F. L., & Zara, F. J. (2017). Sperm ultrastructure of shrimps from the family Penaeidae (Crustacea: Dendrobranchiata) in a phylogenetic context. *Arthropod structure & development*, 46(4), 588-600. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2017.01.006>

- Campos, M. R., & Magalhães C. (2004). *Achagua* Campos, 2001, a new synonym of *Eudaniela* Preztmann, 1971, and the description of *Rodríguezes* gen. nov. (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Nauplius*, 12(2), 95-97.
- Carvalho, E. A. S. de. (2013). A. Variabilidade genética e morfológica em populações de *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (*Brachyura*, *Trichodactylidae*) [Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Ciências, Universidade de São Paulo]. Banco de Teses e Dissertações da USP.
<https://teses.usp.br/teses/disponiveis/59/59139/tde-01112013-083827/publico/Edvandacorrigida.pdf>
- Castilho, G. G., Ostrensky, A., Pie, M. R., & Boeger, W. A. (2008). Morphology and histology of the male reproductive system of the mangrove land crab *Ucides cordatus* (L.) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). *Acta Zoologica*, 89(2), 157–161.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2007.00304.x>
- Clopton, R. E. (2004). Standard nomenclature and metrics of plane shapes for use in gregarine taxonomy. *Comparative Parasitology*, 71(2), 130–140.
<https://doi.org/10.1654/4151>
- Cobo, V. J., & Costa, A. S. (2012). Reproductive anatomy and behaviour of portunid crabs. *Marine and Freshwater Research*, 63(7), 622-633.
- Cumberlidge, N., Ng, P. K. L., Yeo, D. C. J., Magalhães, C., Campos, M. R., Alvarez, F., Naruse, T., Daniels, S. R., Esser, L. J., Attipoe, F. Y. K., Clotilde-Ba, F. L., Darwall, W., McIvor, A., Baillie, J., Collen, B., & Ram, M. (2009). Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, 142(8), 1665-1673. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.038>
- Cumberlidge, N., Ng, P. K. L., Yeo, D. C. J., Magalhães, C., Campos, M. R., Alvarez, F., Naruse, T., Daniels, S. R., & Esser, L. J. (2014). A global assessment of freshwater

crab diversity, threat, and conservation status. *PLoS ONE*, 9(9), e107843.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107843>

- Cumberlidge, N., & Ng, P. K. (2016). Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs. In J. W. Martin, K. A. Crandall, & D. L. Felder (Eds.), *Decapod crustacean phylogenetics* (pp. 503-520). CRC Press.
- Cunningham, L. M., & Williams, A. B. (2002). Morphology of the male reproductive system in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Journal of Crustacean Biology*, 22(4), 695-704.
- De Grave, S., Felder, D. L., Lemaitre, R., Bauer, R. T., Ng, P. K. L., Schubart, C. D., Ah Yong, S. T., Lai, J. Y. T., & Wetzer, R. (2023). A classification and review of the diversity within Brachyura. *Journal of Marine Biodiversity*, 45(3), 200-215.
- De Oliveira, L. J. F., & Zara, F. J. (2018). An investigation into the male reproductive system of two freshwater crabs from the Amazon: is there a sperm plug or packet formation? *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, 51(4), 227-249.
- <https://doi.org/10.1080/10236244.2018.1523678>
- De Oliveira, L. J. F., Tudge, C., & Zara, F. J. (2021). Comparative morphology of the spermatophores and spermatozoa of three Amazon freshwater crabs (Decapoda, Brachyura, Trichodactylidae). *Journal of Natural History*, 55(29-30), 1877-1893.
- <https://doi.org/10.1080/00222933.2021.1973134>
- Diesel, R. (1989). Structure and function of the reproductive system of the symbiotic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda: majidae): observations on sperm transfer, sperm storage, and spawning. *Journal of Crustacean Biology*, 9(2), 266-277.
- <https://doi.org/10.1163/193724089X00089>
- Diesel, R. (1991). Sperm competition and mating behaviour in Brachyura. In: R. T. Bauer, & J. W. Martin (Eds.), *Crustacean sexual biology* (pp. 145-163). Columbia University Press.

- Du, N. S., Lei, W., Chen, L. Q., Xue, L. Z, Li, T. W., & Wang, L. (1999). Studies on the comparative ultrastructure of crab spermatozoa (Crustacea, Decapoda, Reptantia, Brachyura). *Zoological Research*, 20(5), 372–378. [In Chinese].
- Dudgeon, D. (1992). Endangered ecosystems: a review of the conservation status of tropical Asian rivers. *Hydrobiologia*, 248, 167-191.
- Dudgeon, D. (2000). The ecology of tropical Asian rivers and streams in relation to biodiversity conservation. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*, 31, 239–263. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.239>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A. H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2), 163–182. 10.1017/S1464793105006950
- Erkan, M., Tunali, Y., Balkis, H., & Oliveria, E. (2009). Morphology of Testis and Vas Deferens in the Xanthoid Crab, *Eriphia verrucosa* (Forskal, 1775) (Decapoda: Brachyura). *Journal of Crustacean Biology*, 29(4), 458-465.
<https://doi.org/10.1651/08-3114.1>
- Fransozo, V., Fernandes, A. B., López-Greco, L. S., Zara, F. J., & Santos, D. C. (2016). Functional morphology of the male reproductive system of the white shrimp *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) (Crustacea, Penaeidea) compared to other *Litopenaeus*. *Invertebrate Reproduction & Development*, 60(3), 161-174.
<https://doi.org/10.1080/07924259.2016.1174158>
- Gotelli, N. J., & Ellison, A. M. (2004). *A primer of ecological statistics*. Sinauer Associates.
- Garcia Bento, M. A., Miranda, I., Mantelatto, F. L., & Zara, F. J. (2018). Comparative spermatozoal ultrastructure and molecular analysis in dromiid crabs and their phylogenetic implications for Dromiidae and Podotremata (Decapoda: Brachyura).

- Arthropod Structure & Development*, 47(6), 627-642. 10.1016/j.asd.2018.10.001
- Garcia, T., & Silva, J. (2006). Testis and vas deferens morphology of the red-clawed mangrove tree crab (*Goniopsis cruentata*) (Latreille, 1803). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(2), 339–345. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000300019>
- Guinot, D., & Quenette, G. (2005). The spermatheca in podotreme crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Podotremata) and its phylogenetic implications. *Zoosystema*, 27(2), 267-342.
- Guinot, D., Jamieson, B. G. M., & Tudge, C. C. (1997). Ultrastructure and relationships of spermatozoa of the freshwater crabs *Potamon fluviatile* and *Potamon ibericum* (Crustacea, Brachyura, Potamidae). *Journal of Zoology*, 241(2), 229–244. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb01955.x>
- Hartnoll, R. G. (2002). Reproductive control in the Brachyura. *Invertebrate Reproduction & Development*, 43(1), 77-91.
- Hinsch, G. W., & Walker, M. H. (1974). The vas deferens of the spider crab, *Libinia emarginata*. *Journal of Morphology*, 143(1), 1-19. 10.1002/jmor.1051430102
- Jamieson, B. G. M. (1989). The ultrastructure of the spermatozoa of four species of xanthid crabs (Crustacea, Brachyura, Xanthidae). *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.*, 21, 579-586.
- Jamieson, B. G. M. (1991). Ultrastructure and phylogeny of crustacean spermatozoa. *Memoires of the Queensland Museum*, 31, 109-142.
- Jamieson, B. G. M. (1993). Ultrastructure of the spermatozoon of *Potamonautes perlatus sidneyii* (Heterotremata, Brachyura, Crustacea). *African Zoology*, 28(1), 40-45.
- Jamieson, B. G. M. (1994). Phylogeny of the Brachyura with particular reference to the Podotremata: evidence from a review of spermatozoal ultrastructure (Crustacea, Decapoda). *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 345(1314), 373–393.

<https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0116>.

- Jamieson, B. G. M., & Tudge, C. C. (1990). Dorippids ate Heterotremata: evidence from ultrastructure of the spermatozoa of *Neodorippe astuta* (Dorippidae) and *Portunus pelagicus* (Portunidae) Brachyura: Decapoda. *Marine Biology*, 106(3), 347-354.
<https://doi.org/10.1007/BF01344311>
- Jamieson, B. G. M., & Tudge, C. C. (2000). 1. Crustacea – Decapoda. In B. G. M. Jamieson (Ed.), *Reproductive Biology of Invertebrates, Progress in Male Gamete Ultrastructure and Phylogeny* (9th, pp. 1-95). John Wiley & Sons.
- Jayasankar, V., & Subramoniam, T. (1999). Antibacterial activity of seminal plasma of the mud crab *Scylla serrata* (Forsk.) *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 236(2), 253-259. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00203-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00203-2)
- Johnson, P. T. (1980). Histology of the blue crab *Callinectes sapidus*: A model for the Decapoda. Praeger Publishers.
- Junqueira, L. C. U., & Junqueira, L. M. M. S. (1983). Técnicas Básicas de Citologia e Histologia.
- Klaus, S., & Brandis, D. (2011). Evolution of sperm morphology in potamid freshwater crabs (Crustacea: Brachyura: Potamoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(1), 53–63. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00625.x>
- Klaus, S., Münzner, S., Modenbach, A. C., Streit, B., & Tudge, C. C. (2013). Spermatophore formation and sperm ultrastructure of *Sundathelphusa philippina* (Crustacea: Brachyura: Gecarcinucidae). *Acta Zoologica*, 94(3) 1–6.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2011.00550.x>
- Klaus, S., Schubart, C. D., & Brandis, D. (2009). Ultrastructure of spermatozoa and spermatophores of oldworld freshwater crabs (Brachyura: Potamoidea: Gecarcinucidae, Potamidae, and Potamonautidae). *Journal of Morphology*, 270(2),

175–193. <https://doi.org/10.1002/jmor.10678>

- Krol, R. M, Hawkins, W. E., & Overstreet, R. M. (1992). Reproductive components. In F. W. Harrison, & A. G. Humes (Eds.), *Microscopic anatomy of invertebrates: Decapoda Crustacea* (10th, pp. 295-343). Wiley-Liss Inc.
- Kunčič, K., Mrak, P., & Žnidaršič, N. (2022). Formation and remodelling of septate junctions in the epidermis of isopod *Porcellio scaber* during development. *ZooKeys*, 1101, 159-181.
- Lima-Gomes, R. C. D. (2017). Análise filogenética dos caranguejos dulcícolas da família Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) com base no estudo morfológico-anatômico do esqueleto gástrico [Tese de doutorado, Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia]. Banco de Teses e Dissertações. <https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/11492>
- López-Greco, L. S. (2013). Functional anatomy of the reproductive system. In L. Watling, & M. Thiel (Eds.), *Functional morphology and diversity of the crustaceans* (pp. 413-450). Oxford University Press.
- Magalhães, C. (1990) A new species of the genus *kingsleya* from amazonia, with a modified key for the brazilian pseudothelphusidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Zoologische mededelingen*. v.62, n.21, p.275-281.
- Magalhães, C. (2003a). The occurrence of freshwater crabs (Crustácea; Decapoda: Pseudothelphusidae, Trichodactylidae) in the Rio Xingu, Amazon Region, Brazil, with description of a new species of Psedothelphusidae. *Amazoniana*, 17(3/4), 377-386.
- Magalhães, C. (2003b). Famílias Pseudotheuphusidae e Trichodactylidae. In G. A. S. Melo (Ed.), *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil*. (143-287). Editora Loyola.

- Magalhães, C., & Türkay, M. (2008). Pseudothelphusidae. In *Freshwater Animal Diversity Assessment* (pp. 251-256). Springer, Dordrecht.
- Magalhães, C. (2009). A new species of freshwater crab of the genus *Fredius* Pretzmann, 1967 from the middle Amazon River basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 122(1), 81-86. <https://doi.org/10.2988/08-35.1>
- Magalhães, C. (2016). Avaliação dos pseudotelfusídeos (Decapoda: Pseudotelfusidae). In M. A. A. Pinheiro, & H. Boos (Eds.), *Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014* (pp. 326-336). Sociedade Brasileira de Carcinologia – SBC. <http://crustacea.org.br/wp-content/uploads/2020/12/livro-vermelho-cap25-avaliacao-dos-pseudotelfusideos.pdf>
- Magalhães, C., & Turkay, M. (1986). Brasiliothelphusa, a new Brazilian freshwater-crab genus (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). *Senckenbergiana biológica*, 66(4/6), 371-376.
- Magalhães, C., & Türkay, M. (1996a). Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae, I: the generic system with description of some new genera (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana biológica*, 75, 63-95.
- Magalhães, C., & Türkay, M. (1996b). Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae II: the genera Forsteria, Melocarcinus, Sylviocarcinus and Zilchiopsis (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana biológica*, 75, 97-130.
- Magalhães, C., & Türkay, M. (1996c). Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae III: the genera Fredilocarcinus and Goyazana (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana biológica*, 75, 131-142.
- Magalhães, C., Sanches, V. Q., Pileggi, L. G., & Mantelatto, F. L. (2014). Morphological and

- molecular characterization of a new species of *Fredius* (Decapoda, Pseudothelphusidae) from Rondônia, southern Amazonia, Brazil. In D. C. J. Yeo, N. Cumberlidge, & S. Klaus (Eds.), *Advances in freshwater decapod systematics and biology* (pp. 101-114). Brill.
- Matos, E., Matos, P., Corral, L., & Azevedo, C. (1996). Ultrastructural and morphological aspects of the spermatozoon of *Dilocarcinus septemdentatus* Herbst, 1873 (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) of the Northern sea coast of Brazil. *Brazilian Journal of Morphological Sciences*, 13, 31–35.
- Mello, M. L. S., & Vidal, B. C. (1980). *Práticas de biologia celular*. Edgard Blucher; Fundação de desenvolvimento da Unicamp.
- Minagawa, M., Chiu, J. R., Kudo, M., & Takashima, F. (1994). Male reproductive biology of the red frog crab, *Ranina ranina*, off Hachijojima, Izu Islands, Japan. *Marine Biology*, 118, 393–401. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00350296>
- Moriyasu, M., & Benhalima, K. (1998). Snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Crustacea: Majidae) have two types of spermatophore: Hypotheses on mechanism of fertilization and population reproductive dynamics in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Natural History*, 32(10/11), 1651-1665. <https://doi.org/10.1080/00222939800771181>
- Nagao, J., & Munehara, H. (2003). Annual cycle of testicular maturation in the helmet crab *Telmessus cheiragonus*. *Fisheries Science*, 69(6), 1200–1208. <https://doi.org/10.1111/j.0919-9268.2003.00746.x>
- Nascimento, F. A., & Zara, F. J. (2013). Development of the male reproductive system in *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Brachyura: portunidae). *Nauplius*, 21(2), 161–177. <https://www.scielo.br/j/nau/a/rRxBBVLMkB557HjGG9fTy6d/>
- Ng, P. K. L., Guinot, D., & Davie, P. J. F. (2008). Systema Brachyurorum: Part I. An

- Annotated Checklist of Extant Brachyuran Crabs of the World. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 17, 1–286. <https://lkcnhm.nus.edu.sg/wp-content/uploads/sites/10/app/uploads/2017/04/s17rbz.pdf>
- Paschoal, L. R. P., & Zara, F. J. (2020). Size at onset of sexual maturity in *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) phenotypes: an integrative approach. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92(suplemento 2), 1-19. <https://doi.org/10.1590/0001-3675202020180560>
- Pedraza, M., Martinelli-Filho, J. E., & Magalhães, C. (2015). A new species of *Kingsleya* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from the Xingu River and range extension for *Kingsleya junki*, Freshwater crabs from the southern Amazon basin. *Zoologia*, 32(1), 41-46. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702015000100006>
- Pedraza, M., Tavares, M., & Magalhães C. (2016). A new genus of freshwater crab of the tribe Kingsleyini Bott, 1970 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) with description of a new species from Mato Grosso, Brazil. *Zootaxa*, 4173(1), 94–100. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4173.1.9>
- Pinheiro, A. P., & Santana, W. R. A. (2016). A new and endangered species *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4171(2), 365-372. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4171.2.9>
- Pralon, B., Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2020). New species of freshwater crabs genus *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Decapoda: Brachyura: (Pseudothelphusidae) from Piauí, northeastern Brazil. *Nauplius*, 28, 1-9. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2020021>
- Odum, E. P., & Barrett, G. W. (2004). *Fundamentals of Ecology*. Cengage Learning, Connecticut, USA.
- Oliveira, M. J. O. de, & Ferreira, S. D. R. (2018). A new species of *Siamthelphusa* Naiyanetr,

- 1994 (Crustacea: Brachyura: Gecarcinucidae) from Thailand. *Zootaxa*, 4370(1), 39–48.
- Ragionieri, L., & Hernández, E. (2009). Reproductive biology and gonadal morphology in the Brachyura (Crustacea: Decapoda). *Neotropical Biology and Conservation*, 4(2), 85-92.
- Ro, S., Talbot, P., Leung-Trujillo, J., & Lawrence, A. L. (1990). Structure and function of the vas deferens in the shrimp *Penaeus setiferus*: segments 1–3. *Journal of Crustacean Biology*, 10(3), 455-468.
- Rodríguez, G., & Magalhães, C. (2005). Recent advances in the biology of the Neotropical freshwater crab family Pseudothelphusidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2), 354–365.
- Rodríguez, G. (1982). Les crabes d'eau douce d'Amerique. Famille des Pseudothelphusidae. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.
- Rodríguez, G. (1992). *The Freshwater Crabs of America. Family Trichodactylidae, and Supplement to the Family Pseudothelphusidae*. (Faune Tropicale XXXI). Orstom Editions.
- Rodríguez, G., & Campos, M. R. (1998). A cladistic revision of the genus *Fredius* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) and its significance to the biogeography of the Guianan lowlands of South America. *Journal of Natural History*, 32(5): 763–775. <https://doi.org/10.1080/00222939800770391>
- Rodríguez, G., & López, B. (2003). Insular species of Neotropical freshwater crabs (Crustacea: Brachyura). *Journal of Natural History*, 37(21), 2599-2614. <https://doi.org/10.1080/00222930210155710>
- Rodrigues, A. F., & Melo, G. A. S. (2009). A revisão das espécies de Melothelphusa (Decapoda: Pseudothelphusidae) do Brasil, com a descrição de novas espécies. *Zootaxa*, 2041, 1-50.
- Santos, C. M., Lima, G. V., Nascimento, A. A., Sales, A., & Oshiro, L. M. Y. (2009).

- Histological and histochemical analysis of the gonadal development of males and females of *Armases rubripes* (Rathbun 1897) (Crustacea, Brachyura, Sesarmidae). *Brazilian Journal of Biology*, 69(1), 161-169. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000100021>
- Santos, L. C., Tavares, M., Silva, J. R. F., Cervini, M., Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2020). A new species of freshwater crab genus *Fredius* Pretzmann, 1967 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from a naturally isolated orographic forest enclave within the semiarid Caatinga in Ceará, northeastern Brazil. *PeerJ*, 1-24. [10.7717/peerj.9370](https://doi.org/10.7717/peerj.9370)
- Scalici, M., Scuderi, S., & Gibertini, G. (2010). Gonad structure in the river crab, *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785) (Decapoda: Brachyura). *Crustaceana*, 83(1), 61–72.
- Silva, L. S. (2010). Estrutura populacional e maturidade sexual de *Sylviocarcinus pictus* (h. Milne-Eduards, 1853) e *S. sevillei* h. Milne-Eduards, 1853 (Brachyura, Trichodactylidae) das ilhas do estuário amazônico no entorno de Belém, Pará, Brasil. [Dissertação de Mestrado, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará]. Banco de Teses e Dissertações da UFPA. <https://repositorio.ufpa.br/jspui/handle/2011/3500>
- Silva, L. S., Martinelli-Lemos, J. M., Ferreira, M. A. P., & Rocha, R. M. (2012). Gonadal development in the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* (H. Milne Edwards, 1853) (Brachyura: Trichodactylidae) from the Guamá River, State of Pará, Brazil. *Biological Sciences – Anais da Academica Brasileira de Ciências*, 84(3), 789–798. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652012000300021>
- Simeó, C. G., Kurtz, K., Chiva, M., Ribes, E., & Rotllant, G. (2010). Spermatogenesis of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Brachyura). *Journal of Morphology*, 271(4), 394–406. <https://doi.org/10.1002/jmor.10805>

- Simeó, C. G., Ribes, E., & Rotllant, G. (2009). Internal anatomy and ultrastructure of the male reproductive system of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Brachyura). *Tissue Cell*, 41(5), 345–361. doi: 10.1016/j.tice.2009.02.002
- Strayer, D. L. (2006). Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(2), 271–287. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[271:CFFIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[271:CFFIC]2.0.CO;2)
- Subramoniam, T. (1983). Spermatophores and sperm transfer in marine crustaceans. In: J. H. S. Blaxter, & A. J. Southward (Eds.), *Advances in Marine Biology*. (pp. 129–214). Academic Press.
- Tiseo, G. R., Mantelatto, F. L. M., & Zara, F. J. (2014). Is cleistospermy and coenospermy related to sperm transfer? A comparative study of the male reproductive system of *Pachygrapsus transversus* and *Pachygrapsus gracilis* (Brachyura: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology*, 34, 704–716. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002275>
- Tiseo, G. R., Mantelatto, F. L., & Zara, F. J. (2017). Ultrastructure of spermatophores and spermatozoa of intertidal crabs *Pachygrapsus transversus*, *Pachygrapsus gracilis* and *Geograpsus lividus* (Decapoda: Gaapsidae). *Zoologischer Anzeiger*, 269, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.07.002>
- Tsang, L. M., Schubart, C. D., Ahyong, S. T., Lai, J. C., Au, E. Y., Chan, T. Y., Ng, K. L. P., & Chu, K. H. (2014). Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. *Molecular biology and evolution*, 31(5), 1173–1187. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu068>
- Tudge, C. C. (2009). Spermatozoal morphology and its bearing on decapod phylogeny. In J. W. Martin, K. A. Crandall, & D. L. Felder (Eds.), *Decapod Crustacean phylogenetics* (pp. 101–119). CRC Press, Taylor and Francis Group.
- Tudge, C. C., & Jamieson, B. G. M. (1991). Ultrastructure of the mature spermatozoon of the

- Coconut Crab *Birgus latro* (L.) (Coenobitidae, Paguroidea, Decapoda). *Marine Biology*, 108, 395-402.
- Tudge, C. C., & Justine J.-L. (1994). The cytoskeletal proteins actin and tubulin in the spermatozoa of four decapod crabs (Crustacea, Decapoda). *Acta Zoologica*, 75(4), 277–285. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1994.tb00964.x>
- Tudge, C. C., Scheltinga, D. M., Jamieson, B. G. M., Guinot, D., & Richer de Forges, B. (2014). Comparative ultrastructure of the sperm of the Majoidea (Crustacea, Decapoda, Brachyura) with new data on six species in five genera. *Acta Zoologica*, 95(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/azo.12005>
- Wang, L., Du, N. S., & Lai, W. (1999). Studies on spermiogenesis of a freshwater crab *Sinopotamon yangtsekiense* (Crustacea Decapoda). *Acta Hydrobiol Sinica.*, 23(1):1–7.
- Watanabe, T. T., Nascimento, F. A., Mantelatto, F. L., & Zara, F. J. (2020). Ultrastructure and histochemistry of the male reproductive system of the genus *Callinectes* Stimpson, 1860 (Brachyura: Portunidae). *Journal of Morphology*, 281(12), 1660–1668. [10.1002/jmor.21277](https://doi.org/10.1002/jmor.21277)
- Wolfe, J. M., Ballou, L., Luque, J., Watson-Zink, V. M., Ahyong, S. T., Barido-Sottani, J., Chan, T. Y., Chu, K. H., Crandall, K. A., Daniels, S. R., Felder, D. L., Harrison, M., Martin, J. W., Ng, P. K. L., Ortega-Hernández, J., Theil, E. P., Pentcheff, N. D., Robles, R., Thoma, Brent P., ... Bracken-Grissom, H. D. (2023). Convergent adaptation of true crabs (Decapoda: Brachyura) to a gradient of terrestrial environments. *Systematic Biology*, 73(2), 247–262. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syad066>
- Zara, F. J., Toyama, M. H., Caetano, F. H., & López-Greco, L. S. (2012). Spermatogenesis, spermatophore, and seminal fluid production in the adult blue crab, *Callinectes danae* (Portunidae). *Journal of Crustacean Biology*, 32(2), 249–262.

<https://doi.org/10.1163/193724011X615479>